

La teoría de la selección natural darwiniana*

(*The Darwinian Theory of Natural Selection*)

Santiago GINNOBILI

Manuscrito recibido: 16.8.2009

Versión final: 30.12.2009

BIBLID [0495-4548 (2010) 25: 67; pp. 37-58]

RESUMEN: El tema de este trabajo es la reconstrucción de la teoría de la selección natural darwiniana. Me propongo esbozar la ley fundamental de esta teoría de manera informal a partir de sus aplicaciones en *El origen de las especies* de Darwin y presentar sus conceptos fundamentales. Presentaré la red teórica de leyes especiales que surgen de la especialización de esta ley fundamental. Supondré el estructuralismo como marco metateórico. Señalaré también algunas consecuencias que mi propuesta tiene sobre ciertas discusiones metateóricas en torno a la teoría y, finalmente, relacionaré mi reconstrucción con otras reconstrucciones disponibles.

Palabras-clave: Darwin, teoría de la evolución, estructuralismo metateórico, reconstrucción, ley fundamental, selección natural

ABSTRACT: This paper is about the reconstruction of the Darwinian Theory of Natural Selection. My aim here is to outline the fundamental law of this theory in an informal way from its applications in *The Origin of Species* and to make explicit its fundamental concepts. I will introduce the theory-nets of special laws that arise from the specialization of the fundamental law. I will assume the metatheoretical structuralist frame. I will also point out many consequences that my proposal has about a few metatheoretical discussions around the theory and, finally, I will relate my propose to other reconstructions available.

Keywords: Darwin, theory of evolution, metatheoretic structuralism, fundamental law, natural selection

Creo que he descubierto (esto es presunción!)
la simple forma por medio de la cual las especies
deviene exquisitamente adaptadas a varios fines.
[Fragmento de carta de Darwin a Hooker del 11 de enero de 1844
(Burkhardt 1996, p. 81)]

En el *Origen* Darwin comunica por primera vez a la comunidad científica de manera general la teoría, aparentemente, más fácil de entender de toda la ciencia contemporánea. Paradójicamente, una de las teorías más simples se resiste a ser reconstruida y elucidada.

Esta es la discusión en la que se enmarca este artículo: la reconstrucción de la teoría de la selección natural tal como es utilizada por Darwin en el *Origen* (TSN en adelante). Entiendo que las dificultades en la reconstrucción de esta teoría no tienen que ver con que se trata de una teoría peculiar, sino con dificultades en las herramientas metateóricas utilizadas. Tomo como punto de partida que TSN es una teoría científica

* Este trabajo fue realizado con la ayuda del proyecto de investigación PICT Redes 2006 N° 2007 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Agradezco también los valiosos comentarios a versiones previas de este trabajo de Pablo Lorenzano, José Diez y Daniel Blanco, así como las discusiones sobre esta temática mantenidas con Mario Casanueva. Los comentarios del evaluador anónimo han sido útiles para presentar una versión más clara del trabajo.



legítima y explicativa. Me parece insensato considerar a la teoría de la selección natural vacua, no explicativa o metafísica por prejuicios metateóricos, pues considero la posición de Darwin acerca de la forma en que evolucionan los organismos vivos mucho más convincente que cualquier enfoque metateórico ofrecido hasta el momento. Mi objetivo principal, entonces, consiste en la reconstrucción de TSN y de su ley fundamental.

En la primer parte del trabajo trataré la cuestión de cuáles creo que son los conceptos fundamentales de TSN. Diferenciaré entre dos teorías distintas pero relacionadas que caen bajo el rótulo de “teoría de la selección natural”. La teoría que brinda una explicación genética o histórica del origen de la adecuación de los seres vivos al ambiente (en adelante TSNH), y la teoría de la selección natural que no tiene este carácter histórico, que permite explicar por qué determinado tipo de organismos tiene un mayor éxito reproductivo (en adelante TSNS). TSNH apela a TSNS para lograr su cometido de un modo que se aclarará más adelante. En este trabajo no discutiré la forma ni la naturaleza de TSNH ni discutiré la cuestión general de la naturaleza de las explicaciones históricas o genéticas. Me limitaré a presentar la ley fundamental de TSNS y las diferentes formas en que se aplica de manera informal. En la segunda parte del trabajo presentaré la forma en que afecta esta nueva presentación de TSN a algunas de las discusiones metateóricas que giran a su alrededor.

En el *Origen* Darwin presenta una variedad de teorías para la explicación del origen de la formación de especies, para la explicación del origen de la variación, acerca de la velocidad del cambio evolutivo, etc. Muchas de estas teorías se relacionan de diversas maneras con TSN. Me concentraré en esta ocasión en TSN dejando de lado las relaciones con otras teorías fundamentales en el pensamiento de Darwin (como el principio de descendencia común, o el principio de divergencia). De todos modos, la reconstrucción de TSN es condición necesaria para una discusión clara y convincente de las relaciones con estas otras teorías.

Por supuesto, si bien la presentación que hago de TSN es relativamente original, no se encuentra desconectada de otros trabajos que han venido haciendo filósofos de la biología o biólogos al respecto de esta temática. Dejo para el final la comparación de mi enfoque con los de otros autores para no entorpecer la exposición. No discutiré toda la bibliografía disponible al respecto de la selección natural, sino aquella en la que explícitamente se pretende dar una reconstrucción acabada de la teoría de la selección natural. Por cuestiones de espacio no polemizaré ni mostraré consecuencias de mi reconstrucción al respecto de polémicas como la de la unidad de selección, ni discutiré relaciones de TSN con otras teorías que conforman la teoría evolutiva en general (como la deriva génica o la genética de poblaciones). En este mismo sentido, tampoco me referiré a los recientes trabajos al respecto de la interpretación de la teoría de la selección natural como una teoría de fuerzas, como un mecanismo, como un algoritmo, etc. o bien si tratamos con una teoría causal o meramente estadística. Esta disputa es la que ha ocupado más bibliografía en las discusiones recientes al respecto de la selección natural. Sin desmerecer la comprensión que de la teoría tienen los autores involucrados, y señalando la importancia e interés intrínseco de estas discusiones, no es meta de estos trabajos presentar la estructura de la teoría en cuestión.

Es conocida la distinción entre filosofía general y especial de la ciencia. La temática de este trabajo 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. En general, las ideas meta-teóricas estructuralistas me han servido para encarar casi todas las cuestiones acerca de la estructura de la selección natural (Balzer et al. 1987). 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 meta-teóricos. La reconstrucción que presentaré, sin embargo, es informal. No utilizaré el arsenal formal del estructuralismo para presentar de manera completa la teoría, pues este trabajo es un paso previo y —considero— necesario a tal reconstrucción. Utilizaré, sí, los conceptos fundamentales que brinda el estructuralismo para describir las diferentes partes constitutivas de una teoría.

1. Reconstrucción

1.1 Lo que la selección natural no es

Al enfrentarnos con la reconstrucción de TSN a partir del *Origen* rápidamente nos encontramos con una dificultad: Darwin nunca expone la teoría de manera general sino que muestra su funcionamiento a partir de ejemplares. Tal como ha señalado Kuhn, esto es habitual en la práctica científica (Kuhn 1970). La dificultad en este caso ha visto incrementada porque Darwin suele comenzar su presentación de TSN del siguiente modo: dado que se producen variaciones, que estas son generalmente heredables y lo intrincado y ajustado 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 (p.e., Darwin 1859, pp. 80-81).

Muchos autores han presentado este argumento más o menos modificado (*vid.* fig. 1) como la estructura de la teoría de la selección natural considerando, en consecuencia, a las inferencias en cuestión como deductivas (p.e., Ghiselin 1969; Ospovat 1981; Ruse 1979; Huxley 1942, pp. 13-18; Klimovsky 1994; Lewontin 1978; Mayr 1982, pp. 479-481; Mayr 1991, p. 72; Mayr 2001, p. 116).

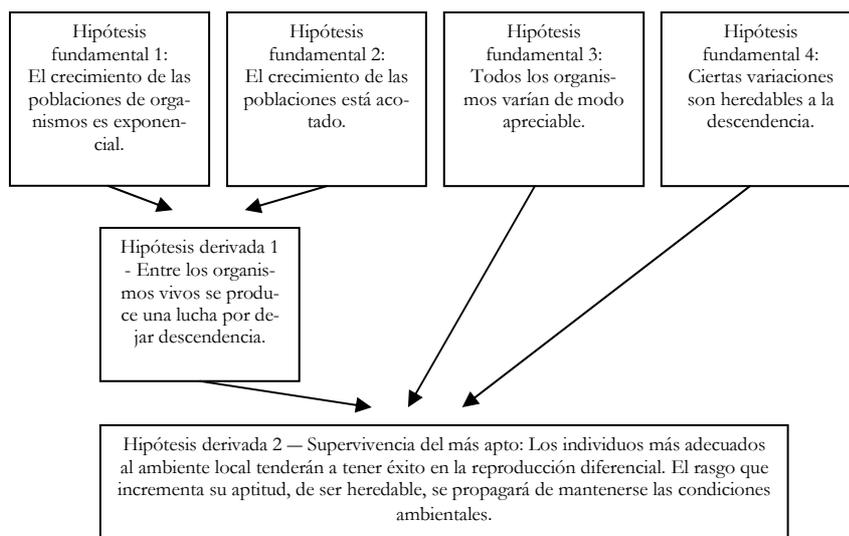


Fig. 1 — Común denominador de todas las reconstrucciones analizadas.

En otra oportunidad he señalado todas las dificultades que hacen a esta reconstrucción inadecuada (Ginnobili 2006). En este trabajo sólo señalaré que ni siquiera para Darwin esta era la estructura de TSN. Él consideraba este conjunto de inferencias un argumento que incrementaba, junto con la analogía con la selección artificial, la probabilidad de que la selección natural ocurriera y no como la estructura misma de la teoría (Gayon 1998, p. 23; Darwin 1883, v. I p. 9).

Conocer la verdad de los enunciados de los que la ocurrencia de la selección se infiere en el argumento en cuestión, incrementaría la probabilidad de la ocurrencia de la selección natural, es decir, las inferencias no serían deductivas y por otro lado, esta no sería la estructura de la teoría sino un argumento en su favor.

Acudir a la opinión de Darwin al respecto no es prueba suficiente de que la estructura presentada en la fig. 1 no pueda ser considerada la estructura de TSN, pero da plausibilidad a la estrategia de no considerarla así. Mi estrategia consistirá por lo tanto, en analizar los casos en los que aplica la teoría para poder abstraer su estructura.

1.2 *Ámbito explicativo*

La primera pregunta que debe hacerse al respecto de una teoría es por su dominio de aplicación, es decir, el tipo de fenómenos que se pretende explicar con ella. 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 esencial en la reconstrucción de una teoría.

¿Qué es lo que pretendía explicar Darwin con la selección natural? Suele decirse que la función de TSN es la de ofrecer un mecanismo evolutivo, es decir, una teoría que explique el curso de la evolución. 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. Darwin no echaba en falta un mejor mecanismo evolutivo, es decir, un mecanismo que explicara el curso de la evolución, sino un mecanismo que explicara 'la perfección de estructura y la coadaptación' de los seres vivos, es decir, el mecanismo por el cual los organismos vivos a lo largo del desarrollo filogenético adquieren los rasgos indicados para sobrevivir en su ambiente específico (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 podía explicar según Darwin ciertas adecuaciones, pero no todas. 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. 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 satisfactoria 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.

Quisiera señalar la ambigüedad con la que la palabra "adaptación" es utilizada en la literatura acerca de la evolución. En particular me interesa distinguir entre dos usos (entre los muchos que existen) en su aplicación a rasgos. Suele referirse con el término "adaptación" a rasgos cuya fijación en una población ha ocurrido por un proceso de selección natural (Sober 2000, p. 85). Obviamente no es así como lo utiliza Darwin en estas citas, en donde ni si quiera ha introducido todavía su teoría. Propongo llamar "adecuación" a este ajuste de los organismos al ambiente del que habla Darwin, esto que la teoría de la selección natural debía explicar.¹

¿Cómo caracteriza Darwin a las adecuaciones? Esta cuestión es importante y no muy clara ni en la literatura evolutiva actual ni en el mismo Darwin. Cuando se refiere de un modo general a las adecuaciones Darwin señala varias características (p.e., Darwin 1859, p. 3): "perfección de estructura", complejidad y, lo que más repite, "co-

¹ Por supuesto otros autores han notado tal ambigüedad (p.e., West-Eberhard 1994; Burian 1994; Gould y Vrba 1982). No utilizo ninguna propuesta existente porque más adelante caracterizaré las adecuaciones de un modo distinto a los disponibles.

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 y sobre la forma en que conceptualizaban el fenómeno que tanto ellos como Darwin consideraban que requería una explicación peculiar (p.e., Paley 1802, pp. 1-3). Teólogos naturales y 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 similar (Blanco 2008). Se pueden encontrar en los organismos vivos muchos de los rasgos que encontramos en un reloj.

¿Cuáles son las características del fenómeno a explicar? Mi intención no es encontrar las condiciones necesarias y suficientes de que cosas sean adecuaciones de un modo absoluto con independencia de cualquier marco teórico (dudo que esto sea posible) sino más bien esbozar el modo en que estas son conceptualizadas en la teoría de la selección natural. Veamos un ejemplo de aplicación de la teoría de la selección natural del mismo Darwin. El conjunto de adecuaciones a explicar es el siguiente:

La jirafa, con su gran estatura, sus muy largos cuello, patas delanteras, cabeza y lengua, tiene su estructura bellamente adaptada para comer en las ramas más altas de los árboles. Puede por eso obtener comida fuera del alcance de otros ungulados que habitan el mismo lugar; y esto debe ser una gran ventaja durante períodos de escasez. (Darwin 1872, pp. 160-161)

¿Cuáles son las adecuaciones a explicar en este caso? Ciertos rasgos de la jirafa con ciertas características peculiares: la extensa longitud del cuello, de la cabeza, de las patas delanteras y de la lengua de la jirafa. ¿Por qué estos rasgos debieran parecer sorprendentes al naturalista obligándolo a buscar un tipo peculiar de explicación? Porque realizan de manera efectiva su función, la de alcanzar las ramas altas de los árboles. Si bien Darwin utiliza la complejidad en su caracterización general de las adecuaciones, a la hora de aplicar la teoría de la selección natural sólo caracteriza su ámbito de aplicación como rasgos *que cumplen una función de manera altamente efectiva*. A esto me referiré, entonces, con las expresiones “adecuación” o “rasgo adecuado”. Lo que Darwin quiere explicar es, por lo tanto, cómo la población de jirafas adquirió rasgos que tienen la capacidad de realizar una función de manera eficiente.

1.3. *Explicación darwiniana del origen de la adecuación*

En las distintas explicaciones del origen de los distintos rasgos podemos encontrar las diversas aplicaciones distintas de TSN. Por ejemplo:

En la naturaleza, en el origen de la jirafa, los individuos que comiesen más alto y que pudiesen durante los períodos de escasez alcanzar aunque sea una pulgada o dos por sobre los otros, serían frecuentemente preservados [...] Estas pequeñas diferencias en las proporciones, debidas a las leyes de crecimiento o variación, no tienen la menor importancia ni utilidad en la mayor parte de las especies. Pero en el origen de la jirafa debe haber sido diferente, considerando sus probables hábitos de vida; pues aquellos individuos que tuviesen alguna parte o varias partes de su cuerpo un poco más alargadas de lo corriente, hubieron en general de sobrevivir. Se habrán cruzado y

dejado descendencia que habrán heredado las mismas peculiaridades corpóreas, o la tendencia a variar de nuevo en la misma manera, mientras que los individuos menos favorecidos en los mismos aspectos, habrán sido más propensos a perecer. (Darwin 1872, p. 178)

Presentando de manera algo más ordenada² la explicación propuesta por Darwin sería entonces la siguiente:

Explanans:

1. En la generación G_{0-n} en la población p de jirafas había variación con respecto a la longitud del cuello.
2. Estas diferencias provocaban diferencias en la efectividad con la que el rasgo cumplía la función de conseguir hojas de los árboles en el ambiente a (esta efectividad podría ser nula en algunos casos).
3. Las jirafas con cuello de mayor longitud son más efectivas al alimentarse de las ramas más altas de los árboles, tienden a mejorar su supervivencia y tienden a mejorar, en consecuencia, su éxito reproductivo diferencial.³
4. Los individuos tienden a heredar los rasgos particulares que poseen a su descendencia en algún grado.
5. Generación tras generación la frecuencia de los rasgos más efectivos al cumplir la función en cuestión fue aumentando, y consiguientemente fue aumentando la efectividad con la que esa función se realiza.⁴

Explanandum:

En G_0 en la población p de jirafas todos los individuos tienen cuellos largos que cumplen la función de alcanzar las ramas más altas de los árboles en el ambiente a en un rango de efectividad elevado.

1.4 Explicación darwiniana del origen de la adecuación

Kitcher se propone reconstruir la teoría de la selección natural (Kitcher 1993, p. 28) y detecta un patrón explicativo semejante a éste (en la parte 3 del trabajo señalaré diferencias entre su reconstrucción y la mía). Para dar cuenta de este tipo de explicación, entre otras cosas, Kitcher desarrolla un marco metateórico acerca de la explicación (Kitcher 1981). Darwin estaba interesado fundamentalmente en esta explicación histórica, y muchos han identificado a la selección natural con un mecanismo histórico de explicación.

Yo seguiré otro camino. Diferenciaré entre esta explicación histórica del origen de la adecuación, que llamaré teoría de la selección natural histórica o diacrónica (TSNH) cuya estructura acabo de esbozar informalmente, de la teoría no histórica que se utiliza

² En la presentación de TSNH no se sigue ningún marco metateórico particular. Es meramente intuitiva y esbozada, a fin de poder distinguir a TSNH de TSNS.

³ Este enunciado no se encuentra de manera tan explícita en el texto citado de Darwin, y puede generar resistencias en una primera lectura. Más adelante discutiré más pormenorizadamente sus partes y su estructura.

⁴ En la versión darwiniana de esta teoría del origen de la adecuación el número de generaciones no puede ser pequeño.

en esta explicación y que puede encontrarse de manera explícita en el enunciado legaliforme que aparece en el punto 3 del *explanans* de TSNH. No voy a entrar en la discusión de la naturaleza de las explicaciones históricas en general, pero en este caso esta explicación apela a leyes. A las leyes de una teoría propuesta por Darwin mismo, que no tiene este carácter histórico y a la que él mismo y muchos otros llaman también “teoría de la selección natural”. En este trabajo la llamaré “teoría de la selección natural sincrónica” (TSNS). Esta ambigüedad a la hora de referirse a la teoría de la selección natural ha acarreado numerosos malentendidos. Para algunos, como Elisabeth Lloyd (1994, pp. 2-5) la teoría de la selección natural no es histórica. Mientras que otros 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). Este desacuerdo se puede disolver si se considera la ambigüedad del término “selección natural” y se distingue entre las dos teorías⁵. En el punto siguiente mostraré informalmente la estructura de TSNS y las diferencias quedarán más claras.⁶

1.5 Abstracción de la ley fundamental de TSNS

En las leyes fundamentales de las teorías suelen aparecer todos los términos de la teoría relacionados (Balzer et al. 1987, p. 19; Lorenzano 2005). En el punto 3 de la explicación darwiniana del cuello de la jirafa (*vid.* sección 1.3) podemos encontrar al enunciado legaliforme que permite conectar el rasgo adecuado con el éxito reproductivo, y de la abstracción de este enunciado obtendremos los conceptos fundamentales de TSNS y la forma de su ley fundamental⁷. Con la aplicación iterada de esta ley generación tras generación TSNH da cuenta de su explanandum.

La ley fundamental de TSNS instanciada en esta explicación particular es:

Las jirafas de cuellos más largos cumplen mejor la función de alcanzar las ramas más altas de los árboles mejorando su alimentación en períodos de escasez, me-

⁵ Fodor, en su artículo en contra del darwinismo (Fodor 2008), sugiere entender a las explicaciones seleccionistas como explicaciones históricas narrativas *post hoc* y no como la aplicación de una teoría con leyes legítimas. Independientemente de lo débil que sean sus presupuestos metateóricos, mi propuesta es intermedia. Pues, efectivamente, la explicación del origen de la adecuación parece tener la característica histórica señalada. Pero en esa explicación histórica se apela a una teoría que sí tiene leyes que es la que intentaré reconstruir. Fodor compara la explicación darwinista con otras explicaciones genéticas como la del origen del sistema solar (Fodor 2008, p. 23). Considero tal comparación adecuada (aunque no es negativa, como parece plantearla). Pues, las explicaciones del origen del sistema solar apelan a leyes (como las de la mecánica clásica) de un modo semejante a la que en TSNH se apela a TSNS.

⁶ Existe un antecedente análogo al que tratamos de dos teorías, que habitualmente se confunden, una de las cuales muestra una forma habitual, y otra de carácter más histórico que itera reiteradamente la primera teoría además de agregar algunos conceptos nuevos. Es el caso de la distinción realizada por Lucía Federico entre la *bioquímica metabólica* y la *bioquímica de las vías metabólicas* (Federico 2009, p. 98).

⁷ La aplicación informal que hago del estructuralismo lleva a presentar la ley fundamental a través de enunciados, lo cual puede causar cierta confusión al lector dado que el estructuralismo es una metateoría semanticista. Recuérdese que no estoy presentando TSNS en lenguaje estructuralista sino que estoy utilizando conceptos fundamentales de esta metateoría de manera informal.

mejorando su supervivencia, y mejorando, en caso de que el largo de cuello sea heredable, su éxito en la reproducción diferencial.

Si planteamos esta ley de manera más abstracta:

Los organismos que portan un rasgo r que cumple más efectivamente una función en un ambiente determinado a tienden a mejorar su supervivencia en a , tendiendo a mejorar en consecuencia, si r es heredable, el éxito reproductivo diferencial en a de este tipo de organismos.

Nada en este enunciado es superfluo. Es necesario explicitar la función por la que se produce una mejora en la supervivencia y el modo en que esta mejora se produce. La función en juego podría haber sido distinta afectando por una vía alternativa a la supervivencia, por ejemplo, el cuello largo podría haber tenido que ver con el alejamiento de predadores. A partir del análisis de otros ejemplos veremos que tampoco es superfluo el señalamiento de que la conexión entre el éxito reproductivo y el rasgo adecuado es por una mejora en la supervivencia, puesto que esta conexión también podría haber sido otra, como veremos más adelante. Llamaremos a esta conexión “aptitud”⁸. La estructura de la ley y la naturaleza del concepto de *aptitud*, todavía algo indeterminada, quedará más clara luego del largo rodeo que daré examinando diferentes formas en que Darwin aplica TSNS.

Es interesante notar que esta teoría no comparte el *explanandum* con TSNH. Pues, lo que se quería explicar con TSNH es la forma en que ciertos organismos adquirieron un rasgo adecuado a su ambiente. TSNS, sin embargo, explica por qué cierto tipo de organismos, las jirafas de cuello más largo, tienen un mayor éxito reproductivo diferencial en cierto ambiente, a partir del *explanans* que indica que ciertos organismos poseen cierto rasgo que cumple mejor una función, mejorando su aptitud. A Darwin le interesaba particularmente TSNH, pues por un lado, como ya vimos, no existía un mecanismo que pudiera explicar el origen de la adecuación al ambiente, y por el otro, no tenía forma de medir la frecuencia esperada de un tipo de organismos en una población, y por lo tanto, no podía determinar si cierto tipo de organismos tenía un mayor éxito reproductivo con claridad. Su interés en TSNS radicaba en el papel que cumplía en TSNH. Es interesante señalar que actualmente las cosas han cambiado. Como la genética de poblaciones brinda medios para calcular el éxito reproductivo de los organismos vivos determinando, bajo ciertas condiciones, la frecuencia esperada de los distintos tipos de organismos en una población, se apela habitualmente a TSNS justamente para explicar por qué la frecuencia no es la esperada (Ginnobili 2010).

Veamos, ahora, los diferentes tipos de conexiones entre el rasgo que cumple la función más efectivamente y el éxito reproductivo, a partir de diversos ejemplos de aplicación de TSNS que hace Darwin en el *Origen*. Mi intención no es mostrar todas las formas en las que TSNS es utilizada por Darwin en el *Origen*, sino las principales,

⁸ La elección terminológica es compleja. Tanto la utilización de nuevos términos, como de términos familiares, puede entorpecer la comprensión del texto. Opté por “aptitud” aunque a veces se suele traducir con tal término el concepto de *fitness* de la genética de poblaciones. Pido al lector tolerancia al respecto de la elección y precaución de entender los conceptos a los que me refiero a partir de mis propias caracterizaciones.

con el objetivo de abstraer TSNS de sus aplicaciones. Esto permitirá comprender mejor la naturaleza del concepto que he llamado “aptitud”.

1.5.1 Selección sexual

Es posible mostrar, como veremos, que la selección sexual tiene la misma estructura que la selección natural, y por lo tanto, que puede ser considerada un caso de esta⁹. En la selección sexual la aptitud consiste en la capacidad de conseguir pareja y no en una mejora en la supervivencia. Mucho se ha discutido entre las relaciones entre selección sexual y natural, pero, como veremos, existe un sentido interesante en que se puede señalar que ambas son aplicaciones de una y la misma teoría. Pues tienen la misma estructura y utilizan los mismos conceptos. La capacidad de conseguir pareja puede darse según Darwin por distintas razones:

- Capacidad de emparejarse luchando con organismos del mismo sexo (Darwin 1859, p. 88). En cuyo caso el enunciado legaliforme supuesto es:

Los gallos de espolones más efectivos para luchar con gallos del mismo sexo *tienden a lograr emparejarse más*, mejorando, en consecuencia, si el rasgo es heredable, su éxito en la reproducción diferencial.

- Capacidad de emparejarse atrayendo a organismos del otro sexo (Darwin 1859, pp. 88-89). En cuyo caso el enunciado legaliforme supuesto es:

Las aves de plumaje más atractivo a las hembras de su especie *tienden a lograr emparejarse más*, mejorando, en consecuencia, si el rasgo es heredable, su éxito en la reproducción diferencial.

1.5.2 Fecundidad

En ejemplos de la atracción que plantas ejercen sobre insectos a través de sus flores con el fin de lograr la fecundación cruzada (Darwin 1859, p. 92), no hay ni una mejora en la supervivencia, como en el caso de la jirafa, ni tampoco una mejor capacidad de conseguir pareja. Se trata de una aplicación diferente. El enunciado legaliforme supuesto es el que sigue:

Las plantas que producen flores más atractivas a los insectos *tienden a mejorar su fecundidad* mejorando, en consecuencia, si el rasgo es heredable, su éxito en la reproducción diferencial.

1.5.3 Selección artificial

En otra oportunidad he defendido que se puede entender mejor el argumento del *Origen* si se considera que la selección artificial, la selección en la que intervienen huma-

⁹ Si bien Darwin a veces contrapone la selección sexual y la natural como si se tratara de mecanismos distintos, a veces también habla de la selección natural de un modo más abarcador. En otra ocasión he presentado una defensa de este punto de carácter más historiográfico (Ginnobili, en prensa).

nos, como un caso de la selección natural (Ginnobili, en prensa). Aquí no expondré de nuevo esos argumentos. Mostraré simplemente cómo puede presentarse a la selección artificial como una especialización de la ley fundamental de TSN.

La selección artificial puede subdividirse en dos tipos:

- Metódica

Cuando los humanos seleccionan conscientemente las parejas reproductoras con el fin de mejorar las razas (Darwin 1859, pp. 29-30). En este caso el enunciado legaliforme supuesto sería:

Los organismos con rasgos que cumplen cierta función de un modo más efectivo, *tienden a ser seleccionados conscientemente por humanos como reproductores*, mejorando, si el rasgo es heredable, el éxito reproductivo diferencial de esos organismos.

- Inconsciente

En el caso en que la selección se produce porque, sin tener la meta de mejorar las razas, los humanos cuidan sus animales más valiosos (Darwin 1859, p. 36) el enunciado legaliforme supuesto sería:

Los organismos con rasgos que cumplen cierta función de un modo más efectivo, *tienden a ser protegidos especialmente por los humanos*, mejorando, si el rasgo es heredable, el éxito reproductivo diferencial de esos organismos.

1.5.4 Selección de grupo

Los casos vistos anteriormente tienen en común la aplicación de la selección natural a nivel individual. Tanto el rasgo que cumple mejor la función, como la aptitud, como el éxito reproductivo, se aplican a organismos. En algunos casos, sin embargo, la selección natural individual parece no poder funcionar. Así ocurre, por ejemplo en el caso de alguno de los rasgos de los insectos neutros. En los insectos sociales, como las abejas o las hormigas, puede haber castas de obreras que tienen rasgos funcionales peculiares (es decir, que no comparten con las otras castas) y, por el hecho de que tales castas son estériles, no es posible sostener que la posesión de esos rasgos en ancestros también estériles, mejoró su éxito reproductivo. La forma en que Darwin soluciona este problema implica la aplicación de la selección natural a niveles más elevados que el del individuo (Darwin 1872, pp. 74-75).

El enunciado legaliforme supuesto en tal caso sería:

Las abejas obreras (estériles) con la curvatura o longitud de la lengua más efectiva para recolectar néctar de ciertas flores *mejorarían el rendimiento de la comunidad a la que pertenece*, mejorando, si el rasgo es heredable, el éxito reproductivo diferencial de tal comunidad.

1.5.5 Otras aplicaciones de la ley fundamental de TSNS

Estas no son las únicas leyes especiales posibles. La riqueza de la teoría justamente radica en que es posible dar cuenta de nuevos hechos encontrando nuevas instanciaciones del concepto de aptitud. Podemos encontrar una aplicación distinta en un escrito temprano de Darwin:

Si el número de individuos de una especie con semillas plumosas puede incrementarse por el poder de la diseminación dentro de su propio área [...] aquellas semillas que fueran un poco más plumosas en el largo término serán las más diseminadas, entonces un mayor número germinarán, y tenderán a producir plantas con plumas un poco mejor adaptadas. (Darwin 1844, p. 92)

En este caso la instanciación de la ley fundamental sería:

Los organismos cuyas semillas tienen rasgos que les permiten planear con el viento, *esparcen mejor sus simientes* mejorando así, de ser el rasgo heredable, su éxito en la reproducción diferencial.

Esto muestra que Darwin concebía ya en sus primeros ensayos sobre el tema, y a diferencia de Wallace, una selección natural amplia que incluía aplicaciones que no requerían la mejora en la supervivencia.

1.6 La ley fundamental de TSNS

Con los casos revisados podemos obtener un enunciado general:

Los organismos que portan un rasgo que cumple más efectivamente una función tienden a mejorar o su capacidad de emparejarse, o su supervivencia, o su fecundidad, o su capacidad de esparcir simientes o su utilidad a humanos o el rendimiento de la comunidad a la que pertenecen, tendiendo a mejorar, en consecuencia, si el rasgo es heredable, su éxito reproductivo diferencial o el éxito reproductivo diferencial de la comunidad a la que pertenecen.

Si reemplazamos por “aptitud” las diversas conexiones entre el rasgo que cumple más efectivamente cierta función y el éxito reproductivo diferencial y llamamos “adecuados” a los organismos que portan un rasgo que cumple una función más adecuadamente, quedan explicitados los componentes principales de la ley fundamental:

Los organismos más adecuados tienden a mejorar su aptitud, tendiendo a mejorar, de ser los rasgos en cuestión heredables, en consecuencia, su éxito reproductivo diferencial.

Esos serían los componentes fundamentales de la ley fundamental de TSNS. No afirmo que sean todos los componentes. Ni que esta sea exactamente la forma. Se trata de un mero esbozo. Pero como veremos, si se aceptan estos primeros pasos de la reconstrucción ya se pueden extraer consecuencias filosóficas o metateóricas importantes y se puede echar luz sobre diversas discusiones actuales acerca de la teoría de la selección natural.

Para al menos esbozar la estructura de esta ley (dado que las implicaciones materiales de implicaciones materiales son difíciles de expresar en lenguaje natural) la presentaré semiformalmente:

[(El rasgo r' es más efectivo que el rasgo r^2 al cumplir la función f en el ambiente $a \rightarrow$ los organismos que portan r' tienen mayor aptitud que los que portan r^2 en a) y los rasgos r son heredables] \rightarrow Los organismos que portan r' tendrán mayor éxito en la reproducción diferencial que los que portan r^2 en a .

En donde r , por ejemplo, es un tipo de rasgo (p.e., el largo del cuello de la jirafa), y r' y r^2 son distintos tipos de largos de cuello (p.e., r' sería un cuello de 1,10 m de largo y r^2 sería un cuello de 1 m de largo), f sería una función particular (p.e., alcanzar las ramas altas de los árboles) y a sería un ambiente particular (p.e., la sabana africana en período de escases). En este trabajo evitaré discutir al respecto del concepto de éxito reproductivo diferencial. No puede tratarse de un mero conteo de la descendencia de los distintos tipos de organismos, dado que suele considerarse a la cantidad de hijos como un tipo de adaptación, pero sí se puede contar las cantidades relativas de los distintos tipos de organismos. Esta cuestión no será tratada en este artículo, cuyo punto tiene que ver con la diferenciación de los otros conceptos de la ley que normalmente no se encuentran distinguidos o explicitados.

¿Por qué es necesario apelar a la aptitud? ¿Por qué no considerar que la ley fundamental únicamente relaciona la efectividad con la que se cumple una función con el éxito reproductivo?

Esta respuesta es importante puesto que, como veremos, en la mayor parte de las reconstrucciones de TSNS sólo se toman en cuenta dos componentes, mientras que es una característica de esta reconstrucción la distinción entre la función inmediata del rasgo y la aptitud (que tal vez podríamos llamar “función evolutiva” o “función mediata”). La respuesta tiene que ver con el análisis de casos mostrado anteriormente. Darwin siempre presenta esta estructura tripartita en donde una función no evolutiva (p.e., alimentarse del néctar de ciertas flores) se relaciona con una función evolutiva, la aptitud (p.e., mejora en la supervivencia debida a una mejor alimentación) provocando un mayor éxito en la reproducción diferencial. Como ya he afirmado, si se quita una de las partes, o la función o la aptitud, las explicaciones quedan incompletas. La posesión de un rasgo y el éxito reproductivo dejan de estar relacionados (con el perdón de aquellos que les disgusta el término) ‘causalmente’ y las explicaciones no superan el estatus de meras correlaciones estadísticas entre la posesión del rasgo y el éxito reproductivo. El condicional en el antecedente del enunciado indica que la función de un rasgo sólo tiene significancia evolutiva si implica una mejora en la aptitud.

1.7 Red teórica

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 (Balzer et al. 1987). 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”. Muchas veces el temor a no enunciar una

teoría de la selección natural amplia (que abarque a la selección sexual) tiene que ver con que esto produzca la confusión de los 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.

Creo que, del mismo modo en que Endler trata la cuestión al respecto de la teoría de la selección natural actual (Endler 1986, p. 9; Endler 1992), la red teórica de TSNS en su aplicación a individuos puede presentarse con 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. Esto es porque Darwin a veces usa “selección natural” en el sentido más amplio posible, y otras veces, en el sentido restringido como cuando la quiere confrontar con la selección sexual. Brindo una de las posibles presentaciones de la red teórica de TSNS en la que se acomodan todos los casos vistos en la figura 2:

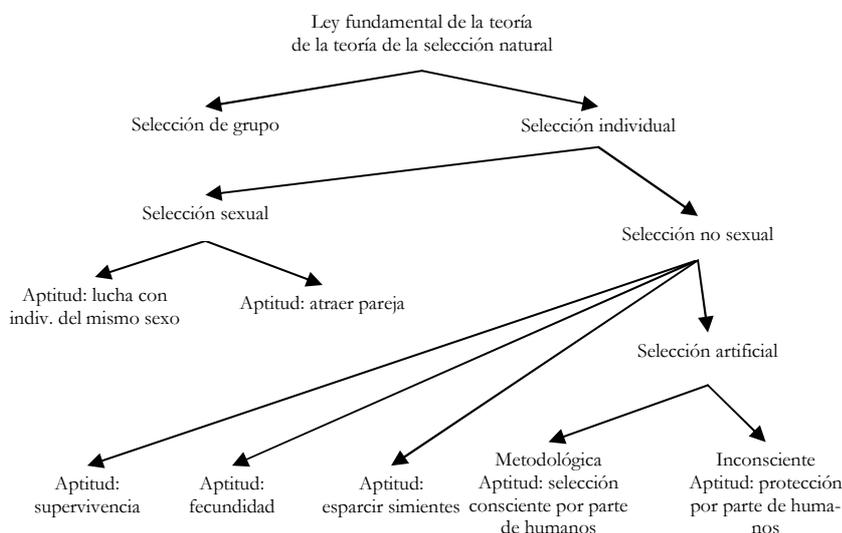


Fig. 2 - red teórica de TSNS que surge de las diferentes instancias de “aptitud” en los casos examinados¹⁰

¹⁰ Esta red surge sólo a partir de los casos examinados, que no constituyen todas las aplicaciones que Darwin hace de TSNS en el *Origen*, y por supuesto, todas las especializaciones utilizadas por Darwin en otros textos y descubiertas por otros biólogos. Estas podrían cambiar la estructura en cuestión. Considero que es posible, por ejemplo, incluir como especialización el principio de divergencia, pero esta discusión llevaría demasiado espacio. La red presentada, por lo tanto, no es ni completa ni la úni-

2. *Discusiones*

Considero que dos son los argumentos más fuertes a favor de mi reconstrucción. El primero, que es el que hemos venido examinando, es que se explicita la estructura explicativa detrás de todas las utilidades de la teoría que hace Darwin. El segundo argumento es que permite solucionar o disolver muchos de los problemas conceptuales, epistemológicos o metateóricos que suelen rodear a la teoría de la selección natural. En otros trabajos he presentado consecuencias de la reconstrucción sobre la discusión de la estructura de la teoría evolutiva general (Ginnobili 2010), sobre la discusión acerca de las funciones (Ginnobili 2009a), sobre la capacidad unificadora de la teoría (Ginnobili 2009b), sobre su carácter explicativo (Ginnobili 2006), sobre la polémica de la tautologización (Ginnobili 2007; Ginnobili y Carman 2008). Para no excederme del espacio disponible y a modo de ejemplo de a lo que me refiero, presentaré resumidamente la cuestión de la tautologización. La intención no es presentar esta cuestión pormenorizadamente, sino más bien indicar como esta problemática se disuelve con tareas elucidatorias y reconstructivas como las que he llevado a cabo anteriormente.

Una de las críticas que más bibliografía ha generado es la que acusa a la selección natural de ser tautológica, analítica, vacua o irrefutable. La disputa gira alrededor de enunciados que suelen formularse como “los más aptos sobreviven”. ¿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 tautologización, 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* (p.e., Peters 1976; Popper 1974).

Si mi reconstrucción de la ley fundamental de TSNS es adecuada, esta crítica es incorrecta. *Aptitud, adecuación y éxito reproductivo diferencial* son conceptos distintos que se aplican de diferente modo y la ley fundamental de TSNS no es una definición, sino una ley fundamental legítima. Sin embargo, puede señalarse de esta ley fundamental, como ocurre con las leyes fundamentales de otras teorías (Moulines 1982, pp. 88-107), que por sí misma (es decir, si no se toma en cuenta el incremento de contenido empírico que sufre en sus aplicaciones a través de leyes especiales) carece de contenido empírico (Ginnobili 2007; Ginnobili y Carman 2008). Dentro del marco metateórico estructuralista se puede dar cuenta del hecho de que para muchos la selección natural tenga un carácter cuasi vacuo o *a priori*, pues ese es el caso si nos enfocamos en la ley fundamental considerada de manera aislada. El concepto de aptitud es sumamente abstracto. Al tomar en cuenta la red teórica completa de la teoría, en donde este concepto adquiere mayor contenido empírico, las sospechas de vacuidad son injustificadas.

ca manera de presentar la información disponible, sino una forma posible de organizar los casos que hemos estado analizando, que permite mostrar la estructura compleja y unificadora de TSNS.

3. Relaciones con otros enfoques

He dejado para el final las relaciones con los otros intentos de elucidación y reconstrucción de TSN. Esta cuestión será tratada brevemente. De ningún modo pretendo que este sea el análisis pormenorizado que tales reconstrucciones merecen. Los objetivos al citarlos son varios: darle mayor plausibilidad a mi reconstrucción, mostrando que algunas de sus características coinciden con características señaladas por otros; mostrar la originalidad de mi reconstrucción señalando diferencias con las otras reconstrucciones; mostrar por qué creo que he logrado en algunos aspectos mayor claridad conceptual por disponer de un enfoque metateórico rico en conceptos para hablar de las teorías científicas (considero una virtud de mi enfoque que puedo decir de una manera más clara lo que en otros enfoques está sugerido); finalmente, mostrar que hay un acuerdo importante en el área de la filosofía de la biología al respecto de cuestiones fundamentales y se trata de un área en la que se puede decir que hay progreso, en el sentido de que se logran elucidaciones y reconstrucciones cada vez más adecuadas de su objeto de estudio.

En *The Nature of Selection* (1993) Sober discute pormenorizadamente cuestiones al respecto de la naturaleza de la teoría evolutiva. El libro, que inauguró varias discusiones interesantes al respecto de la teoría evolutiva, no ofrece, sin embargo, una versión adecuada de la teoría de la selección natural. Así por ejemplo, presenta a la teoría de Darwin del siguiente modo:

Si los organismos en una población que poseen una característica (llamémosla F) están mejor capacitados para sobrevivir y reproducirse que los organismos con la característica alternativa (no-F), y si F y no-F se pasan de los padres a la descendencia, entonces la proporción de individuos con la característica F se incrementará. (Sober 1993, p. 27)

Si TSNS tiene los conceptos fundamentales que yo señalo entonces, si bien la ley ofrecida por Sober tiene una forma semejante a la presentada por mí, es inadecuada, pues no toma en cuenta interpretaciones de la aptitud que no tengan que ver con una mejora en la fecundidad ni en la supervivencia, y no toma en cuenta los componentes del la parte de la ley que he caracterizado bajo el rótulo de “adecuación”¹¹. En realidad Sober discute la naturaleza de la selección a partir de su caracterización de la teoría de la evolución como una teoría de fuerzas, en donde la selección es una de las fuerzas en juego. Esto lo lleva a discutir la selección natural en el marco de la genética de poblaciones. Considero más adecuado el camino seguido en este trabajo, de tratar la teoría de la selección natural como una teoría autónoma de otras teorías evolutivas. En este trabajo no daré el segundo paso, que es explorar las relaciones de esa teoría con otras de la biología evolucionista¹². La idea de que la selección natural no es más que un fac-

¹¹ Estos mismos reproches, el no tomar en cuenta más que las interpretaciones en la aptitud que tienen que ver con la mejora en la supervivencia o en la fecundidad o reproducción, y el no separar la aptitud de la efectividad con la que se cumple cierta función, pueden realizarse a otras presentaciones de otros autores (p.e., Skipper y Millstein 2005, p. 330; Barros 2007, p. 313).

¹² He explorado las relaciones de TSNS con la Genética de Poblaciones en otra ocasión. Allí distingo entre el concepto de aptitud que considero parte de TSNS del concepto de *fitness* utilizado en la genética de poblaciones (Ginnobili 2010). Otros autores han señalado la independencia de TSNS de la genética de poblaciones (p.e., Rosenberg 1994, pp. 110-111; Glymour 2006, p. 388).

tor de los señalados en la genética de poblaciones parece presupuesta en los autores que pretenden haber reconstruido la teoría evolutiva ofreciendo una reconstrucción de la genética de poblaciones. (p.e., Barbadilla 1990; Thompson 1989; Lloyd 1994). No trataré estas reconstrucciones por no considerarlas reconstrucciones de TSNS. La apelación a los textos de Darwin para la reconstrucción de TSNS justamente permite mostrar que se trata con una teoría autónoma independiente de (aunque con posibles relaciones con) otras teorías de la biología evolutiva.

Kitcher, a quien la reconstrucción típica de la selección natural en términos enunciativistas tampoco lo satisface, propone como alternativa a estas la idea de que lo que ofrece Darwin en el *Origen* es un patrón explicativo que permite confeccionar historias darwinianas (Kitcher 1993, p. 28). Las historias darwinianas serían textos estructurados en base a un patrón explicativo muy parecido al que propongo yo en 1.3 aunque no aparecen diferenciados todos los conceptos que, según mi opinión, son fundamentales en TSNH. De hecho, Kitcher identifica este patrón explicativo con la selección natural, y ya he mostrado antes por qué esto es incorrecto. Hay que diferenciar TSNH, que explica el origen de la adecuación, de TSNS que explica por qué cierto tipo de organismos tienen un mayor éxito reproductivo. De hecho, este patrón histórico de explicación es utilizado por Kitcher en la elucidación de las explicaciones selectivas del neodarwinismo. Es a TSNS, sin embargo, a lo que apela la genética de poblaciones para explicar porque la frecuencia genética esperada en una población no es la esperada.

Por otro lado, 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 estas se vuelvan un caso paradigmático de explicación. Sin embargo, el patrón de razonamiento seleccionista propuesto por Kitcher no es lo suficientemente general. Considero, que en mi enfoque tal poder unificador queda mejor explicitado.

Endler (1986) define a la selección natural como un proceso en el cual:

Si una población tiene:

Variación: Variación entre individuos en algún atributo o rasgo.

Diferencias de aptitud (fitness): Una relación consistente entre ese rasgo y la habilidad para encontrar pareja, la fertilidad, la fecundidad y/o la supervivencia.

Herencia: una relación consistente, para ese rasgo, entre padres y su descendencia, que es al menos parcialmente independiente de los factores ambientales comunes.

Entonces:

La distribución frecuencial del rasgo diferirá en las etapas de la historia de la vida, más allá de lo esperado por la ontogenia.

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* so-las.

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 (i) y (ii).

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 la ley fundamental de TSNS que yo he propuesto. El problema más grande que veo con esta reconstrucción, y esto ocurre con muchas otras (p.e., Rosenberg y McShea 2008, pp. 51-58; Lewontin 1985, p. 76; Lewontin 1970, p. 1; Ridley 1996, pp. 71-72; Rosenberg y Bouchard 2009; Ariew y Lewontin 2004, p. 349), es que no toman en cuenta que para que la ley fundamental de TSNS 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. 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 a través de TSNH; y por sobre todo, permite evitar que la ley fundamental de TSNS quede caracterizada 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.

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. Endler reconstruye TSNS de modo de 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.

Coincido con Brandon (1990, p. 9) al afirmar que la teoría de la selección natural fue elaborada por Darwin para explicar el éxito reproductivo diferencial y explicar el origen y el mantenimiento de la adecuación en la naturaleza. 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 un concepto explicativo, análogo al que yo presenté como “aptitud”. Al igual que Endler,

sólo reconoce dos componentes en la ley fundamental de TSNS. 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.

Tuomi y Haukioja (1979) reconstruyen TSN 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 sí son contrastables. Este conjunto de enunciados sirven de marco conceptual para generar estos modelos teóricos.

- (i) Las propiedades de los individuos varían.
- (ii) El éxito o el fracaso en la supervivencia y la reproducción de cada individuo depende de las condiciones ambientales prevaletentes y de las propiedades de los individuos.

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

- (iii) Los individuos tienen un éxito reproductivo diferencial.
- (iv) Las propiedades de los individuos tienden a ser heredadas por su descendencia.

De (iii) y (iv) se sigue deductivamente

- (v) Las proporciones relativas de propiedades cambia de una generación a la siguiente.

El enunciado (ii) afirma que hay una relación entre los rasgos que portan ciertos individuos en un ambiente y su reproducción diferencial. Pero en tal formulación lo que parece análogo a la ley fundamental que yo propuse 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 cuanto a la forma deductiva en que se presenta la teoría, creo que, como ya dije, la reconstrucción no es enunciativista en el sentido clásico 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.

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 (ii) 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 vistos 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 al que yo propongo.

Conclusion

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 del trabajo 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. 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. 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 TSNS. Sin embargo, creo haber brindado una posible interpretación de la ley fundamental de TSNS que permite explicar no sólo su carácter genuino como ley fundamental, sino las razones por las cuales algunos han considerado que 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. La razón por la que no he brindado una reconstrucción formal consiste en que creo que la discusión brindada en este trabajo debe antecederla. La estructura formal de la teoría es verdaderamente compleja, y obscurecería los puntos defendidos en este trabajo. La tarea, por supuesto, queda pendiente.

Si los resultados obtenidos son satisfactorios, quisiera señalar que, aunque al no brindar una reconstrucción formal deje este hecho en la penumbra, mi visión de la teoría de la selección natural depende de manera absoluta del enfoque desde el cual la analicé, el estructuralismo metateórico. 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.

REFERENCIAS

- Ariew, A. & Lewontin, R. C., 2004. The Confusions of Fitness. *British Journal for the Philosophy of Science*, 55, pp. 347-363.
- Balzer, W., Moulines, C. U. & Sneed, J. D., 1987. *An architectonic for science: the structuralist program*. Dordrecht, Lancaster: Reidel.

- Barbadilla, A., 1990. La estructura de la teoría de la selección natural. En: Ruiz, A. & Santos, M. (eds.) *Temas Actuales de Biología Evolutiva*. Barcelona: UAB.
- Barros, D. B., 2007. Natural Selection as a Mechanism. *Philosophy of Science*, 75, pp. 306-322.
- Blanco, D., 2008. La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas. *Ludus Vitalis*, XVI (30), pp. 3-26.
- Brandon, R. N., 1990. *Adaptation and Environment*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Burian, R. M., 1994. Adaptation: Historical Perspectives. En: Keller, E. F. & Lloyd, E. A. (eds.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Burkhardt, F. (ed.) 1996. *Charles Darwin's Letters: A Selection 1825-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Darwin, C., 1844. Essay of 1844. En: Darwin, F. (ed.) *The foundations of The origin of species. Two essays written in 1842 and 1844*. Cambridge: University Press.
- 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.
- Darwin, C., 1883. *The variation of Animals and Plants under Domestication*. New York: D. Appleton and Co.
- Dawkins, R., 1996. *The blind watchmaker*. New York ; London: Norton.
- Endler, J. A., 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Endler, J. A., 1992. Natural selection: current usages. En: Fox Keller, E. & Lloyd, E. A. (eds.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Federico, L. 2009. *Reconstrucción estructuralista de la bioquímica dinámica: las teorías de la bioquímica metabólica y de las vías metabólicas y sus "ejemplares"*. Doctorado, UNTREF.
- Fodor, J., 2008. Against Darwinism. *Mind & Language*, 23 (1), pp. 1-24.
- Friedman, M., 1974. Explanation and Scientific Understanding. *The Journal of Philosophy*, 71, pp. 1-19.
- Gayon, J., 1998. *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ghiselin, M. T., 1969. *The triumph of the Darwinian method*. Berkeley / London: University of California Press.
- Ginnobili, S. 2006. *La teoría de la selección natural darwiniana*. Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires.
- Ginnobili, S., 2007. Hay lo que queda. Sobre la presunta tautologocidad de la teoría de la selección natural. *Análisis Filosófico*, XXVII (1), pp. 75-89.
- Ginnobili, S., 2009a. Adaptación y función. *Ludus Vitalis*, XVII (31), pp. 3-24.
- Ginnobili, S., 2009b. El poder unificador de la teoría de la selección natural. En: Barboza, M. C., Avila, J. D., Piccoli, C. & Cornaglia Fernández, J. (eds.) *150 años después... La vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario.
- Ginnobili, S., 2010. La teoría de la selección natural darwiniana y la genética de poblaciones. *Endoxa*, 24, pp. 169-184.
- Ginnobili, S., en prensa. Selección artificial, selección sexual, selección natural. *Metatheoria*.
- Ginnobili, S. & Carman, C. C., 2008. Deferentes, epiciclos y adaptaciones. *Filosofia e História da Ciência no Cone Sul. Seleção de trabalhos do 5º Encontro*. Campinas: AFHIC.
- Glymour, B., 2006. Wayward Modeling: Population Genetics and Natural Selection. *Philosophy of Science*, 73 (4), pp. 369-389.
- Gould, S. J. & Vrba, E. S., 1982. Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8 (1), pp. 4-15.
- Huxley, J., 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. London: George Allen and Unwin.
- Kitcher, P., 1981. Explanatory Unification. *Philosophy of Science*, 48 (4), pp. 507-531.
- Kitcher, P., 1993. *The advancement of science: science without legend, objectivity without illusions*. New York ; Oxford: Oxford University Press.
- Klimovsky, G., 1994. *Las desventuras del conocimiento científico*. Buenos Aires: A-Z Editora.
- Kuhn, T. S., 1970. *The structure of scientific revolutions*. Chicago, London: University of Chicago Press.
- Lewontin, R., 1978. La adaptación. *Investigación y Ciencia*, 26, pp. 139-149.
- Lewontin, R. C., 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, pp. 1-18.
- Lewontin, R. C., 1985. Adaptation. En: Levins, R. & Lewontin, R. C. (eds.) *The Dialectical Biologist*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.

- Lorenzano, P., 2005. Ejemplares, modelos y principios en la genética clásica. *Scientiae Studia*, 3 (2), pp. 185-203.
- Lloyd, E. A., 1994. *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. New Jersey: Princeton University Press.
- 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.
- Moulines, C. U., 1982. *Exploraciones metacientíficas*. Madrid: Alianza Editorial.
- Osipov, 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 (971), pp. 1-12.
- Popper, K., 1974. *Unended Quest: An Intellectual Autobiography*. La Salle: Open Court.
- Popper, K., 1979. *Objective Knowledge: An Evolutionary Approach*. Oxford: Clarendon.
- Ridley, M., 1996. *Evolution*. Cambridge, Mass.: Blackwell Science.
- Rosenberg, A., 1994. *Instrumental Biology or The Disunity of Science*. Chicago and London: The university of Chicago Press.
- Rosenberg, A. & Boucard, F., 2009. Fitness. In: Zalta, E. N. (ed.) *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*.
- Rosenberg, A. & Mcshea, D. W., 2008. *Philosophy of Biology - A contemporary introduction*. New York & London: Routledge.
- Ruse, M., 1979. *The Darwinian Revolution: Science red in tooth and claw*. Chicago: University of Chicago Press.
- Skipper, R. A. & Millstein, R. L., 2005. Thinking about evolutionary mechanisms: natural selection. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36, pp. 237-347.
- 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.
- Sober, E., 2000. *Philosophy of Biology, 2ed*. Boulder, Colorado: Westview Press.
- Thompson, P., 1989. *The Structure of Biological Theories*. New York: State University of New York Press.
- Tuomi, J. & Haukioja, E., 1979. Predictability of the theory of natural selection: An analysis of the structure of the Darwinian theory. *Savonia*, 3, pp. 1-8.
- West-Eberhard, M. J., 1994. Adaptation: Current Usages. En: Keller, E. F. & Lloyd, E. A. (eds.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press.

Santiago GINNOBILI es licenciado en Filosofía por la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de Buenos Aires. Actualmente se encuentra finalizando su doctorado en la misma institución con beca de CONICET. Dicta clases en el área de Filosofía e historia de la ciencia en la carrera de Filosofía de la Universidad de Buenos Aires y en el área de Filosofía en la Universidad Nacional de Quilmes. Sus áreas de interés se enmarcan dentro de la Filosofía de la ciencia y, especialmente, en la filosofía de la biología. Ha publicado artículos en revistas como *Ludus Vitalis*, *Endoxa*, *Análisis filosófico* y *Scientiae Studia* y varios capítulos en diversos libros.

DIRECCIÓN: IEC—Instituto de Estudios sobre la Ciencia y la Tecnología. Universidad Nacional de Quilmes. Roque Sáenz Peña 352. Bernal-B1876BXD, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: santi75@gmail.com