Elliott Sober

Filosofía de la biología

Versión española de
Tomás R. Fernández
y Susana del Viso

Alianza
Editorial

Título original: *Philosophy of Biology*

Calle Juan Ignacio Luca de Tena, 15, 28027 Madrid; teléf. 393 88 88
I.S.B.N.: 84-206-2849-2
Depósito legal: M. 12.232-1996
Compuesto en Fernández Ciudad, S. L.
Impreso en Lavel. Los Llanos, C/ Gran Canaria, 12. Humanes (Madrid)
Printed in Spain

Para Sam

ÍNDICE

RELACIÓN DE LOS CUADROS

AGRADECIMIENTOS

Robert Boyd, Robert Brandon, David Hull, Robert Jeanne, Philip Kitcher, John Maynard-Smith, Robert O'Hara, Steven Hecht Orzack, Peter Richerson, Louise Robbins, Robert Rossi, Michael Ruse, Kim Sterelny y David Sloan Wilson me dieron muy buenos consejos acerca de cómo mejorar versiones anteriores de este libro. Les estoy muy agradecido por su ayuda.

En el Capítulo 5 he utilizado material de un artículo que escribí con Steven Hecht Orzack, «Optimality Models and the Long-run Test of Adaptationism» (*American Naturalist,* de próxima aparición). El Capítulo 4 contiene pasajes de mi ensayo «The Evolution of Altruism: Correlation, Cost, and Benefit» (*Biology and Philosophy,* 1992, 7: 177-187, copyright © 1992 de Kluwer Academic Publishers; reimpreso con permiso de Kluwer Academic Publishers). En el Capítulo 7 he utilizado partes de mis ensayos «Models of Cultural Evolution» (en P. Griffiths, ed., *Trees of Life,* 1991, págs. 17-39, copyright © 1991 de Kluwer Academic Publishers; reimpreso con permiso de Kluwer Academic Publishers) y «When Biology and Culture Conflict» (en H. Rolston III, ed., *Biology, Ethics, and the Origins of Life,* de próxima aparición). Doy las gracias a mi coautor y a los editores y casas editoriales por permitirme utilizar estos pasajes.

ELLIOTT SOBER

INTRODUCCIÓN

Este libro se centra en los problemas filosóficos planteados por la teoría de la evolución. El Capítulo 1 describe algunas de las características principales de dicha teoría. ¿Qué *es* la evolución? ¿Cuáles son los elementos principales de la teoría que Charles Darwin propuso y la biología posterior ha elaborado? ¿Cómo se subdivide en disciplinas la teoría de la evolución? ¿Cómo se relaciona la teoría evolucionista con el resto de la Biología y con el objeto de la Física?

Tras este capítulo preliminar (algunos de cuyos temas se retoman más adelante), el libro se divide en tres partes desiguales. La primera se ocupa de *el ataque desde fuera.* Los creacionistas han atacado la teoría de la descendencia con modificación y han defendido la idea de que las especies fueron creadas separadamente por Dios. El tratamiento que hago del creacionismo no consiste en una defensa empírica detallada de la teoría evolucionista, sino que me interesa más bien tanto la lógica del argumento creacionista como la de la hipótesis de Darwin de la ascendencia común. También discuto una cuestión de relevancia general en filosofía de la ciencia: ¿Qué es lo que hace científica una hipótesis? Los creacionistas han utilizado las respuestas a esta pregunta como garrotes contra la teoría de la evolución; los evolucionistas, a su vez, han respondido intentando mostrar que el «creacionismo científico» es una

contradicción *in terminis*. A la luz de todo este combate merece la pena examinar con más cuidado la diferencia entre ciencia y no-ciencia.

La segunda y más larga parte del libro se ocupa de cuestiones filosóficas internas a la biología evolucionista: los debates de los que trato aquí suponen *agitación interior*. El Capítulo 3 es un preliminar a este conjunto de cuestiones biológicas. La teoría de la selección natural es fundamental para la biología evolucionista, y el concepto de eficacia es central para dicha teoría. Por tanto, debemos entender qué es eficacia. También debemos ver qué uso hace del concepto de probabilidad. Y debemos examinar por qué el concepto de eficacia es útil para construir las explicaciones evolucionistas.

El Capítulo 4 explora un debate fascinante que ha animado a la teoría de la evolución ya desde Darwin. Se centra en la cuestión de *las unidades de selección*. ¿La selección natural hace evolucionar características porque son buenas para la especie, para el organismo individual o para los genes? Una parte importante de este problema tiene que ver con el *altruismo evolutivo*. Una característica altruista es deletérea para el individuo que la posee, aunque beneficiosa para el grupo en el que ocurre. ¿Es el altruismo un producto del proceso evolutivo, o la evolución da lugar al egoísmo, y nada más?

El Capítulo 5 se orienta hacia otro debate de los que ocupan actualmente a los biólogos. Muchos evolucionistas creen que la selección natural es, sin duda, la causa más importante de la diversidad que observamos en el mundo de la vida. Otros han criticado este énfasis en la selección, argumentando que los *adaptacionistas* aceptan esta idea directriz de forma acrítica. En el Capítulo 5 intento aclarar sobre qué gira este debate. También discuto cómo deberían someterse a prueba las explicaciones adaptacionistas.

El Capítulo 6 se aleja del proceso de la selección natural para centrarse en los patrones de semejanza y diferencia que produce la evolución. ¿Cómo han de agruparse los organismos en especies? ¿Cómo deben agruparse las especies en taxones superiores? Aquí considero la parte de la biología evolucionista denominada *sistemática*. La teoría evolucionista dice que las especies están genealógicamente relacionadas unas con otras. ¿Cómo ha de inferirse el

sistema de relaciones ancestro/descendiente que muestra el árbol de la vida?

Si la primera parte de este libro se ocupa de *el ataque desde fuera* y la segunda describe la *agitación interior,* puede decirse que la tercera describe *el afán expansionista.* El Capítulo 7 analiza una serie de cuestiones filosóficas planteadas por el programa de investigación denominado *sociobiología.* Digo que este capítulo se ocupa del afán expansionista porque la sociobiología es a menudo considerada como un programa de investigación imperialista; pretende expropiar fenómenos de las ciencias sociales y demostrar que pueden explicarse desde la biología.

Los sociobiólogos consideran que el comportamiento de un organismo es un tópico de las explicaciones evolucionistas, tanto como lo son la forma de sus huesos o la química de su sangre. Puesto que los seres humanos forman parte del proceso evolutivo, los sociobiólogos no encuentran ninguna razón para eximir al comportamiento humano del tratamiento evolucionista. ¿Cuánto del comportamiento puede entenderse desde una perspectiva evolucionista? Tal vez el hecho de que tengamos mente y participemos de una cultura haga inapropiado aplicar explicaciones evolucionistas a nuestra especie. Por otra parte, puede ser que excluirnos del objeto de la teoría evolucionista no responda más que a buenos deseos, un reflejo del ingenuo amor propio que lleva al ser humano a pensar que está fuera de la naturaleza, más que formando parte de ella. La sociobiología ha encendido un debate apasionado que incide directamente en la cuestión de lo que significa ser humano.

Éstos son, pues, los principales temas biológicos que discuto. Cada uno de ellos proporciona la oportunidad de examinar unas cuantas cuestiones filosóficas. Vitalismo y materialismo se hacen oír. El reduccionismo y su antítesis asoman también en la discusión, igual que lo hacen las inferencias de verosimilitud y el criterio de falsabilidad de Karl Popper. Examinaré el problema de la interpretación del concepto de probabilidad y el significado de la aleatoriedad, la correlación y la paradoja de Simpson. Discutiré, asimismo, el papel de los conceptos teleológicos en la ciencia. Y la discusión sobre el problema de las especies proporcionará el contexto para plantear la cuestión más amplia del esencialismo. Se analizará también el papel de la navaja de Ockham en la inferencia científica.

Como sugiere esta lista informal, he organizado este libro principalmente en torno a conceptos biológicos, no alrededor de *ismos* filosóficos. Me estremece la idea de intentar organizar toda la filosofía de la biología en términos de una disputa entre escuelas filosóficas enfrentadas. No me inclino a ver la biología como un banco de pruebas para el positivismo, el reduccionismo o el realismo científico. Y no es porque encuentre poco interesantes esos *ismos* filosóficos, sino porque el principio organizador que prefiero es el de hacer que la filosofía de la biología surja a partir de la biología.

El hecho de centrarme prioritariamente en la teoría de la evolución merece un comentario, si no una apología. En la biología hay otras cosas aparte de la teoría de la evolución, lo mismo que en la filosofía de la biología hay otras cosas aparte del conjunto de problemas que yo he decidido examinar aquí. Por ejemplo, gran parte del amplio cuerpo de la literatura sobre el reduccionismo ha considerado la relación de la genética mendeliana con la biología molecular. Y la filosofía de la medicina y la ética ambiental constituyen campos en pleno retoñar. Al discutir otras áreas de la biología tan sólo de forma breve, no pretendo decir que no merezcan la atención de la filosofía. Mi selección de temas es el resultado de mis intereses, unido al hecho de que este libro se suponía debía ser razonablemente corto. Para mí, la biología evolucionista es el centro de gravedad tanto de la ciencia de la biología como de la filosofía de esa ciencia. La filosofía de la biología no termina con las cuestiones evolucionistas, pero es ahí donde yo creo que comienza. Considero que varios de los puntos que trato acerca de la teoría de la evolución se pueden generalizar a otras áreas de la biología y a algunas de las otras ciencias vecinas. Los lectores juzgarán por sí mismos si es así.

Capítulo 1

¿QUÉ ES LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN?

1.1. ¿Qué es la evolución?

Hablamos de estrellas que evolucionan desde gigantes rojas a enanas blancas. Hablamos de sistemas políticos que evolucionan hacia o desde la democracia. En el lenguaje común, «evolución» significa *cambio.*

Si se entiende la evolución de este modo, entonces la teoría de la evolución debería proporcionar una explicación global del cambio cósmico. Deben formularse leyes en las que la trayectoria de las estrellas, de las sociedades y de todo lo demás quede encapsulado dentro de un marco único. De hecho, eso es lo que intentó hacer Herbert Spencer (1820-1903). Mientras que Charles Darwin (1809-1882) propuso una teoría de cómo evoluciona *la vida,* Spencer pensó que podría generalizar las ideas de Darwin y formular los principios que rigen la evolución de *todas las cosas.*

Aunque el atractivo de una teoría unificada que lo abarque todo es innegable, es importante comprender que la biología evolucionista tiene pretensiones mucho más modestas. Los biólogos evolucionistas utilizan el término «evolución» en un sentido más reducido. Una definición estándar dice que la evolución ocurre concretamente cuando hay un cambio en las frecuencias de los genes de una población. Cuando un nuevo gen se introduce o uno

viejo desaparece, o bien cuando la mezcla de genes cambia, se dice que la población ha evolucionado. De acuerdo con este uso, las estrellas no evolucionan. Y si las instituciones políticas cambian porque cambian las opiniones de la gente, no sus genes, entonces la evolución política tampoco es evolución en el sentido biológico propiamente dicho.

Los biólogos calculan normalmente las frecuencias de los genes *contando cabezas.* Imaginemos a dos lagartos sentados sobre una roca; son genéticamente diferentes porque uno de ellos posee el gen *A* y el otro el gen *B.* Si uno engorda mientras que el otro adelgaza, el número de células que contienen *A* aumenta y el número de células que contienen *B* disminuye. No obstante, las frecuencias de los genes, calculadas *per capita,* siguen siendo las mismas. El crecimiento de los organismos (su *ontogénesis*) no es evolución de una población (Lewontin, 1978).

La idea de que el cambio en la frecuencia de los genes es la piedra angular de la evolución no significa que los evolucionistas se interesen únicamente por los genes. Los biólogos evolucionistas tratan de comprender, por ejemplo, por qué las distintas especies en el linaje del caballo han ido aumentando de peso. También intentan explicar por qué las cucarachas se han hecho más resistentes al DDT. Éstos son cambios en el *fenotipo* de los organismos —en su morfología, fisiología y comportamiento.

Cuando una población incrementa su peso medio, ello puede ser debido a un cambio genético o no. Los niños pueden ser más altos que sus padres simplemente porque haya mejorado la calidad de la nutrición, no porque las dos generaciones sean genéticamente distintas. Sin embargo, en el caso del linaje del caballo, los biólogos piensan que el aumento de peso de sucesivas especies sí refleja un cambio en su dotación genética. La definición de la evolución como cambio en la frecuencia de los genes incluirá como ejemplos de evolución algunos casos de incremento de peso, pero no otros. Esta definición no niega que el cambio fenotípico pueda considerarse como evolución; lo que rechaza son los cambios que sean «meramente» fenotípicos.

Otra preocupación es que la definición de la evolución como un cambio en la frecuencia de los genes ignora el hecho de que la evolución implica el origen de nuevas especies y la desaparición de otras más antiguas. Los evolucionistas usan el término *microevolu-*

ción para describir los cambios que tienen lugar dentro de una especie que pervive. *Macroevolución* se reserva para el nacimiento y muerte de especies y taxones de orden superior. ¿Significa entonces que, según la definición de la evolución como un cambio en la frecuencia de los genes, la macroevolución no es evolución? Ello no es una consecuencia de la definición, en tanto que las especies hijas difieren genéticamente de las progenitoras. Si la especiación —el proceso por el que se forman nuevas especies— entraña cambio en la frecuencia de los genes, entonces la especiación cuenta como evolución, desde el punto de vista de la definición.

Para explorar más a fondo dicha definición de la evolución, necesitamos revisar un poco de biología elemental. Los genes se encuentran en los cromosomas, que, a su vez, se encuentran en el núcleo de las células. Es una simplificación, aunque útil como punto de partida, pensar que los genes de un cromosoma están dispuestos como cuentas de un collar. Algunas especies —incluida la humana— tienen los cromosomas por pares. Dichas especies se denominan diploides. Otras los tienen por unidades *(haploides)*, tríos *(triploides)* o cuádruplos *(tetraploides)*. Una especie puede también caracterizarse en función del número de cromosomas que poseen los organismos pertenecientes a ella.

Si consideramos un par de cromosomas de un organismo diploide, podemos preguntarnos qué gen aparece en cada uno de los dos cromosomas en una determinada localización *(locus)*. Si el gen sólo puede adoptar una única forma, entonces todos los miembros de la especie son idénticos en ese locus. Pero si puede ocurrir más de una forma del gen *(alelo)*, entonces los organismos diferirán unos de otros en ese locus.

Supongamos que hay dos alelos que un organismo diploide puede tener en una determinada localización, que denominaré locus-*A*. A los alelos los denominaré *A* («*A* mayúscula») y *a* («*a* minúscula»). Cada organismo tendrá dos copias de *A*, dos copias de *a*, o bien una copia de cada uno. El *genotipo* del organismo en ese locus es el par de genes que posee allí. Los organismos *AA* y los *aa* se denominan *homozigóticos;* y los *Aa, heterozigóticos.*

Ahora llegamos al sexo. Éste es un modo de reproducción común, pero no universal en absoluto. Un organismo diploide forma gametos, que contienen sólo uno de los dos cromosomas de

cada par cromosómico: los *gametos* son haploides. El proceso por el cual padres diploides producen gametos haploides se denomina meiosis. Un individuo que sea heterozigótico en el locus-*A* tendrá típicamente el 50 % de gametos *A* y el 50 % de gametos *a* (aunque no siempre; véase el Apartado 4.5). Las células no sexuales (células somáticas) de un individuo son genéticamente idénticas entre sí (ignorando, por el momento, la infrecuente ocurrencia de mutaciones), pero los gametos que un individuo produce pueden ser enormemente diferentes, puesto que el individuo es heterozigótico en varias localizaciones. Los padres diploides producen gametos haploides que se juntan en la reproducción para formar descendencia diploide.

Si yo describo el genotipo de todos los machos y hembras de una población, ¿pueden ustedes figurarse cuál será el genotipo de la descendencia que produzcan? La respuesta es negativa, pues hace falta saber quién se aparea con quién. Si ambos padres son *AA* (o *aa*), su descendencia será *AA* (o *aa*). Pero cuando un heterozigótico se aparea con otro heterozigótico (o con un homozigótico), los descendientes pueden ser diferentes unos de otros.

Se dice que el apareamiento es *al azar* dentro de una población cuando cada hembra puede aparearse con la misma probabilidad con cualquiera de los machos (y viceversa). Por otro lado, el apareamiento es *por afinidades* cuando los organismos similares tienden a elegirse entre sí como parejas. Ahora quiero describir cómo el apareamiento por afinidades constituye un contraejemplo para la afirmación de que la evolución ocurre concretamente cuando hay un cambio en la frecuencia de los genes.

Supongamos que un organismo sólo se aparea con otros organismos que tengan el mismo genotipo en el locus-*A*. Eso significa que hay solamente tres clases de cruces en la población, y no seis, a saber: $AA \times AA$, $aa \times aa$ y $Aa \times Aa$. ¿Cuáles son las consecuencias evolutivas de esta pauta de apareamiento?

Consideremos un ejemplo concreto. Supongamos que el proceso se inicia con 400 individuos, de los cuales 100 son *AA*, 200 son *Aa* y 100 son *aa*. Adviértase que en la población hay 800 alelos en el locus en cuestión (2 por individuo por 400 individuos). Téngase presente también que hay 400 copias de *A* (200 en los homozigotos y 200 en los heterozigotos) y 400 copias de *a*. Por tanto, en principio, las frecuencias de los genes son 50 % *A* y 50 % *a*.

Supongamos que estos 400 individuos forman parejas, se aparean y mueren, habiendo producido cada apareamiento 2 descendientes. En la siguiente generación habrá 400 individuos. La siguiente tabla describe la productividad de las parejas:

Pares parentales		*Descendencia*
50 *AA* × *AA*	producen	100 *AA*
100 *Aa* × *Aa*	producen	50 *AA* 100 *Aa* 50 *aa*
50 *aa* × *aa*	producen	100 *aa*

Si no comprende usted cómo he calculado los números de las distintas descendencias en el apareamiento heterozigótico, no se preocupe; de momento, lo importante es ver, simplemente, que no todos los descendientes de esos apareamientos son heterozigóticos.

Comparemos las frecuencias de los tres genotipos antes y después de la reproducción. Antes, las proporciones eran 1/4, 1/2 y 1/4. Después son 3/8, 1/4 y 3/8. La frecuencia de heterozigóticos ha disminuido.

¿Qué ha sucedido con las frecuencias génicas en este proceso? Antes de la reproducción, *A* y *a* tenían cada uno el 50 %. Después, también: hay 800 alelos presentes en los 400 descendientes —400 copias de *A* (300 en homozigóticos y 100 en heterozigóticos) y 400 copias de *a*. La frecuencia de los genotipos ha cambiado, pero la de los genes, no.

En este ejemplo, la población comienza justamente con 50 % de *A* y 50 % de *a*, y la pauta por afinidades es perfecta —los semejantes *siempre* se aparean con los semejantes. Pero ninguno de estos detalles es crucial en relación con la pauta que emerge. Con independencia de dónde comiencen las frecuencias de los genes y de lo sesgada que sea la pauta de asociación positiva, el apareamiento por afinidades produce una disminución de la frecuencia de heterozigóticos, pero las frecuencias génicas permanecen sin modificación.

¿Es un proceso de evolución el generado por el apareamiento por afinidades? Éste es un tópico al uso en los textos y revistas sobre evolución. Excluirlo del campo de la teoría de la evolución

sería una decisión infundada. Concluyo que la evolución no exige cambios en la frecuencia génica.

Los genes son importantes en el proceso de la evolución, pero la *frecuencia* de genes en una población es tan sólo una descripción matemática de dicha población. Fracasa, por ejemplo, al intentar describir las frecuencias de las *combinaciones* de genes (*i.e.*, los genotipos). El error al definir la evolución como cambio en las frecuencias génicas surge al considerar que esta mera descripción matemática detecta siempre si ha tenido lugar un cambio evolutivo.

Los genes tienen una relación parte-todo con los genotipos: los genotipos son *pares* de genes. Esto podría llevar a suponer que, al decir lo que es cierto acerca de los genes, también se está estableciendo lo que es verdad para los genotipos. Después de todo, si yo le digo a usted qué está ocurriendo en cada célula de su cuerpo, ¿no zanja ya eso la cuestión de qué está ocurriendo en su cuerpo como totalidad? Esta suposición es radicalmente falsa cuando las propiedades en cuestión son frecuencias. Describir la frecuencia de los genes *no* determina las frecuencias del genotipo. Por esta razón, las frecuencias genotípicas pueden cambiar, al tiempo que permanecen constantes las frecuencias génicas.

Hay una segunda cuestión que merece la pena considerar en relación con la definición de la evolución como cambio en las frecuencias génicas. He dicho antes que los genes se encuentran en los cromosomas, los cuales están localizados en el núcleo de las células. Pero se sabe desde hace algún tiempo que hay cuerpos fuera del núcleo (en el *citoplasma*) que pueden constituir un mecanismo hereditario (Whitehouse, 1973). Las *mitocondrias* influyen en varios rasgos fenotípicos, y el ADN que contienen se hereda. Si en una población varían los caracteres mitocondriales, permaneciendo sin cambios las características cromosómicas, ¿es esto un caso de evolución? Tal vez deberíamos estirar el concepto de gen hasta incluir factores extracromosómicos. Esto nos permitiría mantener la definición de evolución como cambio en las frecuencias génicas, aunque, por supuesto, plantea interesantes cuestiones acerca de qué queremos decir con «gen» (Kitcher, 1982b).

Otro rasgo de la definición de la evolución como cambio en las frecuencias génicas es que no considera como evolución una mera modificación en el *número* de organismos incluidos en una especie. Si una especie expande o contrae su amplitud, ello tiene una

gran significación *ecológica*, y para un historiador de dicha especie será interesante describir los cambios en el hábitat. Pero si tal modificación no altera las frecuencias génicas, ¿debe quedar excluida de la categoría de evolución? No voy a tratar de responder a esta pregunta. El asunto es, de nuevo, que el concepto de *cambios en las frecuencias génicas* cubre un tipo de cambios, pero deja fuera otros.

El término «evolución» se refiere al objeto de una disciplina extremadamente abigarrada. La biología evolucionista contiene un número de subcampos que difieren entre sí por sus objetivos, métodos y resultados. Lo que es más, la biología evolucionista es una entidad en desarrollo, que extiende (y tal vez contrae) sus fronteras en varias direcciones al mismo tiempo. No es sorprendente que resulte difícil delimitar el objeto de tal disciplina con absoluta precisión. En el Apartado 6.1 discutiré la idea de que una especie biológica no puede ser definida mediante la especificación de las condiciones necesarias y suficientes que deben cumplir sus organismos. Esta misma idea es aplicable a una disciplina científica: también evoluciona y, por tanto, a menudo dudaremos de si un fenómeno cae o no dentro de su alcance.

¿Ha de perturbarnos el hecho de no poder definir con exactitud qué es «evolución»? ¿Queda condenada a la duda la integridad de una materia cuando los fenómenos de que se ocupa no pueden ser aislados con absoluta claridad? Me inclino a responder a ambas preguntas de forma negativa; las cuestiones de fundamentación acerca del alcance y los límites de la teoría de la evolución pueden ser interesantes, pero no es necesario establecerlas de una vez por todas. Prefiero, más bien, aproximarme a ellas de un modo *pragmático*: si resultara que es necesaria una definición de «evolución» más precisa en relación con algún problema científico o filosófico específico, ello será una razón para considerar de nuevo el problema de la definición. Por ahora, basta con esta discusión preliminar.

1.2. El lugar de la teoría de la evolución en la biología

Theodosius Dobzhansky (1973) afirmó en una ocasión que «en biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución». Tal

vez no resulte sorprendente que el hombre que así se expresaba fuese un biólogo evolucionista. ¿Cuál es la relación de la teoría evolucionista con el resto de la biología?

Muchas áreas de la biología se ocupan de cuestiones no evolucionistas. La biología molecular y la bioquímica, por ejemplo, han experimentado un enorme crecimiento desde que James Watson y Francis Crick descubrieran en 1953 la estructura física del ADN. Ellos no se ocuparon de la cuestión de *por qué* el ADN es la base física del código genético. Ésta es una pregunta evolucionista, pero no es la que ellos trataban de responder con sus estudios. La ecología es otro área que a menudo procede sin comprometerse con cuestiones evolucionistas. Un ecólogo puede intentar describir la cadena alimenticia (o red) que existe en una comunidad de especies coexistentes (en un valle, pongamos por caso). Al descubrir quién se come a quién, el ecólogo comprenderá cómo fluye la energía a través del sistema ecológico. Aunque las frecuencias de los genes puedan estar cambiando dentro de las especies que el ecólogo describe, ése no es el foco fundamental de su investigación.

No hace falta multiplicar los ejemplos más de lo necesario. Si hay tantas cosas en biología que funcionan sin atender a cuestiones evolutivas, ¿por qué hemos de pensar que la teoría de la evolución es central para el resto de la biología?

Podemos situar la teoría de la evolución dentro de un esquema más amplio de las cosas si consideramos la distinción de Ernst Mayr (1961) entre *explicación próxima* y *explicación última*. Consideremos la pregunta «¿Por qué crece la hiedra hacia la luz del sol?». Esta pregunta es ambigua. Puede estar pidiéndonos que describamos los mecanismos presentes en cada planta que permiten a la misma empeñarse en ir hacia la luz. Éste es un problema a resolver por el fisiólogo vegetal. Pero también puede ser que la pregunta se esté refiriendo a por qué la hiedra (o sus ancestros) ha desarrollado la capacidad de buscar la luz.

El fisiólogo vegetal ve una planta que crece hacia la luz y conecta ese efecto con una causa que existe en el propio tiempo de vida del organismo. El evolucionista ve el mismo fenómeno, pero busca una explicación en el pasado remoto. El fisiólogo vegetal intenta describir una causa ontogenética (relativamente) próxima, mientras que el evolucionista intenta formular una explicación filogenética más distal (o «última»).

CUADRO 1.1. *Definiciones*

Los filósofos tratan a menudo de proporcionar *definiciones* de conceptos (p.ej., *conocimiento, justicia, libertad*). Pero hay una forma de entender las definiciones que sugiere que esa actividad es una tontería. Tiene que ver con la idea de que las definiciones son convenciones: decidimos arbitrariamente el significado que vamos a asignar a una palabra. Por tanto, «evolución» puede definirse como nos plazca. Desde esta perspectiva, no existen definiciones *erróneas*. Como observaba el Humpty Dumpty de Lewis Carroll, nosotros somos los dueños de nuestras palabras, no a la inversa.

Si las convenciones fueran la única clase de definiciones, *sería* estúpido discutir acerca de si una definición es «realmente» correcta. Pero hay otras dos clases a considerar.

Una definición *descriptiva* intenta dejar constancia del modo en que se utiliza un término dentro de una determinada comunidad de hablantes. Las definiciones descriptivas pueden ser erróneas. Este tipo de definición suele tener mayor interés para los lexicógrafos que para los filósofos.

Una definición *explicativa* se dirige no sólo a reflejar la forma de usar un concepto, sino también a hacer el propio concepto más claro y preciso. Si un concepto se utiliza de una forma vaga o contradictoria, una definición explicativa se apartará del uso ordinario. Este tipo de definición, que, en cierto sentido, cae entre la convención y la descripción, es a menudo la que los filósofos tratan de formular.

Esta distinción no quiere decir que la teoría evolucionista tenga la mejor o la más profunda respuesta para todas las cuestiones de la biología. «¿Cómo permiten a una planta buscar la luz sus mecanismos internos?» no es en absoluto una pregunta evolucionista. Pero pueden formularse preguntas evolucionistas acerca de cualquier fenómeno biológico. La teoría evolucionista es importante porque en el trasfondo siempre está la evolución.

La teoría de la evolución está relacionada con el resto de la biología del mismo modo que el estudio de la historia lo está con la mayor parte de las ciencias sociales. Los economistas y los sociólogos se interesan por describir cómo funciona en la actualidad una sociedad determinada. Por ejemplo, podrían estudiar los Estados Unidos posteriores a la Segunda Guerra Mundial. Los científicos sociales mostrarán cómo se relacionan causas y efectos dentro de la sociedad. Pero ciertos hechos acerca de esa sociedad —por ejemplo, su configuración justo después de la Segunda Guerra Mundial— se tomarán como hechos dados. El historiador se centra en esos elementos y les sigue la pista hacia el pasado.

CUADRO 1.2. *Cómo* versus *por qué*

Podría sugerirse que la fisiología nos dice *cómo* se las arreglan los organismos, para hacer lo que hacen, mientras que la teoría de la evolución nos dice *por qué* se comportan como lo hacen (véase Alcock, 1989, para una discusión). La primera aclaración necesaria aquí es que *cómo* y *por qué* no son mutuamente excluyentes. Decir cómo se las arregla la hiedra para crecer hacia la luz es describir estructuras que *causan* tal actividad. La presencia de esas estructuras internas explica por qué las plantas crecen hacia la luz. Los fisiólogos responden a porqués tanto como los evolucionistas.

No obstante, hay una división de tareas entre el fisiólogo y el evolucionista. Cada uno de ellos responde a una, pero no a la otra, de las dos siguientes preguntas: 1) ¿Qué mecanismos internos a la hiedra son causa de su crecimiento hacia la luz?; 2) ¿Por qué contienen las plantas de hiedra mecanismos causantes de su crecimiento hacia la luz? La pregunta 1) demanda detalles acerca de la estructura; la pregunta 2) nos lleva de forma natural a considerar asuntos relacionados con la función (Apartado 3.7).

En una cadena causal de *A* a *B* a *C*, *B* es la causa próxima de *C*, mientras que *A* es causa más distal de *C*. En cierto sentido, *A* explica más que *B*, puesto que *A* explica tanto a *B* como a *C*, en tanto que *B* sólo explica a *C*. ¿Puede usarse esta diferencia entre las causas próximas y distales para defender que la biología evolucionista es la parte más profunda y fundamental de la biología?

Distintas ciencias sociales describen a menudo su objeto según diferentes escalas temporales. La psicología del individuo conecta causas y efectos que existen dentro del propio tiempo de vida de un organismo. La sociología y la economía abarcan lapsos mayores. Y la historia trabaja con frecuencia dentro de un marco temporal aún mayor. Esta división intelectual del trabajo no es enteramente distinta de la que se da entre la fisiología, la ecología y la teoría de la evolución.

Así pues, el comentario de Dobzhansky acerca del carácter central de la teoría de la evolución para el resto de la biología es un caso particular de una idea más general. Nada puede ser entendido *ahistóricamente*. Desde luego, lo que esto significa realmente es que nada puede ser entendido *por completo* sin atender a su historia. La biología molecular nos ha proporcionado un conocimiento considerable de la molécula de ADN, y la ecología nos permite entender algo acerca de cómo está estructurada la red

alimentaria en una determinada comunidad. Ignorar la evolución no comporta que las pesquisas de estas disciplinas sean *infructuosas*. Ignorar la evolución significa que las explicaciones serán *incompletas*.

¿Supone la idea de Dobzhansky identificar una asimetría entre la teoría de la evolución y otras partes de la biología? Es seguro que nada en biología puede ser entendido *completamente* sin atender a la evolución. Pero lo mismo puede decirse de la biología molecular o de la ecología: ningún fenómeno biológico puede entenderse *completamente* sin las aportaciones de estas dos disciplinas. Por ejemplo, un conocimiento completo del fototropismo requiere información de la biología molecular, de la ecología y de la teoría de la evolución.

Dejo para el lector el considerar si puede decirse algo acerca de la posición central de la teoría de la evolución, más allá de la modesta perspectiva elegida aquí. La evolución importa porque la historia importa. La teoría de la evolución es el tema más histórico en las ciencias biológicas, en el sentido de que sus problemas poseen las más largas escalas temporales.

1.3. Patrones y procesos

La teoría de la evolución actual se remonta a Darwin, sin que ello signifique que los teóricos actuales estén de acuerdo con Darwin en todos los detalles. Muchos biólogos se piensan a sí mismos como elaboradores y refinadores del paradigma darwiniano. Otros disienten de él y tratan de abrir nuevos caminos. Pero, tanto para discípulos como para detractores, el darwinismo es el principio, aun cuando pueda no ser el final.

La teoría de la evolución de Darwin contiene dos grandes ideas, ninguna de las cuales es del todo original suya. Lo que fue original fue la combinación de ambas y su aplicación. El primer ingrediente es la idea del *árbol de la vida*. Según esta idea, las diferentes especies que ahora pueblan la Tierra tienen antepasados comunes. Los seres humanos y los chimpancés, por ejemplo, derivan de un antepasado común. La forma fuerte de esta idea es que hay un *solo* árbol para la vida terrestre. Es decir, para cualquier par de especies actuales hay otra especie que es su antepasado común: los humanos no sólo

estamos relacionados con los chimpancés, sino también con las vacas, los cuervos y el azafrán. También son posibles formas más débiles de la hipótesis del árbol de la vida.

La idea del árbol de la vida entraña, obviamente, la idea de *evolución*. Si los seres humanos y los chimpancés tienen un antepasado común, entonces debe de haberse producido algún cambio en el linaje que lleva desde el antepasado a sus descendientes. Pero la hipótesis del árbol de la vida no dice meramente que haya habido evolución, sino algo más.

Para ver de dónde procede este otro ingrediente, consideremos una concepción de la evolución bastante diferente, la desarrollada por Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). Lamarck (1809) pensaba que los seres vivos contienen dentro de sí una tendencia inherente a aumentar su complejidad. Pensaba que las formas de vida simples provienen de la materia no viva, y que de las formas más simples descienden las especies más complicadas. El linaje al que pertenecemos los humanos es el más antiguo, según Lamarck, puesto que los humanos son las más complicadas de las criaturas. Las actuales lombrices de tierra pertenecen a un linaje más joven, puesto que son relativamente simples. Y, de acuerdo con la teoría de Lamarck, los actuales seres humanos *no* están relacionados con las actuales lombrices de tierra. Esta idea es bastante consistente con su creencia de que los actuales seres humanos descienden de las lombrices de tierra que vivieron hace mucho tiempo.

Darwin pensaba que las especies actuales y pasadas forman un *único árbol*. Lamarck lo negaba. Ambos ofrecieron teorías de la evolución; ambos asumían la idea de descendencia con modificación. Pero diferían con respecto al patrón de relaciones antepasado/descendiente que se da entre los seres vivos. La idea de un árbol de la vida único es una característica de la teoría de la evolución actual; discutiré las pruebas que apoyan esta idea en el Capítulo 2.

Si describiésemos el árbol de la vida con cierto detalle, diríamos qué especies descienden de qué otras y cuándo se originaron nuevas características y desaparecieron otras. ¿Qué le queda por hacer a la teoría de la evolución, una vez que se han descrito tales hechos acerca de los patrones de la vida? Una tarea que queda es responder a la pregunta de *por qué*. Si una nueva característica se desarrolló dentro de un linaje, ¿por qué fue así? Y si una nueva especie

llega a existir o una vieja desaparece de escena, la pregunta es, de nuevo, por qué ocurrió tal acontecimiento. Las respuestas a esas preguntas suponen teorías acerca del *proceso* de la evolución. Al movernos desde las raíces hacia el extremo de las ramas del árbol de la vida vemos acontecimientos de especiación, extinciones y aparición de nuevas características. ¿Qué procesos tienen lugar en las ramas del árbol que expliquen esos acontecimientos?

La respuesta de Darwin a esta pregunta sobre el proceso constituye el segundo ingrediente de su teoría de la evolución. Se trata de la idea de *selección natural*. La idea es sencilla. Supongamos que los organismos de una población son diferentes en su capacidad de sobrevivir o reproducirse. Tal diferencia puede tener variadas causas. Consideremos un ejemplo concreto: una manada de cebras en la que hay variación en la velocidad de carrera. Supongamos que las cebras más veloces están mejor capacitadas para la supervivencia porque están mejor capacitadas para evadirse de los predadores. Supongamos además que la velocidad de carrera se hereda; la prole la recibe de sus progenitores. ¿Qué sucederá con la velocidad media de la manada, dados estos dos hechos? La idea darwiniana es que la selección natural favorecerá a las cebras más veloces sobre las más lentas, y así, gradualmente, la velocidad de carrera media de la manada aumentará. Esto puede tardar varias generaciones si las diferencias en velocidad son pequeñas. Pero las pequeñas ventajas, acumuladas a lo largo de un gran número de generaciones, pueden sumarse.

Hay tres constituyentes básicos en el proceso de evolución por selección natural. Primero, debe haber *variación* en los objetos considerados; si todas las cebras corrieran a la misma velocidad, no habría variación alguna sobre la que pudiese actuar la selección. Segundo, la variación debe suponer variación en *eficacia*; si la velocidad de carrera no supusiera diferencias de supervivencia o reproducción, entonces la selección natural no favorecería a las cebras más rápidas sobre las más lentas. Tercero, las características deben ser *heredadas*; si las crías de progenitores rápidos no fuesen más rápidas que las de progenitores lentos, el hecho de que las cebras rápidas sobreviviesen mejor que las lentas no cambiaría la composición de la población en la generación siguiente. En pocas palabras, la evolución por selección natural exige que haya *variación heredable en eficacia* (Lewontin, 1970).

La idea de variación en eficacia es bastante fácil de comprender. Pero el tercer ingrediente —la heredabilidad— exige más explicación. Es necesario explorar dos ideas. La primera, que las cebras se reproducen sexualmente. ¿Qué significa decir que la velocidad de carrera es heredable si cada cría tiene dos padres que pueden ser diferentes en su velocidad de carrera? En segundo lugar, es preciso que veamos por qué la ausencia de heredabilidad puede impedir a la población evolucionar, aun cuando la selección favorezca a las cebras veloces sobre las lentas.

La idea moderna de heredabilidad (un concepto estadístico) puede entenderse examinando la Figura 1.1. Supongamos que tomamos la velocidad de carrera del macho y la hembra de una pareja parental y las promediamos; a esto se le denomina «velocidad media de los progenitores». A continuación, registramos la velocidad de carrera de cada una de sus crías. Cada cría puede representarse como un punto en una gráfica —el eje x registra la velocidad de carrera media de los padres, y el eje y, la de las crías.

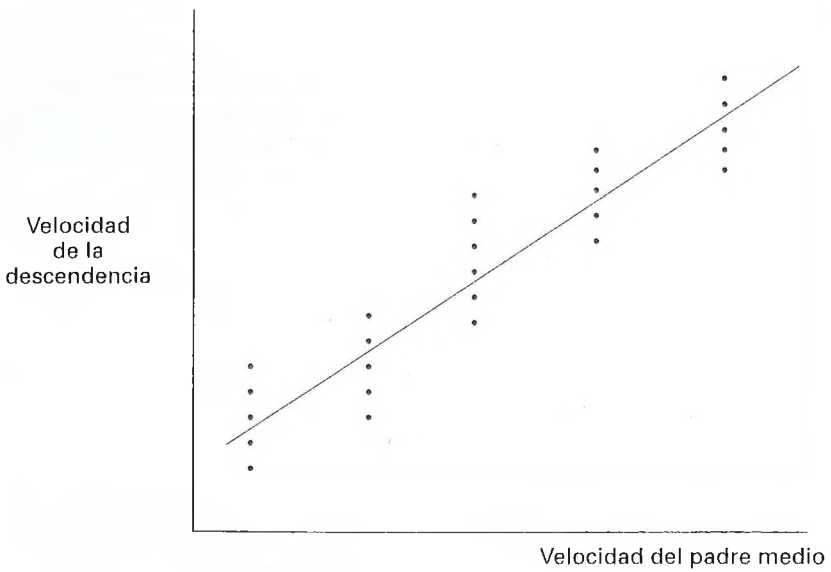


FIGURA 1.1. Las parejas parentales que son más rápidas que la media tienden a tener descendientes más rápidos que la media. La velocidad de carrera es *heredable*; la línea trazada a través de los puntos tiene una pendiente positiva.

Adviértase que una determinada pareja parental produce crías que corren a distinta velocidad, y que dos crías pueden tener la misma velocidad, aun cuando provengan de progenitores diferentes. Pero la Figura 1.1 muestra que *por término medio, los progenitores más rápidos tienden a tener crías más rápidas.* La línea trazada a través de estos puntos representa este hecho del promedio. Cuando decimos que la evolución por selección natural requiere heredabilidad, ello no significa que las crías deban parecerse exactamente a sus progenitores. De hecho, eso no sucede casi nunca cuando los individuos se reproducen sexualmente. Lo que se requiere es precisamente que las crías «tiendan» a parecerse a sus progenitores. Esta afirmación acerca de la tendencia está representada por el hecho de que la línea de la Figura 1.1 vaya hacia arriba.

Supongamos que hubiese heredabilidad nula de la velocidad de carrera. Los progenitores difieren en su velocidad de carrera, y los más rápidos tienden a tener más descendencia que los más lentos. Pero, por término medio, los más rápidos producen la misma mezcla de crías rápidas y lentas que los más lentos. Si fuese así, la línea de la Figura 1.1 tendría una pendiente cero. ¿Qué sucedería en tal caso? La selección natural permitiría que los organismos rápidos sobrevivieran hasta la edad reproductiva con más éxito que los lentos. Pero la mayor representación de organismos rápidos en la edad adulta no tendría efecto alguno en la composición de la población de la siguiente generación. Los progenitores veloces producirían la misma mezcla de crías lentas y rápidas que los progenitores lentos. El resultado es que la siguiente generación no diferiría de la anterior. La evolución por selección natural requiere que el rasgo en evolución sea heredable.

Nótese que en esta descripción de la heredabilidad no se hace mención de los genes. La descripción se refiere a la relación entre el fenotipo parental y el de la prole. ¿Cómo entran entonces los genes en la idea de variación heredable en eficacia? Si preguntamos *por qué* la prole tiende a parecerse a sus progenitores, la explicación puede ser que crías y padres son genéticamente similares. Los progenitores veloces son veloces y los lentos son lentos *debido*, al menos parcialmente, a los genes que poseen. Lo que es más, estas diferencias genéticas son transmitidas a la generación de las crías.

No es inevitable que la pendiente positiva de la Figura 1.1 tenga una explicación genética. Es concebible que los progenitores rápidos lo sean porque reciben más nutrición que los lentos, y que la prole tienda a tener la misma dieta que sus padres. Si fuera así, la pendiente positiva tendría una explicación puramente ambiental. Por qué la prole tiende a ser semejante a sus progenitores es una cuestión empírica. Los genes son una de las respuestas obvias, pero no la única concebible.

Darwin tenía la idea de que los rasgos son biológicamente heredados. Sin embargo, su teoría acerca del mecanismo de la herencia —su teoría de la *pangénesis*— fue uno de los muchos intentos fallidos a lo largo del siglo XIX de explicar el mecanismo de la herencia. Afortunadamente, la concepción de Darwin acerca de la selección natural no hacía indispensable que conociera el mecanismo preciso; lo único que necesitaba era el supuesto de que las crías se asemejan a sus padres. El conocimiento actual del mecanismo de la herencia tiene su origen en el trabajo de Gregor Mendel (1822-1884).

Mencioné antes que Darwin no fue el primer biólogo que pensó que las especies actuales descienden de ancestros distintos de ellos mismos. Lo mismo puede decirse sobre el segundo ingrediente de la teoría darwiniana: la idea de que la selección natural puede modificar la composición de una población no es original de Darwin. Pero si la idea de evolución no era nueva, ni tampoco lo era la de selección natural, ¿qué *fue* entonces lo nuevo de la teoría de Darwin? Su innovación consistió en combinar estas dos ideas: proponer que la selección natural es la explicación principal de por qué la evolución ha producido la diversidad de formas de vida que podemos observar.

El árbol de la vida es el patrón que la evolución ha producido. La selección natural, según la hipótesis de Darwin, es el proceso principal que explica lo que ocurre en el árbol. Como se dijo antes, el árbol contiene dos clases de acontecimientos. Vamos a considerar cada uno de ellos.

En primer lugar, tenemos la microevolución: los cambios de características que tienen lugar dentro de una especie. Es claro cómo se aplica la idea de selección natural a los acontecimientos de esta clase. En el ejemplo de las cebras, el proceso comienza con una población en la que todos son lentos. Entonces, por azar,

aparece un nuevo organismo. Éste crea la variación sobre la que actúa la selección natural. El resultado final es una población de cebras veloces. Por supuesto que la selección natural es sólo la mitad del proceso. Inicialmente debe haber variación; sólo entonces puede operar la selección natural.

En este ejemplo, el cambio forjado por la selección natural tiene lugar dentro de una única especie que permanece. Una población de cebras inicia la historia, y esa misma población se mantiene al final. Pero el árbol de la vida contiene una segunda clase de acontecimientos. Además de los cambios microevolutivos, hay también macroevolución: nuevas especies que llegan a existir. ¿Cómo puede ayudar a explicar esta clase de acontecimientos la idea de selección natural?

Es preciso considerar dos tipos de procesos. En primer lugar, está la idea de que los pequeños cambios dentro de una especie son sumativos. Una especie puede formarse a partir de la acumulación gradual de innovaciones evolutivas. Darwin sugirió que cuando se acumula un número suficiente de tales cambios, ancestros y descendientes deben considerarse como miembros de especies diferentes. Nótese que este proceso tiene lugar dentro de un linaje único. Los evolucionistas modernos lo denominan *anagénesis*; se ilustra en la Figura 1.2.

¿Podría ocurrir anagenéticamente toda la especiación? Si la idea del árbol de la vida es correcta, no. La anagénesis no puede incrementar el número de especies existentes. Una vieja especie puede llegar a extinguirse; una vieja especie puede ser sustituida porque da lugar a otra nueva. Pero allí donde antes había una especie, no puede haber después más de una.

Darwin entrevió el proceso por el cual el número de especies se incrementa. Es el proceso de la *cladogénesis*, también ilustrado en la Figura 1,2. «Clado» viene del griego y significa *rama*; el proceso de ramificación es una parte indispensable del esquema darwiniano.

¿Cómo puede desempeñar la selección natural un papel en la cladogénesis? Un buen ejemplo es la proliferación de pinzones en las Islas Galápagos. Inicialmente, algunos individuos de una especie del continente sudamericano fueron llevados por el viento hasta una de las islas. Posteriores dispersiones diseminaron a estos antepasados hacia otras islas del archipiélago de las Galápagos.

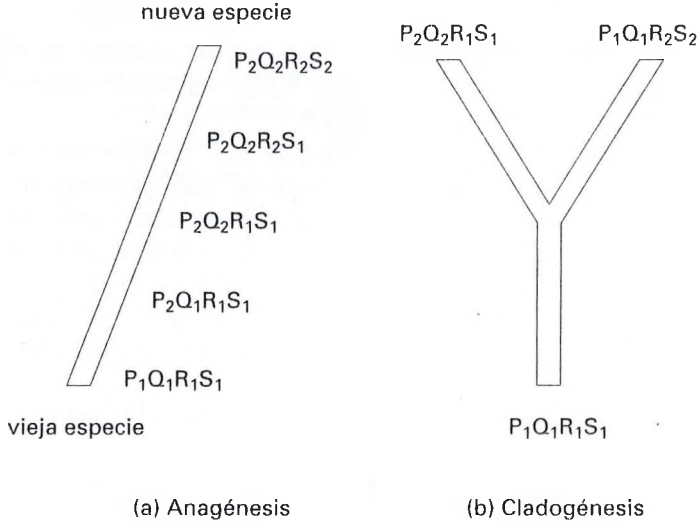


FIGURA 1.2. (a) En la anagénesis, un mismo linaje que permanece sufre una modificación gradual de sus características. (b) En la cladogénesis, un linaje parental se divide en dos (o más) linajes hijos.

Las condiciones locales variaban de isla a isla, de modo que la selección natural hizo que las distintas poblaciones se diferenciaran unas de otras. La selección natural adapta a los organismos a las condiciones en las que viven, de modo que cuando organismos similares viven en medios diferentes, lo que se espera es que acabe habiendo divergencias entre unos y otros. Así es como la selección natural puede desempeñar un importante papel en el origen de las especies. (Los dos procesos representados en la Figura 1.2 suscitan importantes cuestiones acerca de qué es una especie; las abordaremos en el Capítulo 6.)

El mecanismo darwiniano —la selección natural— opera de forma más evidente en los cambios a pequeña escala que tienen lugar dentro de un único linaje. No obstante, Darwin aventuró que la selección natural hacía mucho más que modestas modificaciones en los rasgos de una especie existente. Pensó que era la clave para explicar el origen de las especies. Pero Darwin nunca observó un acontecimiento de especiación; como tampoco observó que la selección natural produjera una especie nueva. Si no obser-

vó tales sucesos, ¿cómo pudo estar seguro de haber descubierto que las especies evolucionan por el proceso que él tenía en mente?

Una línea de argumentos tenía que ver con el hecho de que los criadores de plantas y animales habían sido capaces de modificar las características de los organismos por selección artificial. El razonamiento de Darwin era que si los criadores habían podido cambiar a organismos domesticados de forma tan profunda en un periodo comparativamente corto como es la historia humana, la selección natural podría ser capaz de producir cambios mucho más profundos en el periodo más largo del tiempo geológico. Su teoría se basaba, en parte, en la idea de que si un proceso puede producir pequeños cambios en un breve periodo de tiempo, será capaz de producir cambios mayores a lo largo de lapsos temporales mayores.

Antes expliqué que la moderna teoría de la evolución establece una distinción entre microevolución y macroevolución. La primera se refiere a la modificación de rasgos dentro de una especie existente; la segunda abarca el origen y la extinción de especies. Darwin pensaba que un único mecanismo era fundamental tanto para los procesos del nivel micro- como para los del nivel macro-. Era una extrapolación temeraria desde lo pequeño a lo grande. Extrapolaciones de este tipo pueden conducir a veces a errores. No es algo irremediable el que sucesos que ocurren en distintas escalas temporales tengan que poseer la misma explicación.

Al proponer esta extrapolación, Darwin estaba yendo en contra de una influyente idea biológica: la de que hay límites más allá de los cuales no se puede empujar a una especie. Es fácil manipular los rasgos relativamente menores de una especie. Por ejemplo, así es como la selección artificial ha producido las diferentes variedades de perros. Pero, actuando sobre miembros de una misma especie, ¿podría la selección producir una especie nueva? Al responder afirmativamente, Darwin iba en contra de la idea de que las especies son fijas.

Es importante señalar que este desacuerdo con respecto a la maleabilidad de las especies no se estableció por ninguna simple observación en vida de Darwin. Esto no significa que Darwin no tuviese prueba alguna para defender su posición; lo que significa es que su argumento era más complejo de lo que pudiera parecer a primera vista.

Las cosas son mucho más directas ahora. Los biólogos modernos sí han observado acontecimientos de especiación; de hecho, incluso los han causado. Como se discutirá en el Capítulo 6, una idea estándar (aunque no incontrovertida) acerca de las especies es que están aisladas reproductivamente. Se dice que dos poblaciones contemporáneas pertenecen a especies diferentes si no pueden producir descendencia fértil viable. Los botánicos han descubierto que la *colchicina* química causa *ploidía* (*i.e.*, una modificación del número de cromosomas de un organismo). Por ejemplo, administrando colchicina, un botánico puede producir plantas tetraploides que quedan reproductivamente aisladas de sus progenitores diploides. Las poblaciones paterna y filial satisfacen la condición de aislamiento reproductivo. Ahora disponemos de pruebas *observacionales* de que los límites entre especies no están fijados de una vez por todas.

En resumen, Darwin avanzó una propuesta acerca del patrón y otra acerca del proceso. La propuesta sobre el patrón es que todos los organismos de la Tierra están relacionados genealógicamente; la vida forma un árbol en el que todas las especies contemporáneas tienen un antepasado común, si nos remontamos lo suficientemente atrás en el tiempo. La propuesta sobre el proceso es la de que la selección natural constituye la causa principal de la diversidad que observamos entre las formas de vida. Pero ninguna de estas propuestas era resultado directo de lo que Darwin *vio*. Lo cual plantea la cuestión de cómo puede un científico ofrecer pruebas para hipótesis que van más allá de lo que se observa directamente. Abordaré este problema en el Capítulo 2.

1.4. Particulares históricos y leyes generales

Algunas ciencias tratan de descubrir leyes generales; otras pretenden descubrir secuencias particulares de acontecimientos históricos. No es que las ciencias «duras» solamente hagan lo primero y las «blandas» se dediquen únicamente a lo segundo, sino que cada disciplina amplia contiene subáreas que difieren en el énfasis que ponen en una u otra tarea.

Comparemos, dentro de la física, los diferentes problemas de investigación que podrían acometer un físico de partículas y un

astrónomo. El físico de partículas podría interesarse por identificar los principios generales que gobiernan un cierto tipo de colisión de partículas. Estas leyes describirán cuál sería el resultado de tal colisión, con independencia de *dónde* y *cuándo* tenga lugar. Una característica de nuestra concepción de las leyes es que deben ser *universales*; no están limitadas a regiones particulares de espacio y tiempo.

Las leyes adoptan la forma de enunciados «si/entonces». La Ley de la gravitación universal de Isaac Newton afirma que la atracción gravitatoria entre dos objetos cualesquiera es directamente proporcional al producto de sus masas e inversamente proporcional al cuadrado de la distancia entre ellos. La ley no dice que el universo contenga dos, cuatro u otro número de objetos; dice simplemente qué sería verdadero *si* el universo contuviese objetos con masa.

Por el contrario, los astrónomos se interesarán típicamente por obtener información acerca de un único objeto. Podrían tratar de inferir, por ejemplo, la temperatura, densidad y tamaño de una estrella distante. Los enunciados que proporcionan información de esta clase no toman la forma «si/entonces». Dichos enunciados describen particulares históricos, y no leyes sobre estados.

Esta división entre ciencias *nomotéticas* («nomos» viene del griego y significa *ley*) y ciencias *históricas* no implica que cada ciencia sea exclusivamente de un tipo o del otro. El físico de partículas podría descubrir que las colisiones de interés a menudo ocurren en la superficie del Sol; en tal caso, un estudio detallado de ese objeto particular podría ayudar a inferir la ley general. Paralelamente, el astrónomo interesado en obtener una descripción precisa de la estrella podría servirse de varias leyes para establecer la inferencia.

Aunque el físico de partículas y el astrónomo puedan atender tanto a leyes generales como a particulares históricos, podemos separar las empresas que acometen cada uno de ellos si distinguimos los *medios* de los *fines*. El problema del astrónomo es un problema histórico porque el objetivo es inferir las propiedades de un objeto particular; el astrónomo usa leyes sólo como un medio. La física de partículas, por su parte, es una disciplina nomotética porque su objetivo es inferir leyes generales; las descripciones de objetos particulares son relevantes sólo en tanto que medio.

La misma división existe dentro de la biología evolucionista. Cuando un sistemático infiere que los seres humanos están relacionados más íntimamente con los chimpancés que con los gorilas, esta proposición filogenética describe un árbol familiar que conecta tres especies. Desde el punto de vista lógico, esa proposición es del mismo tipo que la que dice que Alice está más íntimamente relacionada con Betty que con Carl. Evidentemente, el árbol familiar referente a las especies conecta objetos *mayores* que el árbol familiar que conecta organismos individuales. Pero esta diferencia concierne meramente al tamaño de los objetos del árbol, no al tipo básico de proposición implicada. La reconstrucción de las relaciones genealógicas es el objetivo de una *ciencia histórica*.

Lo mismo puede decirse de gran parte de la paleobiología. El examen de fósiles permite al biólogo inferir que han tenido lugar varias extinciones masivas. Los paleobiólogos identifican qué especies vivieron tales acontecimientos y cuáles no. Tratan de explicar por qué ocurrió la extinción masiva. ¿Por qué sobrevivieron algunas especies, pero otras no? De modo similar, un historiador de nuestra propia especie podría intentar explicar la muerte masiva de indios en Sudamérica después de la conquista española. De nuevo, las unidades descritas difieren en tamaño. El paleobiólogo se centra en especies completas; el historiador del pasado de la humanidad describe seres humanos individuales y poblaciones locales.

La reconstrucción filogenética y la paleobiología se refieren al pasado remoto. Pero las ciencias históricas, en el sentido en que estoy usando el término, pretenden a menudo caracterizar objetos que existen también en el presente. Un naturalista de campo puede rastrear la pista de las frecuencias génicas o fenotípicas de una población determinada. Esto es lo que hizo Kettlewell (1973) en su investigación del melanismo industrial en la mariposa moteada *(Biston betularia)*. El proyecto consistía en describir y explicar un conjunto de cambios. Los naturalistas de campo pretenden, por lo general, caracterizar objetos particulares, no inferir leyes generales.

¿Existen leyes generales en biología evolucionista? Aunque algunos filósofos (Smart, 1963; Beatty, 1981) han respondido que no, yo deseo señalar que en la teoría de la evolución se mantienen muchas e interesantes generalizaciones del tipo «si/entonces».

Los biólogos normalmente no las llaman «leyes»; «modelo» es el término que prefieren. Cuando los biólogos elaboran un modelo de un determinado tipo de proceso, describen las leyes por las que cambia un sistema de una determinada clase. Los modelos tienen el formato característico «si/entonces» que asociamos con las leyes científicas. Esos formalismos matemáticos dicen qué sucederá si un sistema cumple un cierto conjunto de condiciones. No dicen *cuándo* o *dónde* o *con qué frecuencia* se cumplen en la naturaleza esas condiciones.

Consideremos un ejemplo. R. A. Fisher (1930), uno de los fundadores de la genética de poblaciones, describió un conjunto de supuestos que implican que la proporción de sexos en una población debería evolucionar hacia el 1:1 y estabilizarse ahí. El apareamiento debe ser aleatorio, y las parejas parentales deben diferir en la combinación de hijos e hijas que producen (y esta diferencia debe ser heredable). Fisher consiguió demostrar, desde sus supuestos, que la selección favorecerá a aquellas parejas parentales que producen precisamente el sexo minoritario. Por ejemplo, si la generación de crías tiene más machos que hembras, la pareja de padres que mejor lo hace será aquella que produzca sólo hijas. Si la proporción sexual de la población está sesgada en una dirección, la selección favorecerá los rasgos que reduzcan ese sesgo. El resultado es una combinación equilibrada de machos y hembras.

El modelo de Fisher considera tres generaciones —los padres producen hijos que, a su vez, producen nietos. ¿Qué mezcla de hijos e hijas debería producir un progenitor para maximizar el número de nietos? Si hay N individuos en la generación de los nietos y si la generación de los hijos contiene m machos y h hembras, entonces el hijo medio tiene N/m y la hija media N/h descendientes. Así pues, los individuos de la generación intermedia pertenecientes al sexo minoritario tienen, por término medio, más descendencia. Por tanto, la mejor estrategia para una madre es producir sólo descendencia del sexo minoritario. Por otra parte, si la proporción de sexos en la generación intermedia es 1:1, ninguna madre puede mejorar a las otras madres de la población al tener una combinación sesgada de hijos e hijas. Una proporción de sexos de 1:1 constituye un equilibrio estable. Una descripción más precisa del argumento de Fisher se ofrece en el Cuadro 1.3.

CUADRO 1.3. *Argumento de la proporción sexual de Fisher*

El texto adjunto ofrece una exposición simplificada del argumento de Fisher. En realidad, Fisher no concluía que hubiera igual número de machos y hembras, sino que habría *igual inversión*. Una madre posee una dotación total de energía (T) que puede utilizar para producir su combinación de hijos e hijas. Supongamos que p es el porcentaje de energía que dedica a los varones, que la crianza de cada uno de ellos cuesta c_m unidades de energía, y que cada uno aporta b_m unidades de beneficio. Con una representación similar de los costes y beneficios de las hijas, el beneficio total que obtiene la madre de sus hijos e hijas es:

$$b_m[pT/c_m] + b_h[(1-p)T/c_h].$$

Supongamos que todas las madres de la población dedican p y $(1-p)$ de sus recursos a hijos e hijas, respectivamente. ¿Cuándo hará mejor una madre mutante en apartarse de este comportamiento —*i.e.*, dedicando p^* y $(1-p^*)$ a hijos e hijas (donde $p \neq p^*$)? Esta nueva madre lo hace mejor que las madres residentes (las no mutantes) precisamente cuando:

$$b_m[p^*T/c_m] + b_h[(1-p^*)T/c_h] > b_m[pT/c_m] + b_h[(1-p)T/c_h],$$

lo que se simplifica en

$$(b_m/c_m - b_h/c_h)(p^* - p) > 0.$$

Recuérdese, de acuerdo con el texto, que un hijo proporciona un beneficio de N/m y una hija, de N/h. Sustituyendo los términos de beneficio de la expresión anterior por éstos, obtenemos:

$$(N/mc_m - N/hc_h)(p^* - p) > 0.$$

Cuando las madres residentes invierten por igual en hijos e hijas ($mc_m = hc_h$), ninguna estrategia mutante puede mejorar la estrategia de las residentes. Y cuando las residentes invierten *des*igualmente, una mutante lo hará mejor que las residentes si invierte exclusivamente en el sexo en el que las residentes han *sub*invertido.

¿Cómo afecta la inversión en los dos sexos al número de hijos e hijas producidos? En el ser humano, los varones tienen una mayor tasa de mortalidad, tanto prenatal como postnatal. Esto significa que, por término medio, los hijos cuestan menos que las hijas. En este caso, inversión igualitaria significa que se producirá al nacer un exceso de varones, que es lo que, de hecho, se observa.

El argumento de Fisher asume que se produce un apareamiento al azar dentro de la generación de la prole. El alcance de este supuesto fue explorado por primera vez por Hamilton (1967). Si hay un apareamiento estricto hermano/hermana, entonces un progenitor maximizará el número de nietos que tiene si produce en su progenie una proporción sexual sesgada hacia las hembras.

El elegante modelo de Fisher es matemáticamente correcto. Si hay vida en galaxias distantes que cumpla sus supuestos de partida, entonces debe desarrollarse una proporción de sexos de 1:1. Lo mismo que la ley de la gravitación universal, de Newton, el modelo de Fisher no está limitado en su aplicación a ningún lugar o momento particular. Y si el modelo de Fisher puede tener millones de aplicaciones, también es posible que no tenga ninguna en absoluto. El modelo es un enunciado del tipo «si/entonces»: deja abierta la posibilidad de que los condicionales nunca se cumplan. Los naturalistas de campo tienen la tarea de decir si los supuestos de Fisher son aplicables a esta o a aquella población concreta.

Para decidir si algo es una ley o una hipótesis histórica, debe tenerse claro qué *proposición* se desea clasificar. Por ejemplo, preguntar si «la selección natural» es una ley carece de sentido hasta que se especifique de qué proposición relativa a la selección natural se está hablando. Decir que la selección natural es la responsable del hecho de que los seres humanos tengan el pulgar oponible es enunciar una hipótesis histórica; pero decir que la selección natural llevará a producir una proporción igual de sexos en las circunstancias descritas por Fisher es formular una ley. (Las leyes de la evolución se discutirán más a fondo en el Apartado 3.4.)

Aunque inferir leyes y reconstruir la historia constituyen objetivos científicos distintos, muchas veces son acometidos de forma conjunta con resultados fructíferos. Los teóricos tienen la esperanza de que sus modelos no sean vacíos, sino aplicables al mundo real de los organismos vivos. De igual manera, los naturalistas que describen el presente y pasado de una especie determinada a menudo lo hacen intentando al mismo tiempo proporcionar datos que tengan una mayor significación teórica. Las disciplinas nomotéticas e históricas en la biología evolucionista tienen mucho que aprender unas de otras.

Un ejemplo de un problema particularmente recalcitrante en la teoría actual puede servir para aclarar esto. Desconocemos todavía por qué la reproducción sexual es tan prevalente como de hecho es. El problema no es que los teóricos no puedan elaborar modelos en los que la reproducción sexual sea ventajosa. Hay montones de modelos de este tipo, y todos ellos mate-

máticamente correctos. Naturalmente, hay también muchos modelos que muestran que, bajo determinadas condiciones, el sexo será *des*ventajoso.

La dificultad no estriba en que los modelos sean equivocados en tanto que enunciados «si/entonces», sino en que a menudo no logran acoplarse a la naturaleza. En el mundo real, algunas especies son sexuales, mientras que otras no lo son. Estas diferentes especies viven bajo una variedad de condiciones y sus bases filogenéticas también difieren. Lo que nos gustaría es un modelo que se adecuara a la diversidad de lo que observamos. Por el momento, ningún modelo puede afirmar haberlo conseguido.

Si la construcción de modelos (la búsqueda de leyes) procediera independientemente de la historia natural, la evolución del sexo no sería enigmática. Un modelo puede mostrar fácilmente cómo *podría* haber evolucionado el sexo; *si* los supuestos del modelo fueran satisfechos por alguna población natural, ésta desarrollaría un modo sexual de reproducción. Determinar si tal o cual población satisface realmente los supuestos del modelo es una cuestión histórica. Sólo combinando leyes e historia puede uno decir por qué se *ha* producido evolutivamente el sexo.

1.5. Las causas de la evolución

Aunque los datos de la historia natural son indispensables para la construcción de modelos evolucionistas, hay lugar para construir modelos que floten libres respecto a los detalles de lo que hayamos observado. Fisher (1930, pp. VIII-IX) estableció adecuadamente la cuestión cuando señaló que «ningún biólogo práctico interesado en la reproducción sexual se vería llevado a explicitar detalladamente las consecuencias experimentadas por un organismo que tuviera tres o más sexos; pero ¿qué otra cosa podría hacer si quisiera averiguar por qué los sexos son, de hecho, siempre dos?». A menudo entendemos el mundo real colocándolo en un espacio más amplio de posibilidades.

Los modelos dibujan las causas posibles de la evolución. ¿Cuáles son esas causas posibles? Ya he mencionado la *selección natural*; la variación en la eficacia heredable puede producir evolución. Y en el Apartado 1.1 expliqué cómo el *sistema de empareja-*

miento de una población puede modificar las frecuencias de diferentes genotipos. También hay otras causas posibles.

Las frecuencias génicas pueden cambiar por *mutación*. Una población que sea cien por cien *A* puede evolucionar alejándose de este estado homogéneo si los genes *A* mutan en *a*. Un modelo del proceso de mutación considera tanto la tasa de mutación proactiva (de *A* a *a*) como la de mutación retroactiva (de *a* a *A*). Cuando la única influencia sobre las frecuencias génicas en este locus son estas dos tasas de mutación, la población evolucionará hacia un equilibrio de frecuencias génicas que estará determinado sólo por las tasas de mutación.

Otra causa posible de evolución es la *migración*. Los migrantes pueden moverse a una población o desde una población. La situación es similar a la descrita en los modelos de presiones de mutación. La tasa de genes entrantes y salientes puede modificar la frecuencia génica de la población hacia un valor de equilibrio.

La *deriva genética al azar* puede también alterar las frecuencias génicas (Kimura, 1983). Consideremos una población haploide compuesta por 100 individuos, todos ellos en la edad juvenil; en un determinado locus, el 50 % tiene el gen *A* y el otro 50 % el *a*. Supongamos que estos individuos tienen la misma oportunidad de supervivencia hasta la edad adulta. ¿Significa esto que la frecuencia génica en la edad adulta será exactamente 50/50? La respuesta es no. Decir que los individuos *A* tienen la misma oportunidad de sobrevivir que los individuos *a* no significa que tengan que hacerlo exactamente en igual número. Si lanzamos al aire una moneda, hay igual probabilidad de que salga cara y de que salga cruz. Pero eso no quiere decir que en 100 lanzamientos haya exactamente 50 caras y 50 cruces. Por lo mismo, los genes de una población pueden ser selectivamente equivalentes y, aun así, variar en frecuencia debido al *azar*.

Mencioné en el Apartado 1.1 que la definición de evolución como cambio en las frecuencias génicas es demasiado restrictiva. Puede también haber evolución cuando hay un cambio en la frecuencia de varias combinaciones de genes. La *recombinación* es un importante proceso que puede hacer que esto suceda. Consideremos a un individuo diploide que sea heterozigótico tanto en el locus *A* como en el *B*. Como se esquematiza en la Figura 1.3, este

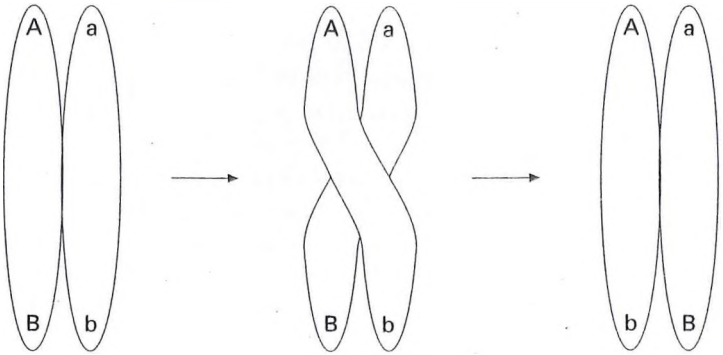


FIGURA 1.3. Un heterozigótico doble sufriendo recombinación por entrecruzamiento.

individuo tiene *A* y *B* en un cromosoma y *a* y *b* en otro. La recombinación tiene lugar cuando los dos cromosomas *se entrecruzan*. El resultado es que *A* y *b* acaban en el mismo cromosoma, lo mismo que ocurre con *a* y *B*.

Supongamos que una población empieza con todos los individuos homozigóticos para *A* en el locus *A* y homozigóticos para *B* en el locus *B*. Entonces tiene lugar una mutación en el locus *A*; una copia de *a* hace aparición. Después de esto, en otro organismo se produce una mutación en el locus *B*, lo cual introduce una copia de *b*. Las tres configuraciones organísmicas presentes ahora en la población se muestran en la Figura 1.4.

Estos tres tipos de individuos se cruzan posteriormente entre sí, formando cada uno gametos para ello. Adviértase que solamente hay tres tipos de gametos en la población; los gametos pueden ser *AB, aB* o *Ab*. Sin recombinación, no habrá ningún gameto *ab* (lo que significa que ni *a* ni *b* pueden alcanzar una representación del cien por cien en la población). La recombinación es un proceso importante porque puede enriquecer el rango de variación. La mutación produce nuevos genes *aislados*; la recombinación produce nuevas *combinaciones* de genes en el mismo cromosoma.

Las causas que acabamos de enumerar no tienen por qué ocurrir necesariamente solas. Dentro de una determinada población, la selección, mutación, migración, recombinación, sistema

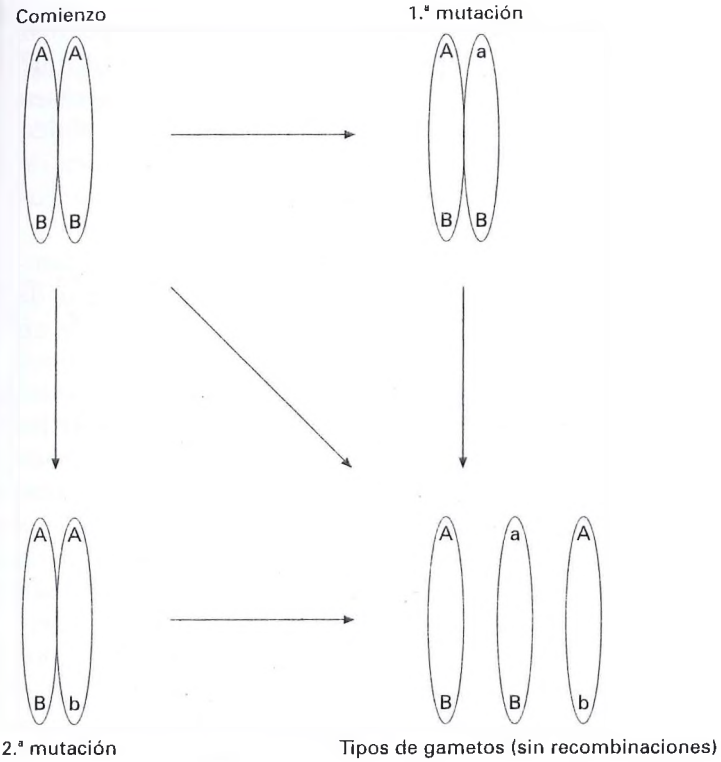


FIGURA 1.4. Formación de gametos sin recombinación. Adviértase que ninguno de los gametos contiene al mismo tiempo *a* y *b*.

de apareamiento y deriva pueden contribuir simultáneamente a los cambios de frecuencia que acaben resultando. Los modelos simples de evolución describen lo que sucede cuando una de estas fuerzas actúa por sí sola. Los modelos más complicados describen cómo actúan simultáneamente dos o más de estas fuerzas. Puesto que las poblaciones del mundo real están sometidas a una multiplicidad de causas, complicar un modelo tomando en consideración más variables es una forma de hacer el modelo más realista.

Además de identificar las consecuencias que estas causas de la evolución pueden tener en la composición de una población, la biología evolucionista también describe qué es lo que puede

hacer que esas causas lleguen a existir. Las mutaciones pueden ser causa de evolución, pero ¿qué es lo que causa la mutación? Actualmente conocemos bastante acerca de cómo los agentes mutágenos del entorno (por ejemplo, la radiación solar) pueden producir mutaciones. Además de conocer las *consecuencias* de la mutación, tenemos también una cierta comprensión de sus orígenes.

La misma comprensión de los dos aspectos la tenemos también con respecto a otras causas de evolución. Un genético de poblaciones puede describir qué ocurrirá con la frecuencia de un gen en un locus cuando individuos con diferentes genotipos varían con respecto a sus habilidades para sobrevivir y reproducirse. Los modelos de este tipo describen las consecuencias de las diferencias de eficacia. Otra cuestión distinta son las fuentes de selección: ¿cuándo favorecerá la selección natural una variante sobre otra?

Ya he citado el modelo de Fisher sobre la evolución de la proporción de sexos, que describe cómo la combinación de hijos e hijas producidos por una pareja parental afecta al éxito reproductivo de la pareja. Este modelo describe cómo las diferencias fenotípicas entre los organismos pueden generar diferencias de eficacia. Otro ejemplo se refiere al contraste entre organismos *especialistas* y organismos *generalistas*. Estos últimos se buscan la vida de varias formas distintas; los especialistas están más limitados en lo que hacen, aunque muchas veces son mejores, dentro de su especialidad, que los generalistas. Intuitivamente, a un organismo que viva en un medio heterogéneo le irá mejor como generalista, mientras que otro que viva en un medio homogéneo hará mejor en especializarse. Estamos describiendo aquí cómo las relaciones entre organismo y medio pueden llevar a la selección natural a favorecer ciertas variantes con respecto a otras. Ideas como ésta describen los orígenes de las diferencias selectivas.

En suma, los modelos de la teoría de la evolución describen tanto los orígenes como las consecuencias de las diferentes causas de la evolución. Esta división de tareas entre los dos cometidos teóricos se muestra en la Figura 1.5.

Los genéticos de poblaciones a menudo explicitan las leyes consecuentes de la evolución. Una vez que se han especificado las magnitudes de las diferentes causas, un modelo de genética de

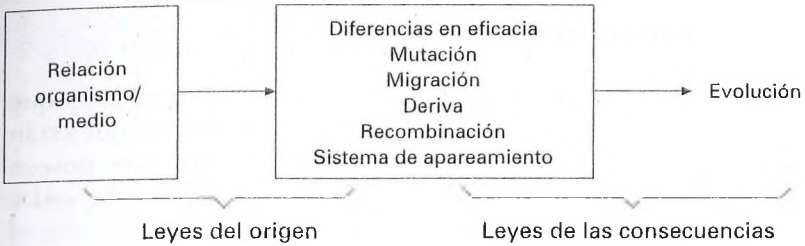


FIGURA 1.5. Los modelos en biología evolucionista proporcionan tanto leyes del origen como leyes de las consecuencias de las causas de la evolución.

poblaciones permite computar las consecuencias evolutivas. No forma parte de tales modelos el decir *por qué* un genotipo es más eficaz que otro o *por qué* existe una diferencia entre las tasas de mutación proactiva y retroactiva en un determinado locus. La ecología evolucionista, por otra parte, se orienta con frecuencia a formular modelos evolucionistas concernientes a los orígenes de las presiones evolutivas.

Como se señaló en el apartado anterior, la razón principal para construir modelos evolucionistas acerca de las causas posibles de la evolución es la de aplicarlos al mundo real. Lo que queremos es saber no sólo qué *puede* causar evolución, sino qué es lo que la ha causado de hecho. Esto podemos formularlo en forma de pregunta acerca de un rasgo determinado en una especie determinada («¿Por qué tienen los osos polares la piel blanca?»). También podemos formularlo como pregunta acerca de varias especies, inquiriendo por qué esas especies difieren entre sí («¿Por qué los rinocerontes indios tienen un cuerno, y los africanos dos?»).

Uno de los asuntos más controvertidos en la actual teoría de la evolución se refiere a la importancia de la selección natural como causa de evolución. Es evidente que la selección es una causa *posible*; la cuestión es: ¿Qué importancia ha tenido en el curso *real* de la evolución? Muchos biólogos evolucionistas automáticamente buscan explicaciones en términos de selección natural; pero otros piensan que la importancia de la selección natural se ha exagerado, y que el argumento que respalda muchas de las explicaciones seleccionistas es poco sólido. Este debate en torno al *adaptacionismo* se discutirá en el Capítulo 5.

1.6. Los dominios de la biología y de la física

La física trata acerca de todos y cada uno de los objetos que están *hechos de materia*. La biología se ocupa de objetos que están *vivos*. Y la psicología versa sobre aquellos objetos que poseen *mente*. Aunque tales afirmaciones necesitan ser matizadas, todas ellas son, a grandes rasgos, precisas. Cada una de ellas describe el *dominio* de la ciencia en cuestión. Cada una de ellas nos dice qué clase de objetos debemos considerar cuando queremos decidir si una generalización propuesta en física, biología o psicología es correcta.

¿Cómo se relacionan entre sí esos dominios? Comencemos por la relación entre la biología y la física. La Figura 1.6(a) ilustra dos propuestas. La primera, a la que denominaré *fisicalismo*, afirma que todos los seres vivos son objetos físicos. Si se toma un organismo, no importa cuán complejo, y se divide en sus constituyentes, lo único que se encontrará es materia y sólo materia. Los objetos vivos están hechos de los mismos ingredientes básicos que los no vivos. La diferencia está en cómo se unen esos ingredientes básicos.

El *vitalismo*, al menos en algunas de sus formulaciones, rechaza esta visión fisicalista. Afirma que los seres vivos están vivos porque contienen un ingrediente inmaterial: un *élan vital* (término de Henri Bergson) o una *entelequia* (el término aristotélico utilizado por Hans Driesch). El vitalismo mantiene, por consiguiente, que algunos de los objetos del mundo no son puramente físicos.

Según el vitalismo, dos objetos podrían ser físicamente idénticos aun cuando uno de ellos estuviese vivo y el otro no. El primero contendría el ingrediente inmaterial que da la vida, y el segundo, no. Los fisicalistas se burlan de esto. Ellos sostienen que si dos objetos son físicamente idénticos, deben tener las mismas propiedades biológicas: o bien ambos están vivos, o bien no lo está ninguno de los dos (sobre este punto volveré en el Apartado 3.5).

Tomarse en serio el vitalismo resulta más fácil cuando la ciencia ignora qué hay detrás de los procesos biológicos. Por ejemplo, antes de que se conocieran las bases físicas de la respiración, era posible sugerir que los organismos son capaces de respirar sólo porque están animados por un principio vital inmaterial. De forma

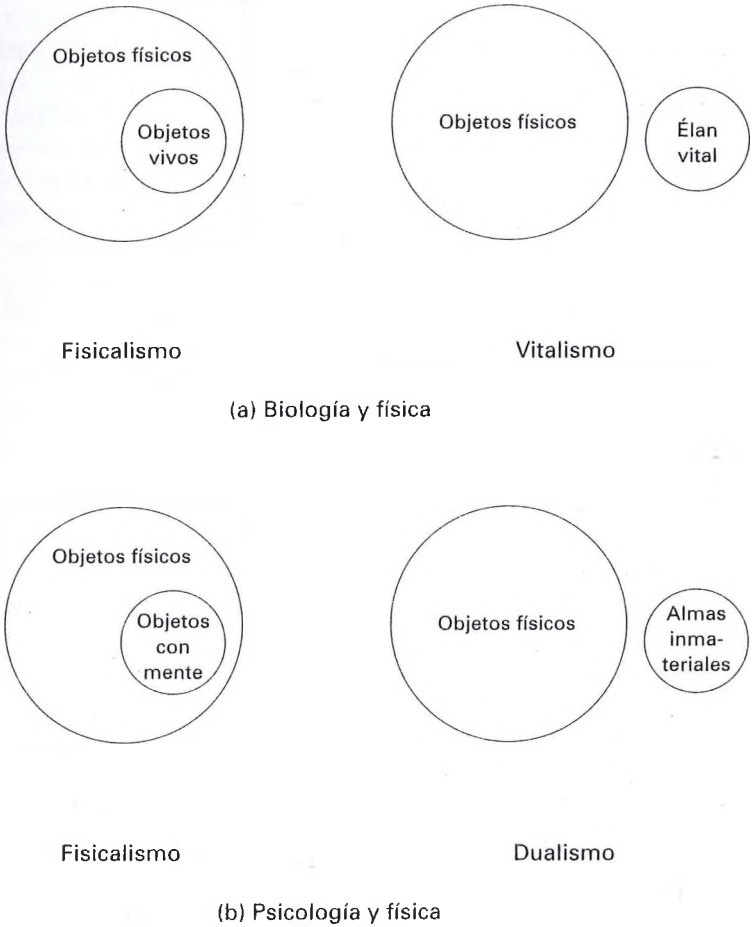


FIGURA 1.6. (a) El fisicalismo mantiene que todos los objetos vivos están hechos de materia y nada más, mientras que el vitalismo afirma que los objetos vivos contienen una sustancia inmaterial, un *élan vital*. (b) En filosofía de la mente, fisicalistas y dualistas están en desacuerdo con respecto a si la mente está hecha de una sustancia inmaterial.

parecida, antes de que la biología molecular explicara tantas cosas acerca de las bases físicas de la herencia, era posible defender teorías vitalistas acerca de cómo influyen los padres en las características de sus hijos. El progreso de la ciencia ha convertido en

rotundamente no plausibles tales pretensiones acerca de la respiración y la herencia.

Pero todavía quedan problemas por resolver en biología. El campo del desarrollo (ontogenia) está lleno de preguntas que aún no tienen respuesta. ¿Cómo puede un embrión unicelular producir un organismo en el que hay distintos tipos de células especializadas? ¿Cómo se organizan esos tipos de células en sistemas de órganos? Por ahora, no hay disponible ninguna explicación fisicalista adecuada, así que ¿por qué no avanzar una propuesta vitalista acerca de los procesos ontogenéticos? Lo importante es darse cuenta de que el vitalismo no se convierte en plausible sólo porque actualmente carezcamos de una explicación física. Para hacer plausible el vitalismo debe plantearse una línea de defensa más directa.

Hay otra característica especial de los objetos vivos que merece la pena ser considerada. Los organismos son sistemas dirigidos-a-meta (teleológicos); actúan así para fomentar sus fines de supervivencia y reproducción. ¿Nos obliga esta observación a postular la existencia de un ingrediente inmaterial en los seres vivos que los dirija hacia lo que necesitan? Como veremos en el Apartado 3.7, la teoría de la selección natural nos permite formular una explicación de este hecho acerca de los organismos que no necesita del vitalismo.

El vitalismo no goza de buena reputación entre los biólogos actuales porque nunca se ha construido ningún argumento positivo fuerte a su favor. Por añadidura, el progreso de la ciencia ha incrementado enormemente nuestro conocimiento de las bases físicas de los procesos de la vida. Pensar que los objetos vivos no son más que paquetes estructurados de materia es una hipótesis de trabajo sensata (que podría acaso terminar siendo equivocada).

Existe un interesante paralelismo entre el asunto del vitalismo y la cuestión de la filosofía de la mente conocida como el problema mente/cuerpo [Figura 1.6(b)]. ¿Cómo está relacionado el dominio de la psicología, que incluye objetos con mente, con el dominio de la física? El fisicalismo sostiene que todos y cada uno de los objetos que poseen propiedades psicológicas son objetos físicos. El dualismo mente/cuerpo, por el contrario, defiende que la mente es una sustancia inmaterial, distinta del cuerpo.

En el siglo XVII, René Descartes construyó unos cuantos argumentos ingeniosos a favor del dualismo. Éste no es el lugar para revisarlos, pero quisiera señalar que Descartes no fundamentó su argumento en el hecho de que la física de su tiempo no pudiera explicar la mente en todos sus aspectos, sino que intentó proporcionar un argumento positivo sobre la distinción entre la mente y el cuerpo.

La dificultad principal para el dualismo ha sido explicar las interacciones aparentemente causales que existen entre lo mental y lo físico. Por ejemplo, tomar aspirinas hace que desaparezcan los dolores de cabeza, y las creencias y deseos de la gente pueden poner su cuerpo en movimiento. Si la mente es inmaterial, no ocupa espacio. Pero si carece de localización espacial, ¿cómo puede entonces estar conectada causalmente con el cuerpo? Cuando dos eventos están relacionados causalmente, normalmente esperamos que haya una señal física que pase de uno al otro. ¿Cómo puede una señal física emerger de la mente o llegar a ella si ésta no está en ningún lugar?

Debido a las dificultades de esta clase, los dualistas han abandonado algunas veces la idea de que la mente y el cuerpo interactúan causalmente. Intentan defender que la toma de aspirinas va seguida de una disminución de los dolores de cabeza aun cuando ningún proceso causal los relacione. Pero esta posición de repliegue plantea ella misma una dificultad. Sin relaciones causales, las muchas regularidades que conectan mente y cuerpo parecen ser coincidencias cósmicas. Ciertamente, es preferible conseguir explicar tales regularidades como resultado de relaciones causales. El fisicalismo es capaz de dar sentido a esas conexiones causales; el dualismo nunca ha sido capaz de ello. Así como este punto favorece al fisicalismo con respecto al problema mente/cuerpo, también lo apoya en relación con el vitalismo en la biología.

1.7. Explicaciones biológicas y explicaciones físicas

Adoptar un enfoque fisicalista del dominio de la biología significa simplemente que uno acepta la idea de que las cosas vivientes son objetos físicos. Es importante hacer notar que esta tesis no dice cuál es la relación entre *las explicaciones biológicas* y *las*

explicaciones en física. Aun cuando los objetos vivos estén hechos de materia y nada más, sigue existiendo el hecho de que el vocabulario de la biología es radicalmente diferente del de la física. Los físicos hablan de partículas elementales, espacio-tiempo y estados mecánico-cuánticos; los biólogos evolucionistas hablan de filogenias, ecosistemas y coeficientes de endorreproducción. Aun cuando el dominio de la biología cae dentro del dominio de la física, el vocabulario de una y otra presentan un solapamiento muy escaso. Las explicaciones en biología se producen en el vocabulario distintivo de la biología; las explicaciones de la física utilizan el vocabulario distintivo de la física. La cuestión es cómo encajan estas dos clases de explicaciones.

Está bastante claro que la física explica ciertos hechos que no poseen una explicación biológica. Por ejemplo, la biología no tiene nada significativo para contribuir a nuestra comprensión de por qué los planetas se mueven en órbitas elípticas. Pero permítasenos considerar la relación de la biología con la física desde el otro lado: ¿es verdad que todo hecho explicado por la biología puede también ser explicado por la física? Ésta es una de las formas de preguntarse si la biología *se reduce* a la física.

Si se dice que todo en biología *puede* ser explicado por la física, ¿significa esto que *puede en principio* o *que puede en la práctica?* La «explicabilidad en principio» significa que una física idealmente completa sería capaz de explicar todos los fenómenos biológicos. «Explicabilidad en la práctica» quiere decir que podemos explicar todos los fenómenos biológicos con la física de que actualmente disponemos.

¿Cómo podría aplicarse la física actual a los problemas de la biología? Es evidente que hay muchas áreas de la biología con respecto a las que no tenemos idea de cómo hacer esto; ya he mencionado dos de ellas, la evolución del sexo y el campo del desarrollo ontogenético. Aunque no hay razón alguna para dudar de que estos fenómenos *sean consistentes con* nuestras mejores teorías físicas actuales, nadie tiene la más ligera idea de cómo podría usarse aquí la física.

Incluso con respecto a fenómenos que son bien conocidos biológicamente, los científicos apenas se han molestado en determinar cómo podría utilizarse la física para proporcionar explicaciones. El argumento de la proporción de sexos de Fisher consti-

tuye de nuevo un ejemplo útil. Aunque este modelo nos permite entender por qué la proporción de sexos es 1:1 en ciertas poblaciones, no dice nada en absoluto acerca de la naturaleza de la materia de la cual están compuestos los organismos. Una vez más, no hay razón para negar que el modelo de Fisher *sea consistente con* la física actualmente aceptada; pero saber cómo podría usarse la física moderna para explicar lo que el modelo de Fisher nos permite explicar es algo completamente oscuro.

Traslademos entonces la cuestión al ámbito de la «reductibilidad en principio». Una vez que entendamos la evolución del sexo (o cualquier otro fenómeno) dentro del marco de la teoría evolucionista (¡suponiendo que fuera así!), una vez que poseamos un conjunto adecuado de teorías físicas, y una vez que sepamos cómo conectar esas teorías físicas y biológicas, ¿podremos entonces explicar la evolución del sexo desde el punto de vista de la física?

Existen varios condicionales en esta cuestión. Y adviértase que aun cuando la respuesta a la pregunta fuese afirmativa, eso no diría mucho sobre cómo llevar a cabo la investigación de hecho. Aun cuando la biología fuese *en principio* reductible a la física, ello no significaría que la mejor manera de hacer avanzar nuestro conocimiento actual de los problemas biológicos fuese pensando en quarks y espacio-tiempo. Tal vez una ciencia más completa fuese capaz de unificar biología y física, pero tal afirmación acerca de un futuro hipotético no dice nada sobre cómo debemos conducir nuestras investigaciones en el presente.

Así pues, la tesis de la «reductibilidad en principio» no parece tener muchas consecuencias metodológicas directas para la práctica científica actual. No obstante, posee un cierto interés filosófico por cuanto nos gustaría entender cómo se engranan los objetivos de las diferentes ciencias. Discutiré más a fondo este problema en el Apartado 3.5.

Sugerencias para futuras lecturas

Maynard-Smith (1977) y Futuyma (1986) son dos buenas introducciones a la biología evolucionista. Ruse (1973), Hull (1974) y Rosenberg (1985) constituyen introducciones útiles a la filosofía

de la biología, y Ruse (1988b) ofrece un excelente elenco bibliográfico de trabajos recientes en este campo. Williams (1973) desarrolla una aproximación axiomática a la estructura de la teoría de la evolución, discutida en Sober (1984a). Beatty (1981, 1987), Lloyd (1988) y Thompson (1988) defienden que la perspectiva semántica de las teorías científicas ayuda a iluminar la estructura de la teoría de la evolución; Ereshefsky (1991a) critica la perspectiva semántica.

Capítulo 2
CREACIONISMO

2.1. El peligro del anacronismo

Para entender la historia de una idea debemos evitar proyectar hacia el pasado nuestro modo actual de entender. Es un error asumir que una idea que ahora consideramos inaceptable nunca pudo formar parte de una ciencia genuina en sus primeros momentos.

Consideremos, por ejemplo, la afirmación de que la frenología es una seudociencia. Si bien es cierto que yo dudaría de la seriedad de alguien que creyese en la frenología hoy en día, el hecho es que constituyó un programa serio de investigación en el siglo XIX. Ese programa estaba guiado por tres dogmas fundamentales. En primer lugar, los frenólogos sostenían que características psicológicas específicas están localizadas en regiones específicas del cerebro. En segundo lugar, defendían que cuanto más se posea de un talento o tendencia psicológica determinada, mayor será la parte correspondiente del cerebro. En tercer lugar, mantenían que las protuberancias y depresiones del cráneo reflejan los contornos del cerebro. Dadas estas tres ideas, defendían que sería posible descubrir las características mentales de las personas a través de la medida de la forma del cráneo.

Entre los frenólogos existían desacuerdos acerca de qué características mentales debían considerarse como fundamentales y acerca de dónde se localizaban dichas características. ¿Constituye un rasgo el miedo a las serpientes, o es la característica más general del miedo la que tiene realidad neurológica? Si es el miedo el rasgo a considerar, ¿a qué detalle de la forma del cerebro corresponde? Los frenólogos progresaron poco en relación con estos problemas. Se hicieron diversas versiones de la frenología, pero ninguna de ellas consiguió una confirmación empírica seria. Transcurrido un cierto tiempo, el programa de investigación quedó encallado. Y eventualmente pareció razonable abandonarlo, ya que no se habían conseguido progresos.

Los actuales científicos del cerebro, al mirar hacia atrás a la frenología, podrían verse tentados a considerar las mediciones del cráneo como una seudociencia. El punto que quiero subrayar es que lo que es verdad *ahora* no lo era *entonces*: hoy en día disponemos de pruebas contundentes en contra al menos de los dogmas segundo y tercero del programa de investigación de la frenología. Pero ello no significa que los individuos que trabajaban en ese campo no estuvieran haciendo ciencia. Sus ideas eran falsas, pero sería un anacronismo esperar que ellos conocieran lo que nosotros conocemos hoy.

Supongamos que un grupo de gente defendiese *ahora* las ideas frenológicas, ignorando las numerosas pruebas de que actualmente disponemos en contra de las teorías frenológicas e insistiendo dogmáticamente en que las protuberancias de la cabeza revelan realmente cómo es la mente de una persona. ¿Serían seudociencia las ideas de ese grupo? Aquí debemos ir con cuidado. Debemos diferenciar entre la *gente* y las *proposiciones* que defiende. Esos frenólogos actuales estarían siendo testarudos. Estarían comportándose de un modo que podría denominarse acientífico. Pero eso no quiere decir que las proposiciones defendidas no fuesen científicas. Esas personas estarían adoptando una teoría que ha sido refutada por numerosas pruebas científicas. Pero las proposiciones serían científicas en el sentido de que son sometibles a pruebas científicas.

Lo único que digo es que la gente se conduce de modo acientífico cuando se niega a considerar las pruebas relevantes. Lo cual no significa que los científicos nunca se comporten obstinada-

mente. Puesto que son personas, pueden también ejemplificar todos los errores a los que están sujetos los no científicos. Los científicos *están obligados* a evitar ser obstinados; otra cuestión es si lo consiguen o no.

Una cosa es decir que una persona se conduce acientíficamente y otra bastante diferente decir que la teoría que esa persona defiende no constituye en absoluto una proposición científica. De hecho, una persona puede comportarse obstinadamente en relación con proposiciones que son perfectamente científicas. Por ejemplo, la proposición de que *la Tierra es plana* es una proposición científica. Puede ser sometida a prueba por medios científicos, que es por lo que tenemos derecho a considerarla como falsa. Pero los defensores de la idea de que la Tierra es plana no se conducen científicamente cuando aceptan dogmáticamente esa proposición perfectamente comprobable, a pesar de que existen incontables datos en su contra.

Estas consideraciones acerca de los frenólogos y los que defienden que la Tierra es plana van dirigidas a montar el escenario para algunas de las principales conclusiones a las que llegaré con respecto al creacionismo. Los creacionistas sostienen que las especies fueron creadas separadamente por Dios. Las especies no están genealógicamente relacionadas, ni tampoco han evolucionado a partir de antepasados comunes bajo la influencia de la selección natural. ¿Es el creacionismo una teoría científica? Si lo es, ¿por qué los científicos no consiguen tomársela en serio? Los creacionistas afirman que los científicos no logran tener la mente abierta cuando descartan la hipótesis del diseño inteligente. ¿Son entonces los biólogos evolucionistas culpables de terquedad acientífica?

Los creacionistas plantean estas preguntas porque tienen objetivos políticos. Desean que se reduzca o elimine la enseñanza de la evolución en los cursos de biología de la escuela superior, y que se enseñe en las escuelas públicas la historia bíblica de la creación. Como cuestión estratégica, se dan cuenta de que no pueden admitir que sus puntos de vista son de naturaleza religiosa. Hacerlo frustraría sus ambiciones, puesto que la Constitución de los Estados Unidos adopta una separación de principio entre Iglesia y Estado que los tribunales han apoyado. Para evitar este problema, han inventado el término «creacionismo científico». Los creacionistas científicos intentan defender el creacionismo apelando a

pruebas, no a la autoridad de la Biblia. Si la suya es una teoría científica tan bien fundamentada como el evolucionismo, entonces los creacionistas pueden defender que las dos teorías merecen «igual tiempo».

El párrafo anterior intenta describir los motivos que tienen los creacionistas. Sin embargo, no quiero concentrarme en los motivos de los creacionistas *ni* de los evolucionistas. Estoy interesado en la lógica de las posiciones que defienden, no en los motivos que tengan para defenderlas. Me concentraré en las *proposiciones*, no en las *personas*.

Considero que algunas de las hipótesis del creacionismo son contrastables. Esta teoría es como las doctrinas de la frenología y como la idea de que la Tierra es plana. Si esto es correcto, entonces la razón para mantener el creacionismo fuera de las escuelas públicas no es que las teorías creacionistas sean Religión (con *R* mayúscula), en tanto que los cursos de biología estén dedicados a la Ciencia (con *C* mayúscula). Más bien es que el creacionismo es similar a otras teorías desacreditadas que no merecen un lugar central en la enseñanza de la biología. Excluimos las ideas de los frenólogos y de los que sostienen que la Tierra es plana no porque las ideas sean acientíficas, sino porque han sido refutadas científicamente. «Igual tiempo» es más de lo que el creacionismo merece.

En todo caso, yo no pienso que el creacionismo deba ser barrido de la historia del pensamiento evolucionista; no es un tema que no deba mencionarse en la educación científica. Para comprender la potencia del pensamiento evolucionista es importante conocer cómo surgió históricamente la teoría de la evolución. El creacionismo era una idea influyente con la que la teoría de la evolución tuvo que competir. Debe enseñarse creacionismo, pero no porque constituya un candidato plausible a la verdad, sino que debe describirse para que sus fallos queden patentes.

Lo que ahora se entiende por el término «creacionismo» son los restos fosilizados de lo que una vez fue una viva tradición intelectual. En mi opinión, los libros y artículos que actualmente producen los creacionistas no constituyen contribuciones serias al pensamiento. Sin embargo, ello no es aplicable a los escritos de los antiguos defensores del creacionismo. Antes de la época de Darwin, algunos de los mejores y más brillantes filósofos y científicos

defendían que la adaptabilidad de los organismos sólo podía entenderse a través de la hipótesis de que los organismos son el producto de un diseño inteligente. Esta línea de razonamiento —el *argumento del diseño*— merece ser considerada como un objeto de verdadera belleza intelectual. No se trata de la fantasía de unos chiflados, sino que es fruto del genio creativo.

En este punto debo recordar al lector los peligros del pensamiento anacrónico. Para aquellos que dudan de la seriedad intelectual del creacionismo contemporáneo resulta tentador pensar que esa teoría nunca constituyó una propuesta seria. Los evolucionistas ven a los creacionistas actuales como suministradores de una seudociencia y, a partir de ahí, llegan muchas veces a la conclusión de que el creacionismo siempre ha sido opuesto a una visión científica del mundo.

Para comprender la potencia que una vez tuvo el argumento del diseño es esencial olvidar por el momento la familiar idea moderna de que los modos científico y religioso de pensamiento mantienen entre sí una oposición fundamental. Actualmente es bastante común que la gente que se toma en serio la religión insista en que las convicciones religiosas están basadas en la fe, y no en la razón. Pero esta oposición es totalmente ajena a la tradición de la teología racional, que buscaba colocar la convicción religiosa en una posición racional. Fue desde dentro de esta tradición desde donde se escribió gran parte de lo mejor de la filosofía occidental. El argumento del diseño se concebía como un «argumento científico». Lo que quiero decir con la expresión entrecomillada va a quedar claro enseguida.

2.2. El reloj de Paley y el principio de verosimilitud

En la *Summa Teologica*, Santo Tomás de Aquino (1224-1274) presentaba cinco vías para probar la existencia de Dios. La quinta era el argumento del diseño. La versión de Santo Tomás del argumento del diseño elaboraba ideas ya expresadas por Platón y Aristóteles. Pero, a pesar de toda su larga historia, el verdadero apogeo del argumento del diseño llegó más tarde. Principalmente en Gran Bretaña, y desde la época de la revolución científica hasta la publicación de *El origen de las especies* de Darwin (1859), el

argumento del diseño gozó de una vida vigorosa. Un buen número de pensadores con talento lo desarrollaron, encontrando nuevos detalles que podían encajar en su marco general.

Actualmente muchos filósofos consideran los *Diálogos sobre la religión natural* de David Hume (1779) como una línea divisoria en la carrera de este argumento. Antes de Hume, era posible que gente seria resultase persuadida por el argumento, pero, después de la furiosa embestida del corrosivo escepticismo de Hume, el argumento quedó deshecho en ruinas y así permaneció ya para siempre.

Los biólogos interesados en la historia de esta idea adoptan a menudo una perspectiva diferente (Dawkins, 1986), considerando como línea divisoria la publicación de *El origen de las especies* de Darwin. Por primera vez estaba sobre la mesa una explicación plausible y no teísta de la adaptación. Después de Darwin, ya no había necesidad de invocar un diseño inteligente para explicar la adaptabilidad de los organismos.

Evidentemente, los creacionistas adoptan una tercera perspectiva en torno a esta cuestión histórica. Niegan que el argumento haya muerto, *ni* a manos de Hume *ni* de Darwin, puesto que ellos piensan que aún hoy está vivo y en buen estado.

La cuestión sobre la historia del argumento del diseño puede plantearse de dos maneras. La primera es sociológica: ¿cuándo (si es que ocurrió alguna vez) se volvió la opinión culta en contra del argumento del diseño? Respecto a esta pregunta, está bastante claro que los *Diálogos* de Hume no supusieron una detención para el argumento. En los años que transcurrieron entre la publicación póstuma de Hume y la aparición de *El origen de las especies*, el argumento fomentó un negocio doméstico. Apareció una serie de volúmenes bajo el título de *Tratados Bridgewater*, en los que algunos de los mejores filósofos y científicos de Gran Bretaña se tomaban muy en serio el argumento del diseño.

Pero este hecho sociológico deja sin respuesta la segunda pregunta histórica que podemos plantearnos acerca del argumento del diseño. ¿Cuándo (si es que tal cosa sucedió alguna vez) se demostró que el argumento era fatalmente defectuoso? Muchos filósofos actuales piensan que Hume asestó el golpe mortal. Desde su punto de vista, las ideas presentes en los *Tratados Bridgewater* no eran ya sino muertos vivientes; se estaba apuntalando y exhi-

biendo el argumento del diseño, pese a que éste ya había entrado en el *rigor mortis*.

Consideraré algunas de las críticas de Hume al argumento del diseño en el siguiente apartado. Por ahora sólo pretendo establecer la lógica del argumento. La versión del mismo que voy a discutir es la planteada por William Paley en su *Teología natural* (1805).

El argumento del diseño pretende ser, según quienes lo propugnan, la *inferencia de la mejor explicación* (una «abducción», según la terminología de C. S. Peirce). Acerca de los objetos vivos existen dos hechos fundamentales que reclaman una explicación. Los organismos son complejos y están bien adaptados. Su complejidad no consiste en un revoltijo de partes descoordinadas; por el contrario, cuando examinamos las partes con el mayor cuidado, nos damos cuenta de cómo las distintas partes contribuyen al buen funcionamiento del organismo como totalidad.

Paley considera dos explicaciones posibles a estas observaciones. La primera es que los organismos fueron creados por un diseñador inteligente. Dios es un ingeniero que construye organismos de tal forma que se adecúen bien a las distintas tareas de la vida con las que han de enfrentarse. La segunda explicación posible es que fuerzas físicas aleatorias actuasen sobre pedazos de materia convirtiéndolos en objetos vivos. El objetivo de Paley es demostrar que la primera explicación es mucho más plausible que la segunda.

Para convencernos de que la hipótesis del diseño tiene mejores apoyos que la hipótesis de la aleatoriedad, Paley construyó una analogía. Suponga que va usted caminando por un brezal y encuentra un reloj. Usted abre la tapa del reloj y observa que es complejo y que sus partes están conectadas de tal modo que el reloj como totalidad es adecuado para la tarea de medir el tiempo. ¿Cómo podría usted explicar la existencia y características de este objeto?

Una posibilidad es que el reloj sea el producto de un diseño inteligente; es complejo y adaptado a la tarea de medir el tiempo porque un relojero lo hizo de esa forma. La otra posibilidad es que procesos físicos aleatorios, actuando sobre un trozo de metal, hayan producido el reloj. La lluvia, el viento y la luz, actuando sobre un trozo de materia, la convierten en reloj.

¿Cuál de las dos explicaciones sobre la existencia y características del reloj es más plausible? Paley afirma que la hipótesis del diseño está mucho mejor fundamentada por las características observables del reloj. Entonces le dice al lector: Si usted está de acuerdo con esta valoración de las dos hipótesis acerca del reloj, entonces establecerá una conclusión similar acerca de la complejidad y adaptabilidad de los objetos vivos. En ambos casos, la hipótesis del diseño es mucho más plausible que la hipótesis de la aleatoriedad.

He interpretado a Paley como constructor de *dos* argumentos —uno relativo al reloj y el otro a los objetos vivos; él sostiene que el segundo argumento es al menos tan fuerte como el primero. El argumento del diseño, desarrollado de esta forma, es un argumento acerca de dos argumentos.

Consideremos con algo más de detalle cómo funciona cada uno de los dos argumentos. Ambos tienen en común algo importante, aun cuando sus objetos respectivos —los relojes y los organismos— sean diferentes. Los dos argumentos hacen uso del *Principio de verosimilitud* (Edwards, 1972). Consideremos un enunciado cuya veracidad conocemos por observación; vamos a denominarlo O. Consideremos ahora dos explicaciones posibles de la veracidad de O (H_1 y H_2). El Principio de Verosimilitud dice lo siguiente:

> O favorece fuertemente a H_1 sobre H_2 si y sólo si H_1 asigna a O una probabilidad que es mucho mayor que la probabilidad que H_2 asigna a O.

En la notación de la teoría de la probabilidad, el principio dice:

> O favorece fuertemente a H_1 sobre H_2 si y sólo si $P(O/H_1) \gg P(O/H_2)$.

La expresión «$P(O/H_1)$» representa la verosimilitud que tiene la hipótesis H_1 a la luz de la observación O. No debe confundirse esta cantidad con la probabilidad de H_1 a la luz de O. No ha de confundirse $P(O/H_1)$ con $P(H_1/O)$. Aunque las expresiones «es verosímil» y «es probable» se usan indistintamente en el habla común, yo utilizo esos términos, siguiendo a R. A. Fisher, con significados bastante diferentes.

¿Cómo pueden ser diferentes $P(O/H)$ y $P(H/O)$? ¿Por qué tanta ceremonia para distinguir entre la verosimilitud y la probabilidad de una hipótesis? Consideremos el ejemplo siguiente. Usted y yo nos hallamos una noche sentados en una cabaña y oímos un alboroto en el desván. Nos preguntamos qué puede estar produciendo ese alboroto. Yo sugiero que la explicación es que hay duendes en el desván y están jugando a los bolos. Usted descarta esta explicación por implausible.

Pongamos que O es la observación «hay alboroto en el desván». Llamemos H a la hipótesis «hay duendes en el desván y están jugando a los bolos». Espero que usted vea que $P(O/H)$ es muy alta, pero que $P(H/O)$ no es alta en absoluto. Si realmente hubiera duendes jugando a los bolos arriba, esperaríamos oír alboroto. Pero el mero hecho de que oigamos alboroto no hace muy probable que haya duendes jugando a los bolos. La hipótesis de los duendes tiene una alta verosimilitud, pero una baja probabilidad, dados los ruidos escuchados.

Este ejemplo, además de convencerles a ustedes de que la verosimilitud y la probabilidad de un enunciado son cosas diferentes, debería también convencerles de que en la plausibilidad de un concepto intervienen otras cosas además de su verosimilitud. La hipótesis de los duendes tiene una verosimilitud muy alta; de hecho, sería defendible que ninguna otra explicación para el alboroto en el desván podría tener una verosimilitud mayor. Pero, a pesar de todo, la hipótesis de los duendes no es muy plausible. Esto sirve para aclarar lo que el Principio de Verosimilitud pretende caracterizar y lo que no.

Este principio simplemente dice si las observaciones bajo consideración favorecen una hipótesis más que otra. No nos dice que creamos en la que está mejor apoyada por el conjunto de datos que se están considerando. De hecho, en un determinado caso, se podría rechazar el creer en *cualquiera* de las hipótesis, aun cuando se admitiera que las observaciones favorecen a una frente a la otra. El Principio de Verosimilitud no pretende decirnos cuántos datos son suficientes para una creencia. Simplemente proporciona un dispositivo para evaluar el significado de los datos disponibles.

Otro asunto al que no afecta el Principio de Verosimilitud es el alcance de la información *que hay detrás de* las observaciones disponibles. En el caso de los duendes, sabemos mucho más

acerca del mundo de lo que está codificado en la proposición *O*. La hipótesis de los duendes tiene una alta verosimilitud, en relación con *O*, pero nosotros consideramos dicha hipótesis como antecedentemente implausible. La plausibilidad general de una hipótesis está en función tanto de su verosimilitud en relación con las observaciones *presentes* como de su plausibilidad *antecedente*. El Principio de Verosimilitud no dice que la más verosímil de dos hipótesis (en relación con alguna observación que se esté considerando) sea la hipótesis con una mayor plausibilidad general (en relación con todo lo demás que uno sabe).

Así pues, el Principio de Verosimilitud tiene unas pretensiones bastante modestas. No nos dice qué creer, y no nos dice cuál de las hipótesis en competencia es, en general, más plausible. Sencillamente nos dice cómo interpretar una determinada observación. Si la primera hipótesis nos dice que cabe esperar *O*, en tanto que la segunda nos dice que sería casi un milagro que *O* fuese verdadera, entonces *O* favorece la primera hipótesis sobre la segunda.

Ahora volvamos al argumento de Paley. He dicho antes que su argumento supone comparar dos argumentos diferentes: el primero, relativo a un reloj, y el segundo, a objetos vivos. Podemos representar los enunciados incluidos en el argumento del reloj como sigue:

A: El reloj es complejo y adecuado para la tarea de medir el tiempo.
R_1: El reloj es producto de un diseño inteligente.
R_2: El reloj es producto de procesos físicos aleatorios.

Paley afirma que $P(A/R_1) \gg P(A/R_2)$. A continuación dice que la misma pauta de análisis es aplicable al siguiente triplete de enunciados:

B: Los objetos vivos son complejos y adecuados para la tarea de sobrevivir y reproducirse.
V_1: Los objetos vivos son producto de un diseño inteligente.
V_2: Los objetos vivos son producto de procesos físicos aleatorios.

Paley defiende que si se está de acuerdo con él en lo relativo al reloj, también debe estarse de acuerdo en que $P(B/V_1) \gg P(B/V_2)$.

Aunque los objetos de referencia de los dos argumentos son diferentes, la lógica es la misma. Ambos son inferencias de la mejor explicación, en la que el Principio de Verosimilitud se usa para determinar qué hipótesis resulta más apoyada por las observaciones.

2.3. La crítica de Hume

Hume no pensaba en el argumento del diseño de la misma manera que yo lo he presentado. Para él el argumento no es una inferencia de la mejor explicación, sino que es un argumento por analogía, o argumento inductivo. Esta concepción alternativa del argumento introduce una gran diferencia. Las críticas de Hume son muy potentes si es que el argumento tiene el carácter que él le atribuye. Pero si el argumento es, tal y como mantengo yo, una inferencia de la mejor explicación, entonces las críticas de Hume pierden por completo su mordiente.

Aunque Paley escribía después de que Hume hubiera muerto, resulta bastante sencillo reformular el argumento de Paley para ajustarlo al patrón que, según Hume, siguen todos los argumentos del diseño. Para Hume, el argumento descansa en una analogía entre los objetos vivos y los artefactos:

Los relojes son producto de un diseño inteligente.
Los relojes y los organismos son semejantes.

Los organismos son producto de un diseño inteligente.

He dibujado una doble línea entre las premisas y la conclusión de este argumento para indicar que se supone que las premisas hacen probable o altamente plausible la conclusión; el argumento no pretende ser deductivamente válido. (La validez deductiva significa que las premisas, en caso de ser ciertas, garantizan completamente que la conclusión ha de ser cierta.)

Si el argumento del diseño es un argumento por analogía, debemos preguntar con qué fuerza las premisas apoyan la conclusión. ¿Hacen que la conclusión sea enormemente plausible, o sólo la apoyan de una forma débil? Hume dice que los argumentos

analógicos son más fuertes o más débiles en función de lo semejantes que sean los objetos. Para ilustrar este punto nos pide que comparemos los dos siguientes argumentos analógicos:

En los seres humanos, la sangre circula.
Los seres humanos y los perros son semejantes.

En los perros, la sangre circula.

En los seres humanos, la sangre circula.
Los seres humanos y las plantas son semejantes.

En las plantas, la sangre circula.

El primer argumento, según Hume, es mucho más fuerte que el segundo porque los seres humanos son mucho más semejantes a los perros que a las plantas.

Podemos representar esta teoría acerca de qué hace más fuertes o más débiles los argumentos analógicos del modo siguiente. El objeto *r* es el *referente*, es decir, el objeto acerca del cual se pretende establecer una conclusión. El objeto *a* es el *análogo*, del cual ya sabemos que posee la propiedad *P*:

El objeto *a* posee la propiedad *P*.
El objeto *a* y el objeto *r* son semejantes en grado *n*.
n ———————————
El objeto *r* posee la propiedad *P*.

En este esqueleto argumental, *n* aparece dos veces. Por una parte, mide el grado de semejanza general entre *a* y *r*; aquí $n=0$ significa que no hay propiedades en común entre los dos objetos, y $n=1$ que ambos poseen las mismas propiedades. Por otra parte, la variable *n* también mide la fuerza con que las premisas apoyan la conclusión; aquí también *n* (como el concepto mismo de probabilidad) puede tomar valores entre 0 y 1, ambos inclusive. Cuanto más semejantes sean el análogo y el referente, más fuertemente apoyan las premisas la conclusión.

Hume sostiene que esta teoría, bastante plausible, acerca de la lógica de los argumentos analógicos tiene importantes consecuencias para el argumento del diseño. Para ver con qué fuerza apoyan

las premisas la conclusión del argumento del diseño debemos preguntarnos en qué medida son semejantes realmente los relojes y los organismos. Basta una breve reflexión para ver que son muy *de*semejantes. Los relojes están hechos de vidrio y metal; no respiran, crecen, excretan, metabolizan ni se reproducen. La lista podría continuar. De hecho, es difícil pensar en dos cosas que sean más *de*semejantes que un organismo y un reloj. La consecuencia inmediata, evidentemente, es que el argumento del diseño es un argumento analógico muy débil. Es absurdo inferir que los organismos poseen una determinada propiedad por el mero hecho de que la posean los relojes.

Aunque la crítica de Hume sería devastadora si el argumento del diseño fuese un argumento por analogía, yo no veo ninguna razón por la que el argumento del diseño deba construirse de ese modo. El argumento de Paley acerca de los organismos se sostiene por sí mismo, con independencia de si los relojes y los organismos resultan ser semejantes o no. El sentido que tiene hablar de relojes es ayudar al lector a darse cuenta de que el argumento sobre los organismos es convincente.

Para poner las cosas en su lugar, consideremos una tercera aplicación del Principio de Verosimilitud. Supongamos que lanzamos una moneda mil veces y anotamos en cada tirada si sale cara o cruz. Registramos los resultados de la observación bajo el enunciado O y lo usamos para discriminar entre dos hipótesis en competencia:

O: Salieron 803 caras y 197 cruces.
H_1: La moneda está trucada hacia las caras: la probabilidad de que salga cara al lanzar la moneda es de 0,8.
H_2: La moneda es buena: la probabilidad de que salga cara al lanzar la moneda es de 0,5.

El Principio de Verosimilitud nos dice que las observaciones favorecen mucho más H_1 que H_2. Los datos apuntan hacia una de las hipótesis y se alejan de la otra. Ésta es una idea común que uno podría escuchar en una clase de estadística. Es bastante irrelevante para esta línea de razonamiento preguntarse si la moneda es similar a un organismo o a un reloj o a cualquier otra cosa. La verosimilitud se sostiene por sí misma; la analogía es irrelevante.

Paso ahora a la segunda crítica de Hume sobre el argumento del diseño, que no corre mejor suerte que la primera. Hume

afirma que una inferencia hecha a partir de un efecto observado y relativa a su supuesta causa debe estar basada en la inducción. Supongamos que observamos que Sally tiene una erupción en el brazo. Inferimos de ello que ha estado en contacto con hiedra venenosa. Hume insiste en que esta inferencia del efecto a la causa es razonable solamente si está basada en el conocimiento previo de que esas erupciones suelen ser causadas por la exposición a una hiedra venenosa.

¿Qué es lo que determina si tal argumento inductivo es más fuerte o más débil? Si hemos examinado tan sólo unos pocos casos de erupciones y hemos observado que la mayor parte de ellos están causados por la exposición a una hiedra venenosa, entonces es una inferencia bastante débil concluir que la erupción de Sally fue producida por la exposición a una hiedra venenosa. Por el contrario, si hemos examinado un gran número de erupciones y encontrado que una hiedra venenosa fue la causa de todas ellas, entonces tendríamos una base mucho más sólida para afirmar que la erupción de Sally se debe a la hiedra venenosa.

La idea de Hume corresponde a la idea moderna de que el *tamaño de la muestra* es un factor importante para determinar si una inferencia es fuerte o débil. Hume piensa que esta consideración posee implicaciones devastadoras cuando se aplica al argumento del diseño. Defiende que si queremos tener buenas razones para pensar que los organismos de *nuestro* mundo son producto de un diseño inteligente, deberíamos haber inspeccionado un montón de *otros* mundos y observado allí diseñadores inteligentes produciendo organismos. Pero ¿cuántos de esos mundos hemos observado? La respuesta es: *ni siquiera uno*. Por tanto, el argumento inductivo es todo lo débil que puede ser; el tamaño de su muestra es cero.

Una vez más, es importante ver que una inferencia de la mejor explicación no tiene que obedecer necesariamente las reglas que estipula Hume. Por ejemplo, consideremos la sugerencia de Álvarez *et al.* (1980) de que la extinción masiva que tuvo lugar al final del periodo cretácico fue causada por un gran meteorito que chocó contra la Tierra, produciendo una gigantesca nube de polvo. Si bien hay un amplio margen para dudar de la plausibilidad de tal afirmación (véase Jablonski, 1984, para una discusión), resulta bastante irrelevante el que nunca hayamos observado cho-

qués de meteoritos que hayan producido extinciones masivas «en otros mundos». La inferencia de la mejor explicación es diferente de un argumento inductivo por muestreo.

Hume hizo otras críticas al argumento del diseño, pero no les va mucho mejor que a las dos que he tratado aquí. Parte del problema es que Hume no disponía de una explicación alternativa seria de los fenómenos que discutía. No es imposible que el argumento del diseño sea refutable sin que tenga que proponerse otra cosa para ocupar su lugar. Por ejemplo, podría suceder eso si la hipótesis del diseñador inteligente fuera incoherente o contradictoria en sí misma. Pero yo no veo tal defecto en el argumento.

No me sorprende que gente inteligente haya defendido con fuerza la hipótesis del diseño cuando la única alternativa de que disponían eran los procesos físicos aleatorios. Pero Darwin alteró por completo el paisaje dialéctico de este problema. Su hipótesis de la evolución por selección natural constituye una tercera posibilidad; la selección natural no necesita de ningún diseño inteligente, ni tampoco es propiamente un «proceso físico aleatorio». Las consideraciones sobre la verosimilitud apoyan el diseño por encima de la aleatoriedad, pero todavía está por ver si la verosimilitud favorece al diseño más que a la evolución por selección natural.

2.4. Por qué la selección natural no es un proceso aleatorio

La selección natural tiene lugar cuando se produce una variación heredable en eficacia. La eficacia de un organismo es su capacidad para sobrevivir y reproducirse, que se representa en términos de probabilidades. Por ejemplo, supongamos que los organismos de una población difieren en su capacidad de sobrevivir desde el huevo hasta la edad adulta. Esto quiere decir que distintos organismos tienen distintas probabilidades de supervivencia.

Dado que la eficacia se representa en términos de probabilidades, hay un cierto margen en el que el azar desempeña un papel en la evolución por selección natural. Pero si el azar cumple un papel, ¿no significa ya que la selección natural es un proceso aleatorio? Y si la selección natural es un proceso aleatorio, ¿cómo es que puede

constituir una forma de explicación diferente de las alternativas que Paley consideró en su argumento del diseño?

Si un proceso es aleatorio, entonces diferentes posibilidades tienen las mismas (o aproximadamente las mismas) probabilidades. Una lotería sin truco supone extracciones aleatorias de una urna; todas las bolas tienen la misma oportunidad de ganar. Pero cuando las distintas posibilidades tienen probabilidades absolutamente desiguales, el proceso no es un proceso aleatorio. Si yo fumo, tomo comidas con mucha grasa y no hago ejercicio, mi probabilidad de una vida larga puede ser menor que la suya si usted no tiene esos vicios. En este caso determinar quién de nosotros vive y quién muere no se guía por el azar.

La selección natural exige probabilidades *des*iguales y, por esta razón, no es un proceso aleatorio. La aleatoriedad se hace presente en la teoría de la evolución cuando se considera la hipótesis de la neutralidad. Si los alelos presentes en un locus en una población son iguales (o aproximadamente iguales) en eficacia, entonces las frecuencias génicas cambian debido a una deriva genética aleatoria, no debido a la selección natural. La aleatoriedad es un asunto importante en la teoría de la evolución, pero no forma parte del proceso de selección natural.

Los creacionistas describen a veces la selección natural como «aleatoria» cuando la comparan con un tornado soplando sobre un campo de chatarra. El tornado reorganiza «aleatoriamente» las piezas de chatarra. Es enormemente improbable que esta actividad «aleatoria» consiga reunir las piezas para formar un automóvil que funcione. Los creacionistas piensan que esto mismo es aplicable a la selección natural: como es «aleatoria», no puede crear orden a partir del desorden.

Es posible revestir esta línea de pensamiento con la apariencia de la precisión matemática. Consideremos los billones de formas en que podrían juntarse las piezas de una chatarrería. Tan sólo una fracción diminuta de esas múltiples combinaciones daría lugar a un automóvil que funcionase. Por tanto, es seguro que un tornado no producirá ese resultado. Adviértase cómo este argumento conecta con la definición de aleatoriedad que dimos antes. Implícita en el argumento está la idea de que cada organización de las partes es tan probable como cualquier otra. Dado este supuesto, realmente se sigue la conclusión. Sin embargo, es un error

pensar que la selección natural es un proceso en el que todos los resultados posibles poseen la misma probabilidad.

El proceso de la selección natural tiene dos componentes. Primero, debe producirse variación en la población; después, una vez que esa variación tiene lugar, la selección natural puede empezar a trabajar, modificando las frecuencias de las variantes presentes. Los evolucionistas utilizan a veces la palabra «aleatorio» para describir el proceso de mutación, pero en un sentido ligeramente distinto del que yo acabo de describir. Se dice que las mutaciones son «aleatorias» en el sentido de que no surgen porque vayan a ser beneficiosas para los organismos en los que ocurren. Puede haber razones físicas —la radiación, por ejemplo— por las que un determinado mutagen tenga una probabilidad de producir una determinada mutación mayor que la de producir otras. «Mutación al azar» no significa que los diferentes mutantes sean equiprobables.

El hecho de que el proceso de mutación-selección tenga dos partes tiene una importante relación con la analogía creacionista del tornado soplando sobre la chatarrería. Lo expone de una forma muy vívida Richard Dawkins (1986) en su libro *El relojero ciego*. Imaginemos un dispositivo del tipo de una cerradura con combinación. Está integrado por una serie de discos colocados unos junto a otros. En el canto de cada disco aparecen las veintisiete letras del alfabeto. Los discos pueden girar independientemente unos de otros, de modo que puedan aparecer distintas secuencias de letras en un visor.

¿Cuántas combinaciones de letras distintas pueden aparecer en el visor? Hay 27 posibilidades en cada disco y 19 discos en total. Por tanto, hay 27^{19} secuencias posibles distintas. Una de ellas es MEPARECEESUNMAPACHE. Si los discos giran independientemente unos de otros y si cada entrada de un disco tiene la misma oportunidad de aparecer en el visor, entonces la probabilidad de que aparezca MEPARECEESUNMAPACHE después de girar todos los discos es de $1/27^{19}$, que es realmente un número muy pequeño. Si el proceso es efectivamente aleatorio, en el sentido que acabamos de describir, entonces es enormemente improbable que pudiera producir el mensaje ordenado citado, aun cuando se hicieran girar los discos repetidamente. Incluso con un *billón* de giros de todos los discos, la probabilidad de acertar con el mensaje seguiría siendo extraordinariamente pequeña.

Consideremos ahora un tipo de proceso diferente. Igual que antes, se hacen girar los discos, que no tienen trampa alguna; cada una de las 27 posibilidades tiene la misma oportunidad de aparecer en el visor de cada disco. Pero ahora imaginemos que un disco se paraliza cuando su letra en el visor corresponde a la del mensaje. El resto de los discos que no coinciden con el mensaje se vuelven a girar al azar y el proceso se repite. ¿Cuál es ahora la probabilidad de que los discos muestren el mensaje MEPARECEESUNMAPACHE después de, pongamos, cincuenta repeticiones?

La respuesta es que podemos esperar la aparición del mensaje tras un número sorprendentemente bajo de repeticiones del proceso. Evidentemente, si todos nosotros tuviéramos uno de estos dispositivos y nos pusiésemos a realizar el experimento, unos lograrían el mensaje buscado antes que otros. El caso es que cabe calcular el número medio de realizaciones del proceso necesarias para obtener MEPARECEESUNMAPACHE y dicho número no es en absoluto demasiado grande.

Aunque la analogía entre este proceso y el proceso de mutación-selección no sea perfecta en todos los puntos, sirve para ilustrar una importante característica de cómo procede la evolución por selección natural. La *variación* se genera con independencia de si «se corresponde con el objetivo» (*i.e.*, de si es ventajosa para el organismo). Pero la *retención* (selección de entre las variantes que tienen lugar) es otro asunto. Algunas variantes poseen mayor poder de permanencia que otras.

El viento que sopla sobre un campo de chatarra está bastante cerca de un proceso aleatorio. Como también lo está el giro repetido de los discos del mecanismo que hemos descrito. Pero el proceso de mutación-selección difiere crucialmente de ambos. La variación se genera al azar, pero la selección de variaciones no es aleatoria.

2.5. Dos clases de semejanza

He defendido que la hipótesis del diseño es más verosímil que la de procesos naturales aleatorios, cuando se pide a cada una de ellas que explique por qué los organismos son complejos y están

bien adaptados. La tarea que nos resta ahora es la de comparar la hipótesis del diseño con la de la evolución por selección natural. De nuevo, la herramienta de análisis que me propongo usar es el Principio de Verosimilitud.

Hay un aspecto crucial en el que han «cambiado» las observaciones que requieren explicación desde la época de Paley. Paley subrayaba la perfección adaptativa de la naturaleza. Pensaba que cada detalle de los objetos vivos está para lo mejor. Paley no estaba solo a este respecto. Aproximadamente un siglo antes, el filósofo y científico Gottfried Leibniz (1646-1716) defendía que Dios había traído a la existencia el mejor de los mundos posibles. Voltaire, en cambio, satirizaba sobre esta idea tan optimista en su comedia *Cándido* a través del personaje del doctor Pangloss, que va por el mundo dando traspiés, pero encontrando ingenuamente la perfección en cada detalle.

Darwin inicia la ruptura con esta tradición perfeccionista, y los evolucionistas modernos han seguido su camino. Rechazan la idea de que la adaptación sea perfecta y defienden, en lugar de eso, que la adaptación es suficientemente buena, aunque casi siempre sea, de hecho, imperfecta. Más específicamente, lo que predice la selección natural es que el más eficaz de los rasgos presentes en una población se irá haciendo más común. El resultado no es el mejor de todos los mundos concebibles, pero sí la mejor de las variaciones disponibles en un determinado momento.

La selección natural es un «habilidoso chapucero» (Jacob, 1977). Los organismos no están diseñados desde cero por un ingeniero de talento, sino que los organismos actuales poseen rasgos que son modificaciones de rasgos que ya se encontraban en sus antepasados. Este contraste entre la hipótesis de la evolución por selección natural y la hipótesis del diseño es de la máxima importancia. Ambas teorías hacen predicciones bastante distintas acerca del mundo de los seres vivos.

Consideremos el hecho de que los organismos de varias especies presentan con frecuencia diferencias estructurales entre partes que realizan la misma función. Las alas de las aves, murciélagos e insectos facilitan el vuelo. Pero un examen detenido de esas «alas» revela que difieren en numerosos aspectos que poco o nada tienen que ver con las exigencias del vuelo. Si las alas hubiesen sido diseñadas por un ingeniero inteligente con el fin de que adaptaran

óptimamente al organismo para el vuelo, resultaría muy difícil explicar esas diferencias. Por el contrario, se hacen comprensibles de inmediato si se acepta la hipótesis de que cada uno de esos grupos desciende de antepasados carentes de alas. El ala del ave es similar a las extremidades delanteras de sus antepasados sin alas. El ala del murciélago es también similar a las extremidades delanteras de sus antepasados sin alas. Las alas no han sido diseñadas desde cero, sino que constituyen modificaciones de estructuras presentes en los antepasados. Como la selección natural es un habilidoso chapucero, los organismos conservan características que revelan sus orígenes.

Otra línea argumental semejante se apoya en los órganos vestigiales. Los fetos humanos desarrollan hendiduras branquiales que más tarde pierden. Los embriones de ballenas y osos hormigueros echan dientes que se reabsorben en la mandíbula antes del nacimiento. Rasgos como éstos carecen por completo de utilidad para el organismo. Es un enigma descubrir por qué un diseñador inteligente habría de incluirlos en la secuencia evolutiva sólo para suprimirlos de nuevo poco tiempo después. Pero tales vestigios dejan de ser un misterio en cuanto uno advierte que tanto los seres humanos como las ballenas y los osos hormigueros tienen antepasados en los que esos rasgos se mantenían después del nacimiento y tenían una función. Las hendiduras branquiales perdieron su ventaja en algún lugar de la descendencia que llega hasta nosotros; así que fueron suprimidas del fenotipo adulto. Su presencia en el embrión no era perjudicial, así que el rasgo ha permanecido en el embrión.

Pero los rasgos vestigiales también se pueden encontrar en organismos adultos. ¿Por qué es tan semejante la columna vertebral humana a la de los grandes monos antropomorfos? La forma de esta columna es muy inadecuada para el caminar erguido, tiene más sentido en un organismo que camine a cuatro patas. Un ingeniero que pretendiera equipar a los monos y a los seres humanos con lo que necesita cada uno no habría dotado de la misma estructura a ambos (suponiendo, claro está, que el ingeniero tuviese buenas intenciones y no desease fomentar el dolor de espalda). Pero si los humanos descienden de antepasados que eran grandes monos antropomorfos, entonces la semejanza ya no sorprende en absoluto. La condición de los antepasados fue modificada para

permitir a los humanos caminar erguidos, aunque la modificación no resultara perfecta en todos los aspectos.

Gould (1980b) cuenta una historia parecida acerca del «pulgar» del panda. Los pandas son vegetarianos y su principal alimento es el bambú. El panda pela el bambú deslizando la rama entre su zarpa y un espolón de hueso (un «pulgar») que le sobresale de la muñeca. Este dispositivo para preparar el alimento es bastante poco eficaz; un ingeniero lo habría hecho mejor con facilidad. Pero el pulgar del panda es notoriamente similar a los pulgares de los osos carnívoros. ¿Por qué son tan parecidos los pulgares, si los pandas y los otros osos tienen exigencias dietéticas tan diferentes? Una vez más, la semejanza cobra sentido como vestigio de la historia, no como producto de un diseño óptimo. Los pandas descienden de osos carnívoros, así que sus pulgares son modificaciones de una condición presente en sus antepasados.

Los evolucionistas mantienen que los hechos acerca de la distribución biogeográfica constituyen un tercer tipo de observación que apoya la evolución por selección natural más que la hipótesis del diseño. Por todo el mundo hay peces ciegos que viven en cavernas sin luz. El medio físico en esas cuevas es llamativamente similar. Si Dios hubiera construido organismos para adecuarlos al medio en que habitan y les hubiera dotado de un diseño que los hiciera óptimamente adecuados a sus formas de vida, ¿por qué entonces hay tantos aspectos en los que esos peces ciegos difieren entre sí? La explicación es que los distintos peces ciegos descienden de distintas especies de peces con visión, que habitualmente vivían cerca unos de otros. Una vez más, lo que no tiene sentido desde el punto de vista de un diseño óptimo se hace comprensible rápidamente en tanto que vestigio del pasado evolutivo.

Los tipos de rasgos que acabamos de describir son bastante comunes. No es infrecuente que los biólogos se encuentren con rasgos que carecen de explicación en términos adaptativos: tal situación es, sin duda, corriente. Si éste fuera un libro de biología o un tratado amplio acerca de las pruebas a favor de la evolución y en contra del creacionismo (para lo cual, véase Futuyma, 1982, y Kitcher, 1982a) tendría que recopilar más datos del tipo del que acabo de comentar. Pero como éste es un texto de filosofía, deseo centrarme en la lógica de los argumentos más que en los detalles empíricos.

Espero que haya quedado claro cómo estos argumentos hacen uso del Principio de Verosimilitud. Se cita alguna observación (O) y se consideran a la luz de la misma la hipótesis del diseño (D) y la hipótesis de la evolución por selección natural (E). Se enuncia la afirmación de que sería muy sorprendente que la hipótesis del diseño resultase verdadera, mientras que lo sería bastante poco el que resultase correcta la hipótesis de la evolución por selección natural. La observación favorece claramente a la evolución sobre el diseño porque $P(O/E) \gg P(O/D)$.

Hasta ahora he citado ejemplos de semejanzas entre especies que constituyen pruebas de la existencia de antepasados comunes. Pero hay otras semejanzas que no tienen este estatuto. Tanto los seres humanos como los grandes monos antropomorfos son capaces de extraer energía de su medio; además, ambos son capaces de reproducirse. Pero estas semejanzas no constituyen pruebas fuertes de parentesco, puesto que es de esperar que los organismos sean capaces de hacer esas cosas aun cuando no estén relacionados genealógicamente. Ciertas semejanzas favorecen la hipótesis del antepasado común; otras no discriminan entre esa hipótesis y la hipótesis de los orígenes distintos. ¿Qué es lo que distingue un tipo de semejanzas del otro?

Al responder a los retos del creacionismo, los biólogos se encuentran muchas veces teniendo que explicar por qué la selección natural es una fuerza muy potente. Si se les pregunta cómo puede haber evolucionado por selección natural el ojo de un vertebrado, los biólogos intentan mostrar cómo una secuencia de modificaciones graduales ha podido transformar un órgano sensible a la luz en esa adaptación similar a una cámara que utilizamos para ver. Es fácil malinterpretar tales líneas de razonamiento y concluir que la selección natural se inclina a hacer justamente lo mismo que haría un ingeniero superinteligente. Si las consideraciones de la ingeniería sugieren que un dispositivo para ver debe tener una lente que enfoque la luz que recibe, entonces cabe esperar que la selección natural haya producido una lente que haga precisamente eso.

Tales afirmaciones de la potencia de la selección natural corren el riesgo de oscurecer la mejor prueba que hay de la otra mitad de la teoría bipartita de Darwin (la hipótesis del árbol de la vida). Darwin reconoce esta importante propiedad de su teoría en el siguiente pasaje, tomado del *Origen* (pág. 165 de la traducción castellana, 1963, vol. 2):

«Según la teoría que defiendo de que los caracteres tienen importancia verdadera para la clasificación solamente mientras revelen la descendencia, podemos comprender con toda claridad por qué razón carecen casi de valor para el sistemático las peculiaridades analógicas o adaptables, no obstante ser de la mayor importancia para el bien y la felicidad del individuo: porque los animales que pertenecen a dos líneas de descendencia totalmente distintas pueden adaptarse con facilidad a condiciones semejantes; pero tales semejanzas no revelan, antes bien, tienden a ocultarla, su relación de consanguinidad con sus propias líneas de linaje, de genealogía.»

Los caracteres adaptativos son buenos para el organismo, pero las semejanzas adaptativas que manifiestan los organismos son malas para el sistemático que pretenda reconstruir la genealogía de las especies implicadas. Si dos especies comparten un rasgo que tiene una base adaptativa evidente, tal semejanza será «prácticamente inválida» para defender la idea de que ambas especies tienen un antepasado común.

He formulado la hipótesis del árbol de la vida bajo la forma de un enunciado muy fuerte (*i.e.*, lógicamente ambicioso). Afirma que *todos* los organismos que existen actualmente en la Tierra están relacionados genealógicamente. Pero ¿por qué aceptar la hipótesis del árbol de la vida bajo esta forma fuerte? ¿Por qué no pensar, por ejemplo, que los animales están relacionados entre sí, y que las plantas lo están entre ellas, pero que animales y plantas no poseen antepasados comunes?

Uno de los conjuntos de pruebas que típicamente se usan para responder a esta pregunta es la (casi) universalidad del código genético. No se trata del hecho de que toda la vida en la Tierra esté basada en el ADN/ARN, sino que concierne al modo como las cadenas de ADN se usan para construir los aminoácidos, que son los bloques de construcción de las proteínas (y a partir de ellas, de desarrollos evolutivos a mayor escala). El ARN mensajero consiste en secuencias de cuatro nucleótidos (*A*denina, *C*itosina, *G*uanina y *U*racilo). Distintos tripletes de nucleótidos (codones) codifican diferentes aminoácidos. Por ejemplo, códigos *UUU* para la fenilalanina, códigos *AUA* para la isoleucina y códigos *GCU* para la alanina. Con algunas excepciones menores, todos los seres vivos usan el mismo código. Esto se interpreta como prueba de que toda la vida en la Tierra está relacionada.

Los biólogos creen que el código es *arbitrario* —no hay ninguna razón funcional por la que un determinado codón deba codificar un aminoácido y no otro (Crick, 1968). Adviértase cómo la arbitrariedad del código desempeña un papel crucial en este argumento de verosimilitud. Si el código es arbitrario, entonces el hecho de que sea universal favorece la hipótesis de que todas las formas de la vida comparten un origen común. Pero si el código no es arbitrario, entonces el argumento cambia. Si el código genético que observamos resultara ser la única posibilidad física (o la más funcional), sería de esperar que todos los seres vivos lo usaran, *aun cuando se hubieran originado por separado.*

Consideremos una analogía entre el problema de reconstruir la evolución biológica y el de reconstruir la evolución de las culturas. ¿Por qué piensan los historiadores de la Lingüística que las distintas lenguas humanas están relacionadas entre sí? ¿Por qué no pensar que cada una surgió con independencia de todas las demás? No se trata sólo de que las lenguas muestren toda una serie de semejanzas. Es verdad que hay ciertas semejanzas entre idiomas que serían esperables aun cuando éstos tuvieran orígenes distintos. Por ejemplo, el hecho de que el francés, el italiano y el castellano *tengan nombres* no constituye una prueba fuerte de que estén relacionados entre sí. Los nombres tienen una utilidad funcional evidente. Pero, sin embargo, el hecho de que estas lenguas asignen nombres similares a los números sí constituye una prueba contundente:

	Francés	*Italiano*	*Castellano*
1	un	uno	uno
2	deux	due	dos
3	trois	tre	tres
4	quatre	quattro	cuatro
5	cinq	cinque	cinco

Sin duda, resulta *posible* que cada lengua haya desarrollado independientemente nombres similares para los números. Pero es mucho más *plausible* suponer que la semejanza se debe al hecho de que todas esas lenguas tienen un antepasado común (el latín). Una vez más, la razón por la cual esta semejanza constituye una prueba tan fuerte de la existencia de un antepasado común es que

los nombres para los números estén elegidos arbitrariamente. La semejanza arbitraria, no la semejanza adaptativa, proporciona pruebas fuertes de una relación genealógica.

2.6. El problema de la equivalencia predictiva

¿Por qué pensaba Paley que la existencia de Dios es una explicación tan plausible de las características de las formas de la vida? La respuesta a esta pregunta tiene dos partes. Él pensaba que los *organismos* están perfectamente adaptados a la vida que llevan. Y también pensaba que *Dios* es un ser perfectamente benévolo, cognoscible y poderoso. Estas concepciones de *Dios* y la *vida* encajan como la mano en el guante: cámbiese una, pero no la otra, y el ajuste entre la hipótesis del diseño y las observaciones se deteriora. Eso es lo que sucede cuando la biología contemporánea corrige lo que Paley tomó como observaciones. Si las especies están *im*perfectamente adaptadas —si muchos de sus rasgos son improvisados e incluso inútiles—, entonces postular el Dios ingeniero que Paley imaginaba pierde gran parte de su plausibilidad.

En este apartado me propongo explorar una segunda clase de modificación que podría hacerse a la hipótesis del diseño de Paley y a su concepción de los datos observacionales. Supongamos que modificamos nuestra idea de cómo sería Dios si existiera. Hay muchas formas de hacerlo y ciertamente no voy a tratar de revisarlas todas. Pero hay dos modificaciones que merecen considerarse si queremos entender la lógica del problema planteado por el debate entre creacionismo y evolución.

Una posible modificación de la idea de Paley acerca de Dios sería dejar a Dios a un lado con respecto al problema del origen de las especies. Supongamos que Dios creó el universo y después se sentó y dejó que las leyes físicas actuaran por sí mismas. Esta versión del teísmo no entra en conflicto con la hipótesis de la evolución por selección natural. Evidentemente, su plausibilidad es cosa aparte. Debemos preguntarnos si hay alguna razón para pensar que ese tipo de ser realmente exista. Explorar esa cuestión nos alejaría del argumento del diseño y nos llevaría a asuntos filosóficos más generales. Lo importante aquí es que esta versión del teísmo no es una hipótesis competidora cuando lo que se está

intentando es averiguar si es plausible la teoría de la evolución por selección natural. La teoría de la evolución no compite con esta versión del teísmo más de lo que compite con la teoría de la relatividad especial; estas teorías tratan de fenómenos completamente diferentes.

El otro cambio que deseo considerar acerca de la concepción de Dios que tiene Paley parece cortar de raíz los argumentos de verosimilitud descritos en el apartado anterior. Consideremos la hipótesis de que Dios creó cada especie por separado, pero lo hizo de un modo que nos confunde, al hacernos pensar que las especies han evolucionado por selección natural. Esta hipótesis de un Dios «tramposo» presenta discrepancias con la hipótesis de la evolución por selección natural. Ambas hipótesis hacen las mismas predicciones acerca de lo que observamos en el mundo de los seres vivos. Como ambas son *predictivamente equivalentes*, no puede utilizarse argumento de verosimilitud alguno para demostrar que las observaciones favorecen a una de ellas por encima de la otra. Al cambiar nuestra concepción de Dios, del benévolo ingeniero imaginado por Paley al tramposo que acabamos de mencionar, hemos rescatado la hipótesis del diseño de la desconfirmación. ¿Significa esto que la hipótesis del diseño está viva y con buena salud, y que la hipótesis de la evolución por selección natural no está fuertemente fundamentada por los datos que conocemos?

Permítasenos esquematizar este problema con el fin de hacer explícita su lógica. Vamos a considerar la verosimilitud de dos hipótesis relativas a una observación:

O: Los organismos están *im*perfectamente adaptados a su medio.
D_p: Las especies fueron creadas por separado por un Dios superinteligente, benévolo y omnipotente.
E_v: Las especies han evolucionado a partir de antepasados comunes por el proceso de selección natural.

Las observaciones favorecen la hipótesis de la evolución (E_v) sobre la hipótesis del diseño de Paley (D_p); $P(O/E_v) \gg P(O/D_p)$. Pero ahora consideremos una nueva versión de la hipótesis del diseño:

D_t: Las especies fueron creadas por separado por un Dios que las hizo parecidas a como serían si hubieran evolucionado a partir de antepasados comunes por el proceso de selección natural.

Esta hipótesis del tramposo es una carta marcada. D_t y E_v son predictivamente equivalentes; cualquier cosa que la evolución por selección natural prediga acerca de la imperfección de los organismos lo predice también la hipótesis del Dios tramposo. Por tanto, estas hipótesis tienen *igual* verosimilitud; $P(O/E_v) = P(O/D_t)$. La cuestión que debemos considerar es si este hecho ha de debilitar nuestra confianza en que la hipótesis de la evolución sea verdadera.

Cuando explicaba el Principio de Verosimilitud en el Apartado 2.2, subrayaba que una hipótesis con alta verosimilitud podía ser, de todas formas, bastante implausible. Por ejemplo, la hipótesis de que haya duendes jugando a los bolos en el desván tiene una verosimilitud muy alta, en relación con el alboroto que oímos, pero eso no significa que el alboroto nos diga que la hipótesis de los duendes sea probablemente correcta. En este caso, disponemos de razones antecedentes para considerar la existencia de duendes como algo muy implausible. Debido a esto, los ruidos del desván no nos convencen, ni deberían convencernos, de que arriba haya realmente duendes jugando a los bolos.

¿Podemos ofrecer un argumento similar en contra de la hipótesis del tramposo, D_t? Aunque esta hipótesis tenga la misma verosimilitud que la de evolución por selección natural, ¿hay otras razones por las cuales debamos descartarla como implausible? D_t encierra una concepción bastante inusual de cómo sería Dios si existiera. ¿Podemos defender que es bastante implausible que Dios, en caso de existir, fuera un tramposo? Tal vez debamos ir tan lejos como para insistir en que Dios es *por definición* perfectamente benévolo, cognoscible y poderoso.

A mi modo de ver, esta sugerencia no resulta demasiado persuasiva. Cierto que no es corriente considerar a Dios como un tramposo, pero ello no es razón para pensar que no lo sea. Es más, yo no creo que la definición del concepto de Dios pueda usarse para dejar zanjada esta cuestión. Las distintas religiones conciben a Dios de diferentes modos, y denota estrechez de miras el suponer

que Dios tenga que ser precisamente como lo entiende una de las tradiciones religiosas. No veo, por tanto, contradicción en la idea de Dios como tramposo.

Una segunda crítica que podría hacerse de la hipótesis D_t es que es imposible de poner a prueba. Lo que sugiero es que el problema con D_t no es que los datos la hagan implausible, sino que no hay modo de averiguar si es plausible. Examinaremos esta sugerencia con más detalle en el siguiente apartado. Por ahora, la cuestión es que existe una cierta simetría entre la hipótesis de la evolución y la hipótesis del tramposo. Si se afirma que la hipótesis del tramposo no es comprobable, ¿no estaría también en el mismo caso la hipótesis de la evolución? Después de todo, ambas teorías hacen las mismas predicciones.

El problema al que nos enfrentamos deriva del hecho de que el Principio de Verosimilitud es un principio comparativo. Sometemos a prueba una hipótesis al ponerla a prueba *contra una o más hipótesis competidoras*. Las observaciones favorecen E_v sobre D_p, pero no favorecen E_v sobre D_t. En lo tocante a la verosimilitud, la hipótesis de la evolución y la del tramposo corren la misma suerte.

Aunque la verosimilitud no discrimina entre estas dos hipótesis, mi sugerencia es que no hay razón para dudar de la verdad de la teoría de la evolución. La equivalencia predictiva de E_v y D_t no demuestra ningún defecto especial en E_v. Tomemos alguna de las creencias perfectamente plausibles que usted tenga acerca del mundo. Pues bien, puede construirse una alternativa tramposa para esa creencia plausible, tal que ambas sean predictivamente equivalentes.

Consideremos, por ejemplo, la creencia que usted tiene ahora mismo de que se encuentra frente a una página impresa. ¿Por qué piensa usted que eso es cierto? La prueba de que dispone para esa creencia proviene de experiencias visuales y (quizás) táctiles que está teniendo ahora mismo. Esa prueba favorece claramente la hipótesis de que hay una página impresa frente a usted, en comparación con la hipótesis de que aquí hay un bate de béisbol, pongamos por caso. Es decir, $P(O/Página) \gg P(O/BB)$, donde

O: Sus experiencias sensoriales actuales.
Página: Hay una página impresa frente a usted.
BB: Hay un bate de béisbol frente a usted.

Es de sentido común pensar que las experiencias que usted está teniendo ahora mismo le proporcionan una razón fuerte para pensar que *Página* es cierta, pero muy poco fundamento para pensar que *BB* lo sea. El Principio de Verosimilitud describe por qué tiene sentido esto.

Pero permítasenos ahora introducir una carta marcada (inspirada en el demonio maligno de las *Meditaciones* de Descartes). Se trata de la hipótesis del tramposo:

> *Truco*: No hay ninguna página impresa frente a usted, pero un Dios tramposo está haciendo que usted tenga precisamente las mismas experiencias que tendría si hubiera una página impresa frente a usted.

Aunque la verosimilitud favorece a *Página* sobre *BB*, no favorece a *Página* sobre *Truco*. La razón es que *Página* y *Truco* son predictivamente equivalentes.

¿Cómo interpreta usted el hecho de que *Página* no sea más verosímil que *Truco*? Tal vez piense usted que podría reunir algunas consideraciones para explicar por qué *Página* es más plausible que *Truco* aun cuando ambas hipótesis sean predictivamente equivalentes. O tal vez sea usted escéptico en cuanto a la posibilidad de hacerlo. No pretendo plantear cuál de estas dos actitudes es defendible. Para mí, la cuestión es señalar una semejanza estructural entre las tres explicaciones de sus impresiones visuales actuales y las tres explicaciones que discutíamos antes sobre la imperfección adaptativa de los organismos.

Incluso las creencias que usted considera como *obviamente* verdaderas (como la de que hay una página impresa frente a usted en este momento) pueden confrontarse con el problema de la equivalencia predictiva. *Página* es algo que usted puede considerar claramente correcto, pero es difícil ver cómo discriminar entre ella y *Truco*. El hecho de que la hipótesis de la evolución por selección natural se enfrente al mismo problema no demuestra, por tanto, que haya algo especialmente débil o dudoso en ella.

He considerado dos posibles versiones que podría adoptar la hipótesis del diseño. Ambas afirman que las especies fueron creadas separadamente por Dios; y difieren en la idea de cómo sería Dios si existiera. El Dios de Paley es un ser perfeccionista; el Dios tramposo oculta su obra. Hay, por supuesto, más de dos concep-

ciones posibles de cómo podría ser el Dios diseñador de organismos. Eso significa que hay muchas más versiones de la hipótesis del diseño que las dos que yo he considerado aquí.

La versión de Paley de la hipótesis del diseño se ve minada por lo que observamos en la naturaleza. No puede decirse lo mismo con respecto a la versión tramposa de la hipótesis del diseño. He defendido que si usted cree que tiene frente a sí una página impresa y rechaza la explicación tramposa de las experiencias visuales que está teniendo en este momento, tampoco debería tomarse en serio la versión tramposa de la hipótesis del diseño. Sigue existiendo, no obstante, la posibilidad de que haya alguna otra versión de la hipótesis del diseño que difiera de la hipótesis de la evolución y, al mismo tiempo, constituya una explicación más verosímil de lo que observamos. Por lo que yo sé, nadie ha elaborado una versión de tales características de la hipótesis del diseño, pero eso no quiere decir que nadie vaya a hacerlo.

2.7. ¿Es acientífica la hipótesis del diseño?

Al discutir la versión de Paley del argumento del diseño, he insistido en que puede ser sometida a comprobación como cualquier hipótesis científica, y en que, cuando eso se lleva a cabo, la hipótesis resulta deficiente. Al argumentar de este modo estoy siguiendo el camino trazado por muchos biólogos, que han puesto especial cuidado en indicar cómo la hipótesis de la evolución por selección natural hace predicciones que difieren drásticamente de las que se derivan de la hipótesis del diseño (*i.e.*, de la versión de la hipótesis del diseño que ellos consideran).

Al mismo tiempo, y a menudo en el mismo libro, algunos biólogos y filósofos han adoptado una forma de ataque bastante diferente, al defender que el creacionismo no es una hipótesis científica porque es imposible de comprobar. Debe quedar claro que esta línea de crítica no es compatible con los argumentos de verosimilitud que yo he revisado. Si el creacionismo no puede ser probado, entonces ¿qué está uno haciendo cuando subraya la imperfección de la naturaleza? Seguramente no es posible poner a prueba una hipótesis y descubrir que resulta deficiente, cuando en realidad es incontrastable.

La acusación de no-contrastabilidad se elabora muchas veces apelando a las posiciones de Karl Popper (1959, 1963), quien defendía que la falsabilidad constituye la piedra de toque de un enunciado científico. En este apartado voy a discutir las ideas de Popper. Mi objetivo es presentar críticas a su posición, así como alcanzar una cierta valoración más amplia de los méritos de la contrastabilidad como criterio apropiado para el discurso científico.

Como punto preliminar, recordemos una distinción que se discutió al comienzo de este capítulo. Cuando vamos a considerar si algo es científico, debemos tener muy claro si estamos hablando de *gente* o de *proposiciones*. Si alguien se comporta dogmáticamente, negándose a atender a las pruebas pertinentes, esa persona está adoptando una actitud acientífica. Pero de ahí no se sigue que la proposición que la persona cree sea acientífica. Los que defienden que la Tierra es plana pueden adoptar una actitud bastante acientífica con respecto a la proposición *La Tierra es plana*, pero de ahí no se desprende que la proposición sea acientífica —*i.e.*, que no pueda ser sometida a comprobación.

La relevancia de este punto para la controversia en torno al creacionismo es bastante obvia. Los creacionistas distorsionan a menudo los hallazgos científicos. Sacan a relucir una y otra vez los mismos argumentos gastados, aun cuando éstos hayan sido ya refutados en repetidas ocasiones. Y lo hacen sin reconocer que esos argumentos se han rebatido sobre bases científicas. Me parece que no caben muchas dudas acerca de que la mayor parte de los creacionistas se han comportado de un modo manifiestamente acientífico. No obstante, de ello no se sigue que las *teorías* creacionistas sean acientíficas. Si es que lo son, debemos encontrar algún otro argumento que así lo demuestre.

La idea básica de Popper es que las ideas científicas son *falsables*; éstas *se juegan el cuello*, mientras que las ideas acientíficas, no. Diciéndolo menos metafóricamente, las proposiciones científicas hacen predicciones que pueden comprobarse mediante observaciones. Hacen afirmaciones sobre el mundo, las cuales, al menos en principio, son capaces de entrar en conflicto con lo que observamos. Las ideas acientíficas, por el contrario, son compatibles con todas las posibles observaciones. No importa lo que observemos, siempre podemos mantener nuestra creencia en una proposición acientífica.

No confundamos falsabilidad con falsedad real. Muchas proposiciones verdaderas son falsables. De hecho, una proposición científica debe correr el riesgo de la refutación. Pero si realmente resulta refutada, ya no podemos conservarla en el conjunto de nuestras creencias. De acuerdo con Popper, nuestras creencias deben ser *falsables*, no *falsas*.

Popper piensa que las proposiciones que expresan convicciones religiosas acerca de Dios son infalsables. Si uno piensa que Dios creó el mundo viviente, puede aferrarse a esa creencia con independencia de lo que observe. Si uno empieza a pensar en Dios como lo hace Paley, la observación de que las adaptaciones son imperfectas puede llevarle a cambiar de idea. Pero, en lugar de abandonar la opinión de que Dios creó el mundo, puede modificar la idea de lo que Dios quería hacer. De hecho, con independencia de lo que uno observe en la naturaleza, puede formularse una u otra versión del teísmo que sea compatible con las observaciones. El teísmo es, por consiguiente, infalsable.

Popper piensa también que la teoría psicoanalítica de Freud es infalsable. Independientemente de lo que diga el paciente, el psicoanalista puede interpretar el comportamiento de aquél de un modo que sea compatible con las ideas psicoanalíticas. Si el paciente admite que odia a su padre, eso confirma la idea freudiana del complejo de Edipo; si lo niega, eso demuestra que está reprimiendo sus fantasías edípicas porque son demasiado amenazadoras.

Popper tiene la misma pobre opinión del marxismo. Suceda lo que suceda en las sociedades capitalistas, el marxista siempre puede interpretar los acontecimientos de tal modo que sean compatibles con la teoría marxista. Si una sociedad capitalista se ve acosada por la crisis fiscal, eso demuestra que el capitalismo se está derrumbando bajo el peso de sus propias contradicciones internas. Pero si la sociedad no experimenta sacudidas, debe de ser que la clase trabajadora todavía está por movilizar, o que la tasa de beneficios aún no ha caído lo suficiente.

De hecho, en algún momento, Popper también pensó que la teoría de la evolución no era una teoría genuinamente científica, sino un «programa de investigación metafísico» (Popper, 1974). Una vez más, la idea es que el evolucionista convencido puede interpretar las observaciones de modo que sean consistentes con la

teoría de la evolución, sean las que sean dichas observaciones. Popper cambió de idea al respecto posteriormente.

Adviértase que en los cuatro párrafos anteriores he ilustrado las ideas de Popper hablando de *la gente*. He dicho que el teísta convencido, el psicoanalista convencido, el marxista convencido y el evolucionista convencido pueden interpretar lo que observan de tal suerte que les sea posible seguir aferrándose a su teoría favorita. En este momento ya debe haber quedado claro que esto, *per se*, no demuestra nada acerca de las *proposiciones* que figuran en las teorías. Las personas suficientemente dogmáticas pueden aferrarse a la proposición que sea, pero ello no nos dice si la proposición en cuestión es contrastable. Debemos ahora dejar atrás esta formulación informal de la idea de Popper, y pasar a examinar cuál es su criterio para que una proposición sea falsable.

El criterio de falsabilidad de Popper requiere que podamos seleccionar una clase especial de enunciados y denominarlos *enunciados de observación*. Se dice entonces que una proposición es falsable precisamente cuando está relacionada de un modo especial con los enunciados de observación:

> La proposición *P* es falsable si, y sólo si, *P* implica deductivamente al menos un enunciado de observación, *O*.

Las proposiciones falsables hacen predicciones acerca de lo que puede ser comprobado observacionalmente; esta idea se hace más precisa por la idea de que hay una relación de implicación deductiva entre la proposición *P* y algún informe observacional *O*.

Un problema de la propuesta de Popper es que exige que la distinción entre enunciados de observación y otros enunciados sea precisa. ¿Cómo puede conseguirse esto? Si un enunciado de observación fuera algo que una persona pudiera comprobar sin saber nada acerca del mundo, entonces probablemente no habría enunciados de observación. Para comprobar el enunciado «El pollo está muerto», uno debe saber qué es un pollo y qué es la muerte. Este problema se expresa a veces diciendo que *la observación está cargada de teoría*. Cualquier afirmación que haga la gente acerca de lo que observa dependerá para su justificación de la posesión de información previa.

Popper aborda este problema diciendo que lo que uno considere como un enunciado de observación es una cuestión de con-

vención. Pero esta solución difícilmente nos va a ayudar a decidir, ante un caso problemático, si un enunciado es falsable. Si uno adopta la convención de que «Dios es el creador del universo» es un enunciado de observación, entonces el teísmo se convierte en una posición falsable. Para que el criterio de Popper tenga algún mordiente, debe haber una forma *no* arbitraria de distinguir los enunciados de observación del resto. Hasta la fecha, nadie ha conseguido hacer tal cosa de un modo satisfactorio.

Los problemas con el criterio de falsabilidad de Popper son más profundos. En primer lugar, está el llamado *problema del enganche*. Supongamos que una proposición *C* es falsable. De ello se sigue inmediatamente que la conjunción de *C* con cualquier otra proposición *N* es también falsable. Es decir, si *C* hace predicciones que pueden ser comprobadas mediante observación, también será así para la conjunción *C&N*. Esto constituye una dificultad para la propuesta de Popper, puesto que, con dicha propuesta, él pretendía separar las proposiciones no científicas *N* de las proposiciones propiamente científicas *C*. Presumiblemente, si *N* no es científicamente respetable, tampoco lo será *C&N*. El criterio de falsabilidad no cumple este plausible requerimiento.

Otro problema de la propuesta de Popper es que presenta unas peculiares implicaciones acerca de la relación entre una proposición y su negación. Consideremos un enunciado de la forma «Todos los *A* son *B*». Popper considera falsable este enunciado porque podría ser falsado mediante la observación de un solo *A* que no fuese *B*. Pero ahora consideremos la negación de la generalización, o sea, el enunciado que dice «Existe un objeto que es al mismo tiempo *A* y no-*B*». Este enunciado no es falsable; ningún objeto o conjunto finito de objetos observados puede falsar esta pretensión de existencia. Así pues, la generalización es falsable, pero su negación no lo es. Pero esto es muy extraño: presumiblemente, cuando un enunciado es «científico», también lo será su negación. Esto sugiere que la falsabilidad no es un buen criterio de lo que es científico.

Otro problema más de la propuesta de Popper es que la mayoría de los enunciados teóricos de una ciencia no hacen, por sí mismos, predicciones acerca de lo que puede comprobarse observacionalmente. Las teorías sólo hacen predicciones contrastables cuando se conjugan con supuestos auxiliares. Típicamente, *T* no

implica deductivamente *O*, sino que es *T&A* lo que implica deductivamente *O* (siendo *T* una teoría, *O* un enunciado de observación y *A* un conjunto de supuestos auxiliares). A esta idea se la denomina en ocasiones *Tesis de Duhem*, por Pierre Duhem (1861-1916), físico, historiador y filósofo de la ciencia, quien advirtió esta pauta omnipresente en las teorías físicas.

He aquí un ejemplo que ilustra la tesis de Duhem. Consideremos la hipótesis antes mencionada de que la extinción cretácica fue causada por un meteoro que colisionó con la Tierra. Álvarez *et al.* (1980) defienden que la presencia del metal iridio en varios depósitos geológicos constituye una prueba consistente a favor de esta hipótesis. La cuestión es que la hipótesis del meteoro, por sí misma, no dice nada de dónde debería encontrarse iridio. El argumento requiere algunos supuestos más, como, por ejemplo, que las concentraciones de iridio son más altas en los meteoros que en la Tierra, y que los depósitos del impacto de un meteoro deberán encontrarse en determinados estratos geológicos. Por tanto, la hipótesis del meteoro predice lo que observamos sólo cuando la complementamos con supuestos adicionales.

El último problema de la propuesta de Popper es que implica que los enunciados de probabilidad en la ciencia son infalsables. Consideremos el enunciado de que una moneda es normal, esto es, que la probabilidad de que salga «cara» al lanzarla es de 0,5. ¿Qué puede deducirse a partir de este enunciado acerca del comportamiento observable de la moneda? ¿Puede uno deducir que saldrá «cara» exactamente cinco veces y «cruz» otras cinco, si efectuamos diez lanzamientos de la moneda? No. La hipótesis de que la moneda es normal es lógicamente compatible con todos los resultados posibles: es posible que salga «cara» las diez veces, que salga «cara» nueve veces y «cruz» una, etc. Los enunciados de probabilidad no son falsables, en el sentido de Popper.

Esto no significa que los enunciados de probabilidad no sean contrastables, en algún sentido razonable de esa palabra. Ya hemos discutido el Principio de Verosimilitud, que desempeña un papel crucial a la hora de evaluar cómo afectan las observaciones a las hipótesis alternativas. De hecho, algo parecido al Principio de Verosimilitud es lo que Popper mismo adoptó cuando reconoció que los enunciados de probabilidad no son falsables. Esta objeción al criterio de falsabilidad la anticipó el propio Popper.

CUADRO 2.1. *La asimetría de Popper*

Popper (1959, 1963) mantenía que hay una asimetría entre falsación y verificación. Sostenía que es posible demostrar que una teoría es falsa, pero imposible demostrar que es verdadera. Sea *T* una teoría y *O* un enunciado de observación deducible de *T*. Si la observación predicha resulta ser falsa, podemos deducir que la teoría es falsa; pero si el enunciado de observación predicho resulta ser verdadero, no podemos deducir válidamente que la teoría también lo sea. Popper defendía que hay una asimetría entre falsación y verificación porque uno de los siguientes argumentos, pero no el otro, es deductivamente válido:

Falsación	*Verificación*
Si *T*, entonces *O*	Si *T*, entonces *O*
no-*O*	*O*
no-*T*	*T*
deductivamente válido	deductivamente inválido

Popper se sirvió de la diferencia entre estos dos argumentos para apoyar un tipo de *escepticismo*. Él sostenía que es imposible saber si una teoría es verdadera; la ciencia sólo puede decirnos que una teoría es falsa (o que aún está por refutar).

Si representamos el papel que cumplen los supuestos auxiliares (*A*) en la comprobación (tesis de Duhem), la simetría puede restablecerse:

Falsación	*Verificación*
Si *T*&*A*, entonces *O*	Si *T*&*A*, entonces *O*
no-*O*	*O*
no-*T*	*T*
deductivamente inválido	deductivamente inválido

Si la predicción resulta ser falsa, sólo podemos deducir que hay algo equivocado en la conjunción *T*&*A*; queda por determinar si el culpable es *T* o es *A* (o ambos).

Puede restablecerse un vestigio de la asimetría de Popper si incluimos la premisa de que los supuestos auxiliares (*A*) son verdaderos:

Falsación	*Verificación*
Si *T*&*A*, entonces *O*	Si *T*&*A*, entonces *O*
A	*A*
no-*O*	*O*
no-*T*	*T*
deductivamente válido	deductivamente inválido

Aunque parece que ahora tenemos una diferencia entre verificación y falsación, es importante advertir que el argumento que falsa *T* exige que estemos en condiciones de afirmar que los supuestos auxiliares *A* son verdaderos. Los supuestos auxiliares a menudo son muy teóricos; si no podemos *verificar A*, tampoco podremos *falsar T* usando el argumento deductivamente válido que acabamos de describir.

En el último par de argumentos, uno es deductivamente válido y el otro no. Pero eso no dice nada en apoyo de la tesis de la asimetría de Popper. De hecho, deberíamos sacar justamente la conclusión contraria: el argumento de la izquierda sugiere que *si no podemos verificar enunciados teóricos, entonces tampoco podemos falsarlos.*

Un problema de la tesis de la asimetría de Popper es que iguala *lo que puede conocerse con lo que puede deducirse válidamente a partir de enunciados de observación.* Pero muchas veces la ciencia hace uso de argumentos no deductivos, en los que la conclusión se dice que está hecha plausible o que está bien apoyada por las premisas. En tales argumentos, las premisas no garantizan en absoluto que la conclusión sea verdadera. Tal vez si rechazamos el deductivismo popperiano podamos defender una explicación de la inferencia científica en la cual las teorías puedan ser confirmadas y desconfirmadas. Esto establecería una tesis de simetría bastante ajena a la perspectiva de Popper.

¿Dónde deja esto la cuestión de si es contrastable el creacionismo? Si el criterio de Popper no es un criterio plausible para evaluar a la propia ciencia, tampoco debe usarse para evaluar el creacionismo. Puede que «Dios existe» no implique deductivamente, por sí mismo, ningún enunciado de observación. Pero eso mismo es cierto respecto a muchas teorías científicas. Más aún, una vez que «Dios existe» se conjuga con supuestos auxiliares, puede resultar que la conjunción se resuelva en predicciones comprobables por observación. Y a medida que variamos los supuestos auxiliares, la hipótesis teísta hace predicciones diferentes acerca de las observaciones.

Podemos esquematizar este punto de la manera siguiente. Consideremos estos tres enunciados:

D: Dios creó por separado todos los seres vivos.
A_p: Si Dios hubiera creado por separado todos los seres vivos, los habría hecho perfectamente adaptados a su medio.

A_t: Si Dios hubiera creado por separado todos los seres vivos, los habría hecho como si fueran producto de la evolución por selección natural.

D, por sí mismo, no implica ningún enunciado de observación. Pero la conjunción $D \& A_p$ posee numerosas implicaciones observacionales; y lo mismo es cierto de $D \& A_t$. Por esta razón, pudimos afirmar que la teoría de Paley, $D \& A_p$, resulta poco apoyada por los datos, pero que la conjunción $D \& A_t$ está en consonancia con la teoría de la evolución, con respecto a lo que predice acerca de la adaptabilidad de los organismos.

El concepto de falsabilidad de Popper no resulta de gran ayuda aquí; así que dejémoslo a un lado. ¿Hay alguna explicación plausible de la contrastabilidad científica que podamos usar para evaluar si el creacionismo es contrastable?

Permítasenos tomar en serio la idea de que los enunciados teóricos sólo pueden ponerse en contacto con los fenómenos observables a través de la mediación de supuestos auxiliares. La pregunta que surge a continuación es cómo han de elegirse esos supuestos. Un objetivo científico adecuado sería que tales supuestos auxiliares debieran estar sometidos a comprobación independiente.

Consideremos, por ejemplo, un problema al que podría enfrentarse Sherlock Holmes. Holmes llega a la escena del crimen y observa varias pistas. Allí está la víctima del asesinato, muerta por una bala. En los alrededores se hallan varias huellas de pisadas y ceniza de cigarro puro. Holmes trata de averiguar quién es el asesino. Una posibilidad es que el culpable sea Moriarty. ¿Cómo podría Holmes determinar si esta hipótesis resulta apoyada por las pruebas de que se dispone?

Obviamente, no puede observar directamente el crimen, puesto que éste ya pasó. Lo que puede hacer es someter a prueba la hipótesis M viendo lo que M predice acerca de las pistas que ha observado:

M: Moriarty es el asesino.
O: La víctima falleció a causa de una bala, y había grandes huellas de pisadas y ceniza de un puro «El Supremo» en la escena del crimen.

CUADRO 2.2. *La virtud de la vulnerabilidad*

El criterio de falsabilidad de Popper tenía como objetivo precisar la idea de que las hipótesis científicas debían ser vulnerables a la comprobación observacional. El criterio de falsabilidad, como hemos visto, resulta insatisfactorio. Pero esto deja abiertas las cuestiones de si una hipótesis científica debe ser vulnerable a las observaciones, y de cómo ha de caracterizarse esta idea de la «vulnerabilidad».

En vista de ello, la vulnerabilidad aparece como un defecto, no como una virtud. ¿Por qué es deseable que la hipótesis en que creemos sea refutable? ¿No sería más segura la ciencia si fuera *in*vulnerable a la desconfirmación empírica?

El Principio de Verosimilitud ayuda a responder a estas preguntas. Una consecuencia de este principio es que *si O favorece H_1 sobre H_2, entonces no-O favorecerá H_2 sobre H_1*. Esto es porque si $P(O/H_1) > P(O/H_2)$, entonces $P(\text{no-}O/H_1) < P(\text{no-}O/H_2)$.

Queremos que nuestras creencias estén sustentadas por datos observacionales. Para que esto sea posible, deben ser vulnerables; deben ser posibles observaciones contrarias a ellas. Esta exigencia no es un vestigio del denostado criterio de falsabilidad, sino que surge del propio Principio de Verosimilitud.

Adviértase que M, por sí misma, no hace predicciones acerca de si O ha de ser verdadera. Lo que se necesita es más información. Considérense dos conjuntos posibles de supuestos auxiliares:

A_1: Las armas preferidas de Moriarty son las armas de fuego, sus pies son grandes y fuma puros «El Supremo».
A_2: Las armas que Moriarty prefiere son las armas blancas, sus pies son pequeños y no fuma.

Nótese que la conjunción $M\&A_1$ predice que O será verdadera, mientras que la conjunción $M\&A_2$ predice que no lo será. Distintos supuestos auxiliares hacen que la hipótesis M haga predicciones diferentes en torno a las observaciones.

El siguiente paso de Holmes será averiguar si es verdadero A_1 o A_2. No debe aceptarlo sobre la base de la fe, sino que ha de buscar más pruebas que ayuden a dirimir la cuestión. Supongamos que, por alguna razón, Holmes no puede saber qué conjunto de supuestos auxiliares es cierto. En tal caso, su investigación sobre Moriarty quedará interrumpida.

A mi juicio, el creacionismo se enfrenta a un problema similar. La hipótesis de que Dios creó por separado las criaturas vivas es sometible a comprobación sólo cuando se conjuga con supuestos auxiliares. Pero ¿cómo saber en qué supuestos auxiliares creer? Paley veía a Dios de una manera; otros creacionistas pueden preferir una idea de Dios diferente. Las distintas religiones conciben a Dios de distintos modos. Y también hay concepciones de Dios (como la del Dios tramposo a la que aludíamos antes) que seguramente no forman parte de ninguna de las religiones mayoritarias. ¿Cómo elegir? El hecho de que algunas de estas concepciones de Dios sean familiares y otras decididamente extrañas no es una buena base para la elección. Lo que uno desea son pruebas de que una de ellas es *verdadera* y el resto, *falsas*. Sin prueba alguna de esta clase, el proyecto de someter a comprobación la hipótesis de que Dios creó por separado las especies que pueblan el mundo queda interrumpido.

No estoy afirmando que nadie vaya a ser nunca capaz de formular un argumento que demuestre qué hipótesis sobre Dios es correcta. No afirmo ser omnisciente. Pero, hasta la fecha, no me parece que esta cuestión se haya resuelto satisfactoriamente. Tal vez un día el creacionismo se formule de tal modo que los supuestos auxiliares que adopte tengan pruebas independientes que los sustenten. Lo que sí afirmo es que ningún creacionista ha conseguido hacerlo, por ahora.

Permítaseme resumir cómo mi valoración difiere del análisis apuntado por Popper. Una crítica popperiana del creacionismo diría que la teoría no hace predicciones. Yo no creo que esta crítica sea correcta, puesto que hay numerosas versiones del creacionismo —la hipótesis de Paley y la del Dios tramposo, por mencionar sólo dos de ellas— que hacen precisamente eso. Mi objeción es más bien que no hay pruebas que nos permitan elegir entre varias hipótesis auxiliares candidatas.

Otra diferencia entre mi posición y la de Popper es que la suya es mucho más ambiciosa. Él pensaba que las propiedades lógicas de un enunciado establecen, de una vez por todas, si es sometible a comprobación. Mi conclusión es más provisional. Hasta ahora, no se ha construido ningún argumento que permita saber qué supuestos auxiliares deben adoptarse. Puede que esto cambie, pero hasta que tal cosa ocurra, el creacionismo no es comprobable.

El creacionismo, según he subrayado, es una doctrina flexible. Puede desarrollarse de muchas maneras diferentes. Ahora mismo, el grupo que más ruido está haciendo son los creacionistas de la Tierra joven, que defienden posiciones sobre la geología que entran en conflicto con buena parte de la física. Pero también hay creacionistas que admiten que la Tierra es bastante antigua y que la evolución por selección natural ha sido muy importante en la historia de la vida; no obstante, mantienen que Dios ha intervenido ocasionalmente en momentos cruciales de la historia de la vida. Y, por supuesto, hay muchas otras formas posibles que el creacionismo podría adoptar, aparte de las que cuentan, de hecho, con seguidores aquí y allá.

A este respecto, el creacionismo es como otros *ismos*. El marxismo y el freudismo, por mencionar dos de los ejemplos que Popper elige para su crítica, pueden desarrollarse de varias maneras. Algunas de sus formulaciones concretas han entrado en conflicto con lo que observamos; otras, no. Cuando una formulación determinada resulta refutada por las pruebas, puede construirse otra en su lugar.

Este fenómeno no es ajeno a la ciencia, sino que forma parte del proyecto que la ciencia en marcha persigue. Mencioné al principio de este capítulo que la frenología fue un programa de investigación eventualmente abandonado. En el Capítulo 5 nos ocuparemos del adaptacionismo, que es un programa de investigación influyente y al mismo tiempo controvertido en el seno de la teoría evolucionista actual. Su programa hace hincapié en la importancia de la selección natural para explicar los rasgos fenotípicos que observamos. Ciertas explicaciones adaptacionistas de rasgos concretos en poblaciones específicas pueden resultar equivocadas, pero eso no va a impedir que los adaptacionistas sigan intentando dar con nuevas explicaciones, también adaptacionistas, de dichos rasgos. Ni tiene por qué. El adaptacionismo es una idea que sólo puede evaluarse a largo plazo, después de que se hayan propuesto y sometido a prueba numerosas explicaciones específicas.

Tras haber señalado semejanzas entre el creacionismo y los *ismos* que inspiran la investigación científica, deseo hacer notar una diferencia: sería una distorsión opinar del creacionismo que es un programa de investigación, porque en realidad los creacionistas no

investigan en absoluto. Lo que hacen principalmente es inventar argumentos tramposos dirigidos a convencer a los ingenuos y desconcertar a los incautos. Estoy hablando ahora de personas, no de proposiciones. La *teoría* de la creación puede considerarse como una idea que puede evaluarse a largo plazo comprobando si es capaz de resolver problemas que no puedan abordar otros programas de investigación rivales. La teoría puede adoptar muchas versiones; sólo si exploramos un buen número de ellas podremos llegar a una buena valoración de la plausibilidad de la teoría. Un único conjunto de observaciones puede impugnar una versión del creacionismo, pero, para dar a la idea una verdadera compensación por sus esfuerzos, se deben explorar otras versiones.

Si entendemos el creacionismo como una doctrina flexible que puede formularse de diversas formas, ¿cómo vamos a evaluarlo? Los logros a largo plazo del «creacionismo científico» han sido pobres. La frenología quedó eventualmente abandonada; aunque inicialmente parecía prometedora, a la larga no consiguió progresar. El creacionismo no ha corrido mejor suerte; de hecho, mucho peor. Estuvo en su apogeo con Paley, pero desde entonces la idea se ha desplazado hasta los límites del pensamiento serio, y más allá. Tal vez ya ha pasado el tiempo suficiente como para que nos decidamos a arrojarla al basurero de la historia.

2.8. La incompletitud de la ciencia

Los creacionistas tienen a su disposición unos cuantos argumentos que siguen sacando a relucir, pese al hecho de que los científicos han respondido a ellos de forma competente en repetidas ocasiones. Muchos de ellos tienen un interés filosófico muy escaso; se apoyan en una mala comprensión de las ideas científicas, que no sería difícil de corregir. Por ejemplo, los creacionistas se quejan de las técnicas que se utilizan para datar los fósiles y los estratos geológicos en los que se encuentran. También mantienen que la Segunda Ley de la Termodinámica demuestra que los procesos naturales no pueden generar orden a partir del desorden. El lector interesado puede consultar Futuyma (1982) y Kitcher (1982a), en los que encontrará explicaciones de dónde se equivocan los creacionistas.

Pero hay otra clase de argumentos que presentan una peculiar fisonomía filosófica y que son los que confieren al creacionismo su permanente atractivo. Este argumento comienza con el hecho de que hay muchos aspectos de la vida que la biología evolucionista no puede explicar. El origen de la vida, por ejemplo, sigue siendo un área activa de investigación científica. Antes mencioné la evolución del sexo como un importante problema sin resolver. También señalé que la comprensión biológica del desarrollo —de cómo un huevo fertilizado se desarrolla hasta convertirse en un organismo diferenciado— dista mucho de ser completa. La ciencia se ve bombardeada por la ignorancia. ¿No supone esto una oportunidad para aprovechar las explicaciones creacionistas?

Los científicos no creen que tengan ya todas las respuestas. Por eso continúan investigando. Por su parte, los creacionistas disponen de una explicación «todo terreno» para cualquier observación que se tercie. El origen de la vida, la distribución de las formas de reproducción y todo lo demás puede explicarse mediante una hipótesis de cinco palabras: «Es la voluntad de Dios.»

Nos enfrentamos aquí a un rompecabezas distinto de los que planteaba la explicación de la adaptación de Paley y la hipótesis del Dios tramposo. La hipótesis de Paley tiene una verosimilitud menor que la hipótesis de la evolución por selección natural; la hipótesis del tramposo tiene la misma verosimilitud que la de la evolución, pues es un parásito de ésta. Pero en el caso que ahora nos ocupa no hay ninguna hipótesis naturalista que podamos plantear para las observaciones de interés. La explicación teísta es *el único juego de la ciudad*. Si «Es la voluntad de Dios» fuera cierta, explicaría los fenómenos que antes mencionábamos. Ninguna alternativa naturalista puede presentarse como rival.

Cuando introduje el Principio de Verosimilitud, hice hincapié en que, para determinar la plausibilidad de una hipótesis, ha de intervenir algo más que su verosimilitud. Si hubiera duendes jugando a los bolos en el desván, eso explicaría por qué se oyen ruidos. Tal vez no se nos ocurra ninguna otra explicación, pero ello no nos obliga a creer en los duendes. Una respuesta alternativa es admitir que, por ahora, no tenemos explicación plausible de los ruidos que oímos.

Los creacionistas intentan convertir la actual incompletitud del conocimiento científico en puntos a su favor. Paley pensaba que el hecho de la adaptación no podía ser explicado por los procesos naturales conocidos, sino que requería la hipótesis de alguna deidad benévola. Los creacionistas actuales disponen de un surtido propio de argumentos favoritos, algunos de los cuales ciertamente atañen a fenómenos para los que la ciencia actual no tiene explicación. Cabe esperar que los creacionistas, en el futuro, elijan otro conjunto diferente de fenómenos, puesto que muchos de los problemas que actualmente dejan perpleja a la ciencia probablemente se resolverán en el futuro.

Cuando los creacionistas usan la incompletitud actual de la teoría de la evolución para defender su posición, debería preguntárseles lo siguiente: ¿Por qué piensan ustedes que nunca se va a elaborar una explicación científica del fenómeno en cuestión? Nuestra ignorancia actual no prueba que sea verdadera *ninguna* explicación, ya sea creacionista o de otro tipo. El hecho de que, de momento, no comprendamos una serie de hechos en torno a la vida no es razón para pensar que Dios haya intervenido en la historia de la vida.

Al mismo tiempo, los éxitos pasados de la explicación científica sugieren que lo que ahora es inexplicable puede eventualmente ser llevado al ámbito de la comprensión científica. Se han conseguido ya avances significativos en la comprensión del origen de la vida, la evolución del sexo y los procesos de la ontogenia. Quedan muchas preguntas por responder. ¿Puede la ciencia hacer el trabajo? No es totalmente descabellado pensar que puede. Los logros pasados de la ciencia proporcionan razones para el optimismo; nada de eso puede decirse con respecto a los logros pasados de la «ciencia de la creación».

Inicié este capítulo urgiendo a no confundir las *proposiciones* del creacionismo y la teoría de la evolución actuales con las *personas* que las defienden. A este par de términos voy a añadir un tercero: he dicho algo sobre las *tradiciones de investigación* a las que pertenecen el creacionismo y la biología evolucionista. Toda indagación exige la puesta a prueba y la modificación de las teorías. Los evolucionistas cambian de idea con respecto a hipótesis concretas y siguen siendo evolucionistas; el marco general de las ideas evolucionistas deja un amplio margen al refinamiento y al

debate. También el creacionismo admite muchas versiones, que pueden diferir en sus puntos fuertes y débiles. Una tradición de investigación encierra un *enfoque* general para un conjunto de problemas a los que trata de enfrentarse haciendo uso de una serie de *técnicas* características. Las tradiciones de investigación se ponen a prueba a largo plazo comprobando si progresan (Laudan, 1977; Lakatos, 1978): ¿se resuelven los problemas, o van y vienen las teorías sin aportar ganancias claras al conocimiento? Es importarse darse cuenta de que el creacionismo es deficiente no sólo en sus teorías actuales, sino también en sus logros históricos pasados: sus teorías actuales no tienen éxito *y* sus consecuciones pasadas vistas a largo plazo han sido lúgubres. No es sorprendente que los biólogos hayan llegado a considerar la «ciencia de la creación» como una contradicción *in terminis*.

Sugerencias para futuras lecturas

Futuyma (1982) y Kitcher (1982a) defienden la teoría de la evolución y critican el creacionismo; Gish (1979) y Morris (1974) hacen lo contrario. Ruse (1988a) contiene útiles ensayos filosóficos, históricos y científicos. Numbers (1992) ofrece una estimulante historia del creacionismo en Estados Unidos.

Capítulo 3
EFICACIA

Una población evoluciona por selección natural cuando contiene una variación en eficacia que sea heredable (Apartado 1.3). En este capítulo profundizaremos más en el concepto de eficacia. ¿Qué papel matemático desempeña en los modelos de selección? Puesto que utiliza el concepto de probabilidad, debemos preguntarnos cómo ha de entenderse dicho concepto. Y, ¿cómo se relaciona la eficacia de un organismo con las propiedades físicas que poseen el organismo y su medio? Por último, dado que el concepto de eficacia está estrechamente relacionado con conceptos como ventaja, adaptación y función, debemos establecer las conexiones entre ellos.

3.1. Un ciclo vital idealizado

La selección natural es causa de la evolución de una población de organismos al actuar sobre una o ambas partes del ciclo vital de los organismos. Los organismos crecen a partir del estado de huevo (zigotos) hasta la edad adulta; después se reproducen, creando la siguiente generación de zigotos. Los organismos pueden tener distintas probabilidades de alcanzar la edad adulta, y, una vez que la han alcanzado, pueden gozar de distintos grados de

éxito reproductivo. La selección natural tiene lugar cuando los organismos difieren en su *viabilidad* y también cuando difieren en *fertilidad.*

Consideremos un caso sencillo de selección sobre la viabilidad. Supongamos que todo organismo de una población posee el rasgo A o el rasgo B. En la etapa zigótica de una determinada generación, esos rasgos ocurren con las frecuencias p y q (siendo $p+q=1$). Los individuos tienen distinta probabilidad de sobrevivir hasta la edad adulta, en función de si poseen A o B. Llamemos a esas probabilidades w_1 y w_2. Adviértase que w_1 y w_2 no necesariamente suman 1. Puede ser que los individuos A tengan una probabilidad de supervivencia de 0,9 y los individuos B una probabilidad de 0,8. ¿Cómo pueden usarse las frecuencias zigóticas y la eficacia de los dos rasgos para calcular la frecuencia que tendrán los rasgos en la edad adulta? En la tabla siguiente se representa la relación algebraica simple entre las frecuencias antes y después de la selección:

	Rasgos	
	A	B
Frecuencias zigóticas (antes de la selección)	p	q
Eficacias	w_1	w_2
Frecuencias adultas (después de la selección)	$pw_1/\bar{w}$	$qw_2/\bar{w}$

La cantidad $\bar{w}$ (léase «w-barra») es la eficacia media de los organismos de la población; $\bar{w}=pw_1+qw_2$. Esta cantidad se introduce para asegurar que las frecuencias después de la selección sumen 1; adviértase que $pw_1/\bar{w}+qw_2/\bar{w}=1$.

Una consecuencia de esta representación algebraica de la eficacia es que *la frecuencia de los rasgos más eficaces aumenta y la de los menos eficaces disminuye.* Si $w_1>w_2$, entonces $pw_1/\bar{w}>p$. Esto debe ser cierto, dado que $pw_1/\bar{w}>p$ exactamente cuando $w_1/\bar{w}$, lo que se simplifica en $w_1>pw_1+qw_2$, que será cierto si $w_1>w_2$.

Este sencillo modelo de la selección de la viabilidad describe lo que sucede en la población durante una única generación. ¿Cuáles son las consecuencias a largo plazo de este tipo de selección?

Supongamos que los adultos *A* y *B* tienen el mismo número de descendientes, y que los zigotos resultantes están sujetos a la misma selección de la viabilidad que experimentaron sus progenitores. Las sucesivas generaciones estarán sometidas así a la misma presión selectiva. Dados estos supuestos, la mayor viabilidad de los individuos *A* lleva a que *A* aumente de frecuencia hasta alcanzar eventualmente el cien por cien (fijación).

En este ejemplo hay viabilidad diferencial, pero no fertilidad diferencial. El tipo contrario de proceso de selección es también posible. Imaginemos que los individuos *A* y *B* tienen la misma probabilidad de alcanzar la edad adulta, pero que un tipo de adultos tiende a tener más descendencia que el otro. Si los organismos se reproducen monoparentalmente, podemos usar el formalismo que acabamos de exponer, pero necesitamos reinterpretar las eficacias. Cuando la selección actúa sobre la viabilidad, las eficacias son probabilidades de supervivencia. Las probabilidades son números entre 0 y 1. Pero cuando hay selección de la fertilidad, la eficacia es *el número esperado de descendientes*. Estas eficacias no necesariamente estarán entre 0 y 1.

¿Qué significa «esperado»? Si se lanza diez veces una moneda no trucada, ¿cuántas veces saldrá «cara»? Es obvio que no tiene por qué salir «cara» exactamente cinco veces. Pero supongamos que llevamos a cabo la experiencia en repetidas ocasiones y calculamos *el número medio de «caras»* obtenido en diferentes tiradas de diez lanzamientos cada una. Esa media define el valor matemático esperado.

Muchas veces, el valor esperado de una cantidad no es el valor que uno espera obtener en una experiencia concreta. El número esperado de hijos en una familia norteamericana es actualmente de 2,1, pero ninguna pareja espera tener exactamente 2,1 hijos. El valor esperado es 2,1 sólo en el sentido de que ésa es la media.

Un organismo que se reproduzca monoparentalmente tiene distintas probabilidades de producir diferente número de descendientes. Supongamos que p_i es la probabilidad de que un progenitor tenga exactamente i crías ($i = 0, 1, 2, \ldots$). El número esperado de crías de ese organismo viene dado por la suma $\Sigma i p_i$.

Supongamos que los organismos *A* y *B* se reproducen uniparentalmente, siendo e_1 y e_2, respectivamente, el número esperado de crías. Asumo que las crías siempre se parecen a sus progenito-

res. Si los adultos mueren después de reproducirse, entonces la selección de la fertilidad modificará las frecuencias de la población de la siguiente manera:

	Rasgos	
	A	*B*
Frecuencias adultas (antes de la selección)	p	q
Eficacias	e_1	e_2
Frecuencias zigóticas (después de la selección)	$pe_1/\bar{w}$	$qe_2/\bar{w}$

La selección de la fertilidad actúa en la transición de adulto a zigoto, no en la transición de zigoto a adulto.

El sencillo modelo que acabo de exponer tendría que ser objeto de varios ajustes si los organismos se reprodujesen *bi*parentalmente. Por ahora podemos ahorrarnos esas complicaciones para pasar a considerar el papel matemático que desempeña el concepto de eficacia en los dos modelos descritos. Tanto si la selección actúa sobre la viabilidad como si lo hace sobre la fertilidad, la eficacia describe cómo se espera que cambie la frecuencia de los rasgos.

Aun cuando hayamos dividido en dos el ciclo vital y distinguido, por consiguiente, la selección de la viabilidad y de la fertilidad, es perfectamente posible que ambos tipos de selección influyan en la evolución de un rasgo. Esto sucederá cuando el rasgo afecte *tanto* a la viabilidad *como* a la fertilidad. Cuando esto ocurra, los dos tipos de selección pueden entrar en conflicto.

El término «selección sexual» se suele aplicar a la evolución de rasgos que aumentan la fertilidad, pero reducen la viabilidad. Consideremos la cola del pavo real. Poseer una cola grande y vistosa hace que el pavo resulte más atractivo para las hembras, por lo que los machos con colas más vistosas tienden a tener más descendencia. Por otra parte, la cola grande y llamativa hace a los pavos más vulnerables ante los predadores, por lo que, desde el punto de vista estricto de la viabilidad, sería mejor no tenerla.

Un modelo de este proceso tendría que considerar machos con colas vistosas (*V*) y machos con colas sencillas (*S*). *V* tiene

menor viabilidad que *S*; por tanto, en el periodo del ciclo vital que va desde el zigoto hasta el adulto, *V* disminuye de frecuencia. Pero *V* tiene mayor fertilidad que *S*, de modo que en el periodo del ciclo vital que va desde una generación adulta hasta la siguiente generación de zigotos, *V* aumenta de frecuencia. ¿Cuáles son las consecuencias a largo plazo de este conflicto? Todo depende de la magnitud de la eficacia. Una cola vistosa es una buena noticia (para la fertilidad) y una mala noticia (para la viabilidad); una cola simplona es un compromiso en sentido contrario. La cuestión es: ¿qué rasgo es superior *en general*? Aparentemente, las ventajas reproductivas de la cola vistosa compensan con creces el coste pagado en viabilidad. Esto es una consecuencia de la biología concreta del organismo en cuestión. No hay una regla *a priori* que diga que la fertilidad importa más que la viabilidad.

3.2. La interpretación de la probabilidad

Consideremos un lenguaje en el que se expresan varias proposiciones, *A, B*, etc. Podemos definir una medida referente a esas proposiciones, a la que llamaremos $P()$. Esta medida transforma las proposiciones en números. $P()$ es una medida de probabilidad exactamente cuando se satisfacen las siguientes condiciones por parte de cualquiera de las proposiciones *A* y *B*:

$0 \leqslant P(A) \leqslant 1$.
$P(A) = 1$, si *A* debe ser verdadera.
Si *A* y *B* son incompatibles, entonces $P(A \text{ o } B) = P(A) + P(B)$.

Éstos son los axiomas de probabilidad de Kolmogorov (1933).

Con frecuencia aplicamos el concepto de probabilidad a ejemplos en los que hacemos uso de conocimientos previos. Por ejemplo, al extraer cartas de una baraja normal, decimos que *P* (la carta es una pica, o un corazón, o un diamante, o un trébol) = 1. También decimos que *P* (la carta es una pica o un corazón) = *P* (la carta es una pica) + *P* (la carta es un corazón). Podríamos representar este hecho acerca de la probabilidad hablando de $P_M()$, que quiere decir que las probabilidades están asignadas según los supuestos especificados por un modelo *M*.

El concepto matemático de probabilidad puede interpretarse de diferentes formas. Voy a describir algunos de los principales candidatos disponibles (Eells, 1984), para indicar después cómo inciden en el problema de interpretar los conceptos de probabilidad que usa la teoría de la evolución.

La *frecuencia real* de un suceso en una población de sucesos es una de las posibles interpretaciones que pueden hacerse de la probabilidad. Supongamos que lanzamos una moneda cien veces. En cada tirada puede salir «cara» o «cruz». Sea *Ca* la proposición de que sale «cara» en ciertas tiradas seleccionadas arbitrariamente. $P(Ca)$ puede interpretarse como la frecuencia real de «caras» en los 100 lanzamientos. Con esta interpretación se satisfacen todos los axiomas anteriores. $P(Ca)$ está entre 0 y 1, ambos inclusive, y $P(Ca \text{ o } -Ca) = P(Ca) + P(-Ca) = 1$. La interpretación de la probabilidad en términos de frecuencia real es una interpretación *objetiva*; interpreta la probabilidad en términos de la frecuencia con que ocurre realmente un suceso en una determinada población de sucesos.

Hay otra interpretación alternativa que tiene carácter *subjetivo*. Podemos hablar de cuánta certeza o confianza podemos tener en la verdad de una determinada proposición. Este concepto no sólo describe algo psicológico, sino que también posee fuerza normativa. Describe cuál *debe ser nuestro grado de creencia*.

De nuevo, sea *Ca* la proposición de que sale «cara» al lanzar la moneda. El grado de creencia que debemos tener en esta proposición debe situarse en algún valor entre 0 y 1. Podemos tener la máxima confianza en que o bien saldrá «cara» o bien no. Y el grado de creencia que asignemos a que salga «cara» y «cruz» en el mismo lanzamiento debe ser 0. El grado de creencia puede interpretarse de modo que satisfaga los axiomas de Kolmogorov.

Muchos filósofos piensan que la ciencia utiliza una noción de probabilidad que no está representada *ni* en la idea de la frecuencia relativa real *ni* en la interpretación subjetiva en términos de grados de creencia. Decimos que una moneda no trucada tiene una probabilidad de 0,5 de caer de «cara», aun cuando sea lanzada un número concreto de veces (o incluso si no se lanza ninguna vez). De modo similar, un rasgo en una población puede tener una eficacia de viabilidad de 0,5 aun cuando su magnitud estimada no se interrumpa exactamente en la mitad del periodo que va desde el

huevo al adulto. Y decimos que la probabilidad de que los padres heterozigóticos produzcan descendientes heterozigóticos es de 0,5 aun cuando sepamos que algunos de los emparejamientos arrojan frecuencias de heterozigóticos que difieren de 0,5. Si queremos describir una propiedad objetiva de estos sistemas, no estaremos hablando de grados de creencia, ni tampoco de frecuencias reales. ¿Qué pueden entonces significar esos enunciados de probabilidad?

Una tercera interpretación de la probabilidad dice que la probabilidad de un suceso es su *frecuencia relativa hipotética*. Una moneda sin truco no tiene por qué producir exactamente la mitad de «caras» y la mitad de «cruces» al ser lanzada un número finito de veces. Pero si nos pusiéramos a lanzar la moneda una y otra vez, sin límite, la frecuencia de «caras» tendería al 0,5. Un valor de probabilidad de x no supone una frecuencia *real* igual a x, pero lo que sí supone es que, en una *hipotética* secuencia infinita de lanzamientos, la frecuencia tenderá al valor de x.

Tanto la interpretación de la probabilidad en términos de frecuencia real como la interpretación en términos de grado de creencia dicen que podemos definir la probabilidad *en términos de otra cosa*. Si no sabemos bien lo que pueda significar la probabilidad, podemos aclarar el concepto refiriéndolo a otra cosa que suponemos menos oscura. Sin embargo, un examen más detenido de la interpretación de la probabilidad como frecuencia relativa hipotética muestra que tal interpretación no proporciona esa clarificación. Porque dicha interpretación, cuando no exagerada, es realmente circular.

Para ver por qué, consideremos el hecho de que una serie infinita de lanzamientos de una moneda no trucada no *tiene* que tender hacia una frecuencia relativa de 0,5. Si puede salir «cara» en todos los lanzamientos de un total de diez, también puede seguir saliendo «cara» en todos los lanzamientos hasta el infinito. Naturalmente, la probabilidad de que salga siempre «cara» en un número infinito de lanzamientos es muy pequeña. De hecho, la probabilidad de que eso ocurra tiende a cero a medida que aumenta sin límite el número de lanzamientos. Pero esto mismo es verdad para cualquier secuencia concreta de resultados; por ejemplo, la alternancia cara-cruz-cara-cruz-cara-cruz tiende a cero a medida que aumenta el número de ensayos. Con un número

infinito de lanzamientos, cualquier secuencia tiene una probabilidad de ocurrencia de cero; sin embargo, ocurrirá de hecho una de las secuencias. Por esta razón no podemos establecer una igualdad entre una probabilidad de cero y la idea de imposibilidad, ni entre una probabilidad de uno y la idea de necesidad; es por esto por lo que una moneda no trucada no tenderá necesariamente a una frecuencia relativa del 50 % de «caras».

Si la frecuencia de «caras» no *tiene* que tender a la verdadera probabilidad de que la moneda caiga de cara, ¿cómo se relacionan entonces estos dos conceptos? La Ley de los Grandes Números (que acabo de enunciar informalmente) proporciona la respuesta:

P(sale «cara» / lanzamiento de la moneda) = 0,5
si y sólo si
P(la frecuencia de «caras» = 0,5 $\pm e$ / la moneda se lanza n veces)
tiende a 1 a medida que n tiende a infinito.

Aquí e es un número todo lo pequeño que se quiera. La probabilidad de que la desviación de 0,5 sea e aumenta a medida que crece el número de tiradas.

Adviértase que el concepto de probabilidad aparece a ambos lados de este enunciado del tipo «si-y-sólo-si». La interpretación de la probabilidad como frecuencia relativa hipotética no es realmente una interpretación en absoluto, si es que una interpretación ha de ofrecer una explicación *no circular* acerca de cómo deben entenderse los enunciados de probabilidad (Skyrms, 1980).

La última interpretación de la probabilidad que voy a tratar ha gozado de una popularidad considerable, aun cuando adolezca de un defecto similar. Se trata de la *interpretación de la probabilidad como propensión*. La propensión es una disposición probabilista, por lo que comenzaré examinando la idea de propiedad disposicional.

Las propiedades disposicionales se designan con palabras que llevan el sufijo «-ble». La solubilidad, por ejemplo, es una disposición. Puede definirse de la siguiente manera:

X es soluble si y sólo si, sometiendo X a inmersión bajo condiciones normales, X se disuelve.

Esta definición asegura que un objeto es soluble exactamente cuando un determinado enunciado del tipo «si/entonces» es verdadero acerca de ese objeto. Nótese que la definición permite la posibilidad de que una sustancia soluble pueda no disolverse nunca; después de todo, puede que nunca sea sometida a inmersión. Adviértase también que la definición menciona «condiciones normales»; sumergir en agua un objeto soluble en agua no causará su disolución si el objeto está cubierto de cera. Acabo de describir la solubilidad como —por así decirlo— una disposición «determinista». De acuerdo con la definición, sustancias solubles no son simplemente aquellas que *probablemente* se disuelven cuando se sumergen del modo adecuado; son sustancias que deben disolverse cuando se sumergen.

La interpretación de la probabilidad como propensión ofrece una explicación similar de los enunciados probabilísticos si/entonces. Supongamos que la probabilidad de que salga cara cuando tiramos la moneda sea de 0,5. ¿Qué es lo que convierte este enunciado en verdadero? La sugerencia es que los enunciados probabilísticos si/entonces son verdaderos porque los objetos poseen un tipo especial de propiedad disposicional llamada *propensión*. Si un terrón de azúcar se disuelve cuando se sumerge, el terrón de azúcar tiene la propiedad disposicional de la solubilidad; de igual modo, si una moneda tiene una probabilidad de 0,5 de caer de cara al tirarla, se dirá que la moneda tiene una propensión de una cierta fuerza a caer de cara cuando se la tira.

La interpretación en términos de propensión recalca la analogía entre disposiciones deterministas y propensiones probabilistas. Hay dos modos de descubrir si un objeto es soluble. El modo más obvio es sumergirlo en agua y ver si se disuelve. Pero también es posible una segunda vía de indagación. Las sustancias solubles lo son debido a su constitución física. En principio, podríamos examinar la estructura física de un terrón de azúcar y descubrir que es soluble en agua sin haber tenido que disolverlo en agua. Por tanto, una propiedad disposicional tiene un *comportamiento asociado* y una *base física*. Podemos descubrir si un objeto posee una determinada propiedad disposicional explorando cualquiera de los dos.

Esto mismo es cierto respecto a las propensiones probabilistas. Tenemos dos maneras de descubrir si una moneda es «imparcial».

Podemos lanzarla un cierto número de veces y obtener pruebas que son relevantes. O podemos examinar la estructura física de la moneda y averiguar si está bien equilibrada. En otras palabras, las propensiones probabilistas de un objeto pueden investigarse examinando su comportamiento o también su estructura física.

A pesar de esta oportuna analogía entre propensiones probabilistas y disposiciones en una dirección particular, todavía hay margen para dudar de lo adecuado de la interpretación de la probabilidad como propensión. Por una parte, la explicación no es lo suficientemente general (Salmon, 1984, pág. 205, atribuye este punto a Paul Humphreys). Cuando decimos que una sustancia soluble está dispuesta a disolverse cuando es sumergida, queremos decir que sumergirla *causaría* su disolución. El enunciado si/entonces («si fuera sumergida, entonces se disolvería») describe una relación causa-efecto. Sin embargo, hay muchos enunciados de probabilidad que no describen relación causal alguna. Es cierto que podemos hablar de la probabilidad de que una cría sea heterozigótica si sus progenitores son heterozigóticos. En este caso, los genotipos parentales causan el genotipo de la descendencia. Pero también podemos hablar de la relación contraria: la probabilidad de que los padres de un individuo sean heterozigóticos, dado que el individuo sea él mismo heterozigótico. El genotipo de los descendientes no causa el genotipo de los progenitores. Sólo algunas veces se cumple que una probabilidad condicional de la forma $P(A/B)$ describa la tendencia causal de B a producir A.

El problema fundamental, no obstante, es que la «propensión» parece ser poco más que un nombre para el concepto de probabilidad que estamos tratando de elucidar. En la obra de Molière *El enfermo imaginario*, un curandero charlatán anuncia que es capaz de explicar por qué el opio duerme a la gente. La explicación, según aquél, es que el opio posee una propiedad particular, que él denomina *virtus dormitiva* («virtud dormitiva»). La intención de Molière era ridiculizar esa explicación vacía. El charlatán no ha explicado por qué el opio hace dormir a la gente, puesto que atribuir una virtud dormitiva al opio no es más que una simple reexposición del hecho de que tomar opio te hace dormir. Pienso que la interpretación de la probabilidad como propensión se enfrenta a un problema similar. No tenemos forma de entender la «propensión de una moneda a caer de cara» a menos que *ya*

sepamos lo que significa asignarle una probabilidad de caer de cara. Una *interpretación* de la probabilidad que sea digna de tal nombre debe explicar el concepto de probabilidad en términos que podamos entender aun cuando no conozcamos previamente qué es la probabilidad. La interpretación como propensión no lo consigue.

Nos enfrentamos ahora a una especie de dilema. Las dos interpretaciones coherentes de la probabilidad mencionadas hasta aquí son la *frecuencia real relativa* y el *grado de creencia subjetivo*. Si pensamos que los conceptos de probabilidad en la ciencia describen hechos objetivos acerca de la naturaleza, que no son interpretables como frecuencias reales, me parece que tenemos problemas. Si rechazamos la interpretación en términos de frecuencia real, ¿qué podría significar el decir que una moneda tiene una probabilidad objetiva de 0,5 de caer de cara?

Una solución posible a este dilema es negar que las probabilidades sean objetivas. Ésta es la idea que Darwin expresa de pasada en el *Origen* (pág. 201 de la traducción castellana, 1963, vol. 1), cuando explica lo que está queriendo decir al afirmar que las variedades nuevas surgen «por azar». «Ésta —nos dice— es, obviamente, una expresión totalmente incorrecta, pero sirve para reconocer abiertamente nuestra ignorancia sobre la causa de cada variación concreta.» Uno podría asumir la perspectiva de que hablar de probabilidad es siempre sencillamente una forma de describir nuestra ignorancia; describe el grado de creencia que tenemos al enfrentarnos a información incompleta. De acuerdo con esta idea, hablamos sobre lo que *probablemente* va a ocurrir sólo porque no disponemos de suficiente información para predecir lo que ocurrirá de verdad.

Darwin no podía saber que la física del siglo XX iba a bloquear una interpretación de la probabilidad que fuese cien por cien subjetivista. De acuerdo con la mecánica cuántica, el azar es una característica objetiva de los sistemas naturales. Aun cuando conociésemos todo lo relevante, seguiríamos sin poder predecir con certeza el comportamiento futuro de los sistemas descritos por esa teoría física.

Si éste fuera un texto de filosofía de la física podríamos concluir que la interpretación subjetiva de la probabilidad no es adecuada como explicación de los conceptos probabilistas desple-

gados por la ciencia en cuestión. Pero el hecho de que el azar sea una cuestión objetiva en la mecánica cuántica no nos dice nada sobre su significado en la teoría de la evolución. Tal vez, como dijo Darwin, deberíamos interpretar los conceptos probabilistas en teoría de la evolución como expresiones de ignorancia y nada más.

No obstante, antes de abrazar la interpretación subjetiva, debemos poner sobre el tapete una alternativa más. Puede ser que la probabilidad describa características objetivas del mundo, pero que no pueda ser definida de forma no circular. Esto podría denominarse *teoría objetivista no teórica de la probabilidad.* Cuando observamos que una moneda produce una cierta frecuencia real de «caras» en una serie de tiradas, postulamos que la moneda tiene una determinada probabilidad fija de caer de cara. Esta probabilidad no puede *definirse* en términos de frecuencia real ni de ningún otro modo que no sea circular, pero ello no significa que esté completamente desconectada de hechos no probabilistas acerca del mundo. El Principio de Verosimilitud (Apartado 2.2) describe cómo las frecuencias relativas observadas proporcionan datos para evaluar hipótesis acerca de probabilidades. Y la Ley de los Grandes Números también nos ayuda a formular observaciones que atañen a las hipótesis referidas a probabilidades. Aumentando el tamaño de la muestra podemos incrementar nuestra confianza en que nuestra estimación de la probabilidad sea correcta (o sea, exacta en un determinado grado).

La idea de que la probabilidad pueda definirse de forma no circular no es más plausible que la idea de que un término de una teoría científica pueda definirse en lenguaje puramente observacional. La temperatura de un objeto no queda correctamente *definida* por lo que puede leerse en el termómetro. Ni tampoco queda *definida* correctamente la inteligencia por lo que mide un test de CI. Ambas «definiciones» ignoran el hecho de que los instrumentos de medida pueden ser inadecuados. Un termómetro puede proporcionar *datos* acerca de la temperatura, y un test de CI puede proporcionar *datos* sobre la inteligencia. De modo similar, las frecuencias reales proporcionan datos acerca de las probabilidades. No confundamos la relación de definición con la relación de comprobación; X puede constituir un dato acerca de Y aun cuando X no defina lo que es Y.

Un empirista (o un operacionalista) rígido consideraría esta autonomía relativa de la teoría con respecto a la observación como un defecto de la teoría. Sin embargo, yo sugeriría que esta relación de la teoría con la observación no debe molestarnos, dado que todavía somos capaces de poner a prueba las teorías apelando a observaciones. De igual modo, un empirista rígido se sentirá molesto por el hecho de que a veces utilicemos un concepto objetivo de probabilidad que no puede definirse en términos puramente observacionales. El problema no está en nuestro uso de la probabilidad, sino en los escrúpulos del empirista.

Hasta aquí mi argumento ha sido que no debemos rechazar la idea de que la probabilidad es una propiedad irreductible y objetiva sobre la base simplemente de que es irreductible. Pero eso no demuestra que debamos aceptar tal concepto. La interpretación subjetivista todavía está disponible, si no en la mecánica cuántica, sí al menos en la mayor parte del resto de la ciencia. Cuando describimos la eficacia de un individuo o la posibilidad de mutación de un gen, ¿por qué asignamos números distintos de 1 ó 0? El subjetivista argumentará que nuestra única razón es que carecemos de información relevante. Si sabemos que el individuo morirá antes de alcanzar la edad adulta, su eficacia (viabilidad) es 0; si sabemos que llegará a ser adulto, entonces su eficacia es 1. Si asignamos eficacias intermedias, dirá el subjetivista, es porque no sabemos lo que va a ocurrir. La probabilidad es una mera forma de caracterizar nuestra ignorancia.

Si usáramos probabilidades sólo porque deseamos hacer predicciones, entonces el subjetivista se anotaría un tanto. Pero hay otra razón para usar probabilidades. Tiene que ver con el objetivo de alcanzar *generalizaciones significativas.*

Consideremos las parejas que se aparean en una población donde ambos padres sean heterozigóticos. Esos pares parentales producirán distintas frecuencias de descendientes heterozigóticos. Aunque todas obedecen al mecanismo mendeliano habitual, las parejas apareadas difieren entre sí en varios aspectos, los cuales dan cuenta de la distinta frecuencia de descendientes heterozigóticos. Podríamos describir de una en una las distintas parejas apareadas y confeccionar una lista con las constelaciones únicas de influencias causales que actúan en cada una de ellas. Pero otra estrategia sería la de intentar aislar lo que tienen en

común esos pares parentales. Eso es lo que hacemos cuando describimos a cada uno de ellos como participante en un proceso mendeliano en el que *P* (los descendientes son *Aa* / los padres son *Aa* y *Aa*) = 0,5.

Es importante darse cuenta de que este simple enunciado de probabilidad podría usarse para describir los pares parentales de la población *aun cuando poseyésemos información detallada sobre los factores causales únicos que afectan a cada uno de ellos*. La razón de que usemos la probabilidad en este caso *no* es que seamos ignorantes; no lo somos. Disponemos de más información acerca de los detalles idiosincrásicos de cada pareja apareada. Ello sería relevante para la tarea de predecir, pero no necesariamente para la de describir explicativamente.

Levins (1966) propone una analogía entre los modelos biológicos y los mapas. Una de las cosas que señala es que un buen mapa no tiene por qué representar todos y cada uno de los objetos del terreno. La proliferación de detalles de un mapa exhaustivo (si tal cosa fuera posible) no haría sino oscurecer aquellos patrones que pretendiésemos destacar. Un buen mapa representa ciertos objetos, *pero no otros*. (Por supuesto, son nuestros intereses los que determinan qué objetos es interesante representar.) De igual modo, un buen modelo de un proceso biológico no tiene que incluir todos los detalles de todos los organismos. Si lo que se quiere es aislar pautas generales, abstraeremos las particularidades que distinguen unos objetos de otros.

Cuando decimos que los padres heterozigóticos tienen descendientes heterozigóticos con una probabilidad de 0,5, estamos enunciando una afirmación muy general que va más allá de lo que realmente hayamos observado en alguna muestra finita de padres heterozigóticos y sus descendientes. No es que nuestra descripción de la muestra sea falsa. Por el contrario, asignamos una probabilidad de 0,5 porque entendemos que lo que observamos de hecho forma parte de una clase de sistemas mucho más amplia y general. Cuando hablamos de «apareamientos entre heterozigóticos», tenemos en mente una *clase* de sucesos que puede concretarse en numerosos ejemplos. Cuando asignamos una probabilidad a las distintas descendencias que este tipo de apareamientos pueden producir, estamos tratando de decir algo acerca de lo que todos los ejemplos de esa clase de sucesos tienen en común. No veo

razón alguna por la que tales enunciados no puedan describir cuestiones objetivas de hecho.

Dejemos ya la cuestión general de si la probabilidad puede entenderse como propiedad objetiva e irreductible, y pasemos a considerar el papel de la probabilidad en la teoría de la evolución. A mi juicio, la interpretación de la probabilidad como propensión proporciona una explicación útil del concepto de eficacia. La eficacia es análoga a la solubilidad. El único problema de la interpretación como propensión es que no constituye una interpretación no circular. Decir que la eficacia de un organismo es su propensión a sobrevivir y tener éxito reproductivo es cierto pero bastante poco esclarecedor.

He mencionado ya que la eficacia (viabilidad) de un rasgo no tiene por qué coincidir necesariamente con la frecuencia real de individuos en posesión de ese rasgo que sobreviven hasta la edad adulta. Otra forma de ver esta cuestión es considerar el hecho de que la deriva genética aleatoria puede causar cambios en la frecuencia cuando no hay variación de eficacia. Si dos genes, *A* y *a*, tienen la misma eficacia, su frecuencia puede hacer un desplazamiento al azar. Con el tiempo suficiente, uno u otro llegarán a ser fijos. Si la eficacia de un rasgo se definiera como la frecuencia real de individuos con ese rasgo que sobreviven, tendríamos que describir la deriva como un proceso en el cual los genes difieren en eficacia. Los evolucionistas no aceptan esta implicación; no interpretan el concepto probabilista de eficacia en términos de frecuencias *reales*.

En el apartado anterior he descrito un formato sencillo para hacer un modelo de selección de la viabilidad y la fertilidad. Dije que esos modelos pueden entenderse usando una sencilla regla empírica: *Los rasgos más eficaces incrementan su frecuencia, y los menos eficaces la reducen.* Ahora, a la luz de la presente discusión sobre el significado de la eficacia, debo matizar esta regla empírica. Los que antes describimos eran modelos en los cuales imaginábamos que la selección natural es la única causa que afecta a la frecuencia de los rasgos. Las eficacias determinan la trayectoria de la población en esta condición idealizada, pero no en otras.

¿Cuántas veces es la selección natural el único factor que actúa en una población? Esta pregunta tiene una sencilla respuesta: *nunca*. Las poblaciones siempre tienen un tamaño finito, lo que significa que la eficacia de un rasgo más su frecuencia inicial no

determinan de un modo absoluto su frecuencia tras la selección. La Ley de los Grandes Números es pertinente aquí: cuanto mayor sea la población, más probable es que un rasgo cuya frecuencia antes de la selección sea p y cuya viabilidad sea w_1 tenga, tras la selección, la frecuencia siguiente: $pw_1/\bar{w} \pm e$ (para cualquier valor pequeño de e).

Los genéticos de poblaciones suelen decir que los modelos que representan cómo actúa la selección natural cuando no está presente ninguna otra fuerza evolutiva asumen un «tamaño de población infinito». Esta idealización nos proporciona certeza (*i.e.*, asignarles una probabilidad de 1) respecto a las predicciones que hacemos sobre la evolución del rasgo basadas sólo en la eficacia y frecuencia del rasgo.

Si las poblaciones nunca son infinitamente grandes, ¿a qué conduce la consideración de tales modelos, obviamente falsos? Su sentido es que si las poblaciones son grandes (aunque finitas), se puede estar «casi seguro» de que las predicciones del modelo serán correctas. Lanzada diez veces, una moneda sin trucar tiene bastantes oportunidades de no producir entre 4 y 6 «caras», pero no tiene prácticamente ninguna de salirse del rango de entre 40.000 y 60.000 «caras» si se lanza 100.000 veces. Con una muestra amplia, las predicciones calculadas para una población infinita son suficientemente cercanas.

Todo modelo implica simplificaciones. Son muchas las fuerzas evolutivas que inciden simultáneamente sobre una población. El evolucionista selecciona algunas de ellas para incluirlas en una representación matemática. Las otras se ignoran. El modelo permite predecir lo que va a suceder o asignar probabilidades a distintos resultados posibles. Todos esos modelos encierran implícitamente una cláusula *ceteris paribus*. Esa cláusula no significa que todos los factores no tratados en el modelo tengan *igual* importancia, sino que tienen una importancia *cero*. La expresión latina sería más adecuada si fuera *ceteris absentibus* (Joseph, 1980). Los modelos pueden ser útiles aun siendo incompletos cuando los factores que ignoran tienen efectos pequeños. Esto quiere decir que un modelo evolucionista no es defectuoso sólo porque deje fuera algo. Por el contrario, la cuestión relevante es si un factor que fue ignorado en el modelo habría cambiado *sustancialmente* las predicciones del mismo, en caso de haber sido tenido en cuenta.

3.3. Dos formas de descubrir la eficacia

Según enuncia la interpretación de la eficacia como propensión (Mills y Beatty, 1979), hay dos formas de descubrir la eficacia de los rasgos de una población. Aunque la eficacia de un rasgo no se defina por su grado real de supervivencia y éxito reproductivo, el examen de esas frecuencias reales proporciona datos sobre la eficacia de los rasgos. Si los individuos con el rasgo *A* sobreviven hasta la edad adulta más que los individuos que poseen el rasgo *B*, ello es prueba de que *A* es más eficaz que *B*. La inferencia de las eficacias a partir de las frecuencias reales está mediada por el Principio de Verosimilitud (Apartado 2.2). Si observamos que los individuos *A* sobreviven a los individuos *B*, esta observación aumenta su probabilidad en mayor medida si se supone que *A* es más eficaz que *B*, que si se supone que *B* es más eficaz que *A*, o que las eficacias son iguales.

Hay otra forma de descubrir la eficacia, aparte de observar las frecuencias reales. Recordemos que podemos averiguar si un objeto es soluble sin tener que sumergirlo en agua, pues podemos examinar su composición física. Si disponemos de una teoría que nos diga qué propiedades físicas hacen que un objeto sea soluble en agua, podremos decir si un objeto es soluble, aunque lo mantengamos seco. De igual modo, podremos formular juicios acerca de la eficacia de un organismo examinando su composición física.

Este segundo acercamiento a la eficacia puede provenir del sentido común científico y también de una compleja teorización. Cuando advertimos que las cebras son cazadas por los predadores, se hace plausible pensar que una velocidad de carrera más rápida hace una cebra más eficaz. No es necesario ningún modelo matemático maravilloso para ver el sentido de esta idea. Pensamos en la cebra como máquina y nos preguntamos cómo podría equiparla un ingeniero para una mejor supervivencia y un mayor éxito reproductivo. Aunque las ideas sobre la eficacia que derivan de estas concepciones puedan ser erróneas, parece innegable que son capaces de generar conjeturas plausibles sobre qué rasgos serán más eficaces que otros.

El mismo proceso de pensamiento se produce en un nivel más sofisticado cuando usamos modelos matemáticos. Una vez que

entendemos el argumento de Fisher de la proporción sexual (Apartado 1.4), vemos que, en ciertos tipos de poblaciones, una ventaja en eficacia recae en un padre que produzca sólo descendientes del sexo minoritario. Este juicio lo basamos en un modelo, no en la observación empírica de la cantidad de nietos que una serie de padres logra tener.

En el Apartado 1.6 mencioné que cada una de las causas de la evolución puede entenderse tanto en términos de sus *consecuencias* como en términos de sus *orígenes*. La selección natural acaece cuando hay variación en eficacia. Esta variación puede tener la consecuencia de que aumente la frecuencia de algunos rasgos y disminuya la de otros. Además, la variación en eficacia que tiene lugar dentro de una población tendrá su origen en el complejo entramado de relaciones que conectan a los organismos con su medio y con otros organismos. Como la eficacia de los rasgos tiene su origen y sus consecuencias, podemos descubrir la eficacia de las dos maneras descritas.

Idealmente, podemos emprender ambas formas de investigación de modo simultáneo. La población presenta variación y, por tanto, podemos medir diferencias de viabilidad y fertilidad. Tal vez podamos también tratar de averiguar qué hay en el medio que induzca las diferencias de eficacia mediante la manipulación experimental de la relación organismo/medio. El estudio de Kettlewell sobre el melanismo industrial de la mariposa moteada, *Biston betularia*, por ejemplo, encierra ambas líneas de investigación. Kettlewell se propuso medir si las mariposas oscuras tienen tasas de mortalidad mayores que las claras. Además, manipuló también el medio, con el fin de descubrir si las mariposas oscuras que se posan en árboles oscuros son menos vulnerables a la predación que las mariposas claras que se posan en los mismos árboles; de forma simétrica, investigó si las mariposas claras en árboles no oscurecidos por la polución evitan a los predadores con más éxito que las oscuras en esos mismos árboles. Esta doble línea de investigación condujo a dos conclusiones: 1) Las mariposas oscuras son más eficaces que las claras en zonas con polución, pero lo contrario es verdad en el caso de zonas sin polución; y 2) esas diferencias de eficacia son debidas al hecho de que las mariposas de tono parecido al de los árboles donde se posan son menos visibles para los preda-

dores. Lo que pretendo señalar no es que la investigación de Kettlewell fuera impecable, sino que intentó captar las diferencias de eficacia atendiendo *tanto* a las consecuencias *como* al origen.

Éste es el caso ideal; en la práctica, los evolucionistas se enfrentan muchas veces a problemas que no pueden abordarse de este modo. Por ejemplo, supongamos que se está estudiando un rasgo que es universal en la población de interés. Se puede sospechar que dicho rasgo ha evolucionado porque la selección natural lo ha favorecido por encima de otras alternativas que estaban presentes en alguna población ancestral. El problema es que las otras variantes que estaban presentes entre los antepasados ya no existen. El gran tamaño del cerebro del ser humano tal vez tenga una explicación selectiva, pero ¿cuáles fueron las alternativas concretas con las que tuvo que competir? ¿Cómo era el medio en el que tuvo lugar esa competición? No es que sea imposible responder a estas preguntas, pero puede resultar muy difícil hacerlo. Podríamos decir que Kettlewell lo tuvo fácil porque la variación todavía existía y el medio pertinente era el que de hecho pudo observar. Los investigadores que se orientan más hacia el pasado no suelen ser tan afortunados.

El problema que acabamos de mencionar surge del hecho de que la selección tiende a destruir la variación sobre la que actúa (esta afirmación se hará más precisa en el Apartado 5.2). Esto plantea una dificultad epistemológica, puesto que necesitamos conocer la variación ancestral si queremos reconstruir la historia de un proceso de selección. Por así decirlo, la selección tiende a tapar sus propias huellas.

He hecho hincapié en la dificultad de imaginar cuáles pudieron ser las variantes con las cuales hubo de competir un determinado rasgo. Pero incluso cuando el abanico de variaciones puede verse directamente, todavía puede resultar difícil determinar de dónde proceden las diferencias de eficacia. Dobzhansky descubrió en repetidas ocasiones diferencias de eficacia en varias inversiones cromosómicas en *Drosophila*. Las consecuencias fenotípicas de estas inversiones eran difíciles de identificar, como también lo era muchas veces averiguar *por qué* una inversión era más eficaz que otra. Los rasgos no siempre llevan su significado adaptativo prendido en la solapa.

3.4. El problema de la tautología

Herbert Spencer describió la teoría de Darwin con la frase «la supervivencia de los más eficaces». Desde entonces, este pequeño eslogan ha sido utilizado por distintos personajes para atacar el estatuto científico de la teoría de la evolución: ¿Quién sobrevive? Los más eficaces. ¿Y quiénes son los más eficaces? Los que sobreviven. La idea es que la teoría de la evolución es incontrastable porque la eficacia se *define* en términos de supervivencia real. Dada esta definición, es imposible que no sea verdad que los organismos que observamos en la actualidad hayan sobrevivido porque eran los más eficaces. Se dice que la teoría es una «tautología» y, por consiguiente, sin alcance empírico en absoluto. Los creacionistas (p. ej., Morris, 1974) han insistido en esta acusación, pero no han sido los únicos. La crítica es lo suficientemente persistente como para que merezca la pena examinar por qué es una crítica equivocada.

Antes de pasar a ello, debemos aclarar el término «tautología». El primer aspecto importante es que lo único que son tautologías son las *proposiciones*. No todas las proposiciones son tautologías, pero todas las tautologías son proposiciones. Una proposición es lo que se expresa mediante una oración declarativa en un lenguaje determinado; puede ser verdadera o falsa. Pero adviértase que la frase «la supervivencia de los más eficaces» no es una oración declarativa. Si quisiéramos evaluar si «la supervivencia de los más eficaces» es una tautología, primero deberíamos saber exactamente qué proposición deseamos examinar.

¿Qué es lo que convierte en tautología una proposición? Los lógicos aplican este término a una clase especial de verdades lógicas simples. «Está lloviendo o no está lloviendo» es una tautología porque tiene la forma *P o no-P*. La definición de los términos lógicos «o» y «no» es suficiente para garantizar que la proposición es verdadera; no necesitamos atender al vocabulario no lógico de la oración (p. ej., «lloviendo»). La oración «está lloviendo o no está lloviendo» es verdadera por la misma razón que lo es «los cerdos existen o los cerdos no existen». No tiene nada que ver con la lluvia ni con los cerdos.

El término «tautología» se aplica en ocasiones a un ámbito más amplio. Consideremos la oración «para todo x, si x es soltero,

entonces *x* es no-casado» (o, más coloquialmente, «todos los solteros son no-casados»). El significado de los términos lógicos de esta oración *no* es suficiente para garantizar que sea verdadera. Los términos lógicos son «todos» y «si/entonces». Su significado no es suficiente; además, es necesario conocer el significado de los términos no lógicos («solteros» y «no-casados»). La verdad de la oración entrecomillada se sigue de la definición de los términos que contiene. Los filósofos llaman a estas oraciones *analíticas*. Los enunciados cuya verdad o falsedad no se establece por el significado de los términos que contienen se denominan *sintéticos*.

La acusación de que «supervivencia de los más eficaces» es una «tautología» podría formularse, pues, como la afirmación de que cierta proposición es analítica. Pero ¿de qué proposición estamos hablando? Tal vez la proposición a considerar sea la siguiente:

> Los rasgos que se encuentran en las poblaciones actuales están presentes porque estas poblaciones descienden de poblaciones ancestrales en las que dichos rasgos eran los más eficaces de entre las variantes disponibles.

Adviértase, lo primero de todo, que este enunciado no es una tautología; no es una verdad lógica que las poblaciones actuales desciendan de poblaciones ancestrales. Esta implicación de ese enunciado es bastante cierta, pero no es una tautología. En segundo lugar, el enunciado, tomado en su totalidad, es falso. Un rasgo que actualmente sea fijo en una determinada población puede haber alcanzado la fijación por varias razones distintas. La selección natural es una posible causa, pero también lo son la deriva genética aleatoria, la mutación y la migración.

Dicho sea de paso, es curioso que algunos argumentos creacionistas describan la teoría de la evolución como 1) incontrastable, 2) desconfirmada empíricamente y 3) una tautología. Dejando esta confusión a un lado, la cuestión principal es que el enunciado propuesto más arriba no es una tautología y, en cualquier caso, no forma parte de la teoría de la evolución. Lejos de ser una verdad analítica, es una falsedad sintética.

Al afirmar que el enunciado no forma parte de la teoría de la evolución, no estoy diciendo que la teoría no contenga tautologías. Tal vez la siguiente sea una útil definición de eficacia:

> El rasgo *X* es más eficaz que el rasgo *Y* si y sólo si *X* tiene una probabilidad de supervivencia mayor y/o una mayor expectativa de éxito reproductivo que *Y*.

Hay margen para hacer objeciones de poca monta con respecto a la adecuación de este enunciado, pero, sutilezas aparte, es una definición de eficacia razonablemente buena.

El hecho de que la teoría de la evolución *contenga* esta tautología no demuestra que la teoría entera *sea* una tautología. No confundamos la parte con el todo. Lo que quizá resulte más absurdo del «problema de la tautología» es el haber asumido que el estatuto de la teoría entera depende del veredicto relativo a una pequeña proposición (Kitcher, 1982a; Sober, 1984b).

Las dos proposiciones principales de la teoría de la evolución de Darwin son *hipótesis históricas* (Apartado 1.4). La idea de que todas las formas de la vida están relacionadas y la de que la selección natural es la causa principal de la diversidad de las mismas constituyen afirmaciones acerca de un objeto particular (la vida en la Tierra) y acerca de cómo ese objeto ha llegado a tener sus características actuales. Está bastante claro que ninguna de estas dos hipótesis puede deducirse sólo a partir de definiciones. Ninguna es analítica. La teoría bipartita de Darwin no es una tautología.

Traslademos nuestra atención a otra clase de enunciados de la teoría de la evolución y consideremos los enunciados generales «si/entonces» que ofrecen los modelos de los procesos evolutivos. ¿Son enunciados empíricos o verdades definicionales? En física, las leyes generales, como la Ley de la Gravitación de Newton o la Teoría Especial de la Relatividad son empíricas. Por el contrario, muchas de las leyes generales de la biología evolucionista (los enunciados «si/ entonces» proporcionados por modelos matemáticos) parece que son no empíricos. O sea, *a menudo, una vez que ha quedado cuidadosamente establecido un modelo evolucionista, resulta ser una verdad matemática (no empírica).* He discutido en el Apartado 1.5 esta cuestión respecto al argumento de la proporción sexual de Fisher.

Consideremos ahora otro ejemplo. La Ley de Hardy-Weinberg ha recibido a veces la tosca formulación siguiente:

> Si existen genes *p A* y genes *q a* en algún locus de una población, entonces las frecuencias de los tres genotipos *AA*, *Aa* y *aa* serán p^2, $2pq$ y q^2, respectivamente.

CUADRO 3.1. *Quine sobre la verdad* a priori

¿Cómo podemos decir si un enunciado que nos sorprende por obvio es una verdad definicional? Podemos examinar el enunciado y pensar que ninguna observación podría probablemente valer contra él. Pero quizás esto sólo refleje una falta de imaginación por nuestra parte, no el hecho de que el enunciado sea realmente *a priori* (*i.e.*, justificable previa o independientemente de la experiencia).

La tesis de Duhem debe conducir a que nos tomemos en serio este problema. Consideremos qué significa decir que *H* no es una aseveración empírica si aceptamos la idea de que las hipótesis tienen consecuencias empíricas sólo cuando se conjugan con supuestos auxiliares. Estamos diciendo que nunca será razonable para nosotros aceptar supuestos auxiliares *A* que pudieran añadirse a *H*, de tal modo que *H&A* hiciera predicciones que no se sigan de *A* solo. Esto exige una especie de omnisciencia acerca del futuro de la ciencia, cosa que la historia de la ciencia nos ha enseñado que no poseemos.

Immanuel Kant pensaba que la geometría euclidiana y la tesis del determinismo son verdaderas *a priori*. Pensaba que ninguna observación podía valer contra ninguna de ellas. Pero en nuestro siglo se ha descubierto que la geometría euclidiana, cuando se conjuga con una teoría física independientemente plausible, hace predicciones que resultan ser falsas. De igual modo, el determinismo lleva a predicciones falsas cuando se conjuga con una teoría fundamental plausible. Lo primero deriva de la teoría de la relatividad; lo segundo, de la mecánica cuántica. Kant no previó estos nuevos desarrollos teóricos.

Basándose, en parte, en ejemplos como éstos, Quine (1952, 1960) ha llegado a la conclusión de que no hay verdades *a priori* (o analíticas). No voy a discutir aquí esta conclusión radical. Mi objetivo, más modesto, es hacer ver que debemos ser prudentes al afirmar que tal o cual proposición es una tautología. ¿Cómo podemos asegurar que algo que parece ser una verdad definicional lo es realmente?

La idea es que se pueden calcular las frecuencias de diferentes genotipos de los organismos a partir de las frecuencias de los gametos que los producen. La siguiente tabla suele darse como explicación de por qué es cierta la Ley de Hardy-Weinberg:

			Madre	
			p	q
			A	a
Padre	p	A	p^2	pq
	q	a	pq	q^2

El enunciado que aquí se pretende expresar requiere ciertas precisiones. Tenemos que asumir que hay apareamiento al azar y que las frecuencias de los alelos son las mismas en los dos sexos. Tenemos que asumir además que las frecuencias de los gametos están adecuadamente tomadas antes de la fertilización, y que los hijos son censados inmediatamente después de la fertilización (de modo que no haya tiempo para que la selección nos haga un regalo). Con una población de tamaño infinito, las frecuencias genotípicas se siguen de las frecuencias gaméticas.

Dadas todas estas condiciones, la Ley de Hardy-Weinberg parece tener el mismo estatuto que la siguiente proposición, relativa al lanzamiento de monedas:

> Si lanzamos independientemente dos monedas, en cada una de las cuales hay una probabilidad p de que salga cara y q de que salga cruz, entonces la probabilidad de obtener dos caras, una cara y una cruz y dos cruces son p^2, $2pq$ y q^2, respectivamente.

Esta proposición sobre el lanzamiento de monedas es una verdad matemática; es una consecuencia de los términos matemáticos que contiene. El enunciado se sigue de los axiomas de la probabilidad y de la definición de «independencia probabilística». Lo mismo es aplicable a la Ley de Hardy-Weinberg. Las observaciones son bastante innecesarias para verificar cualquier proposición.

Si hacemos un uso suficientemente vago del término «tautología» (de modo que pueda abarcar las verdades matemáticas), entonces muchas de las generalizaciones de la teoría de la evolución son tautologías. Más aún, parece que hemos encontrado una diferencia entre la física y la biología. Las leyes físicas son, con frecuencia, empíricas, pero los modelos generales de la teoría de la evolución típicamente no lo son.

Para los positivistas lógicos, la física era la ciencia paradigmática; para ellos, física quería decir principalmente mecánica newtoniana, teoría de la relatividad y mecánica cuántica. Por supuesto, estos tres cuerpos teóricos contienen *de hecho* leyes empíricas. Sólo había que dar un pequeño salto desde estos ejemplos para llegar a la tesis general de que una teoría científica *es* un conjunto de leyes empíricas.

Esta visión de la ciencia coloca a la teoría de la evolución ante un doble peligro. En primer lugar, las teorías no pueden consistir en hipótesis históricas; por tanto, hablar de la «teoría» de la evolución de Darwin es darle un nombre equivocado. En segundo lugar, a menudo las partes verdaderamente generales de la teoría de la evolución no son empíricas.

La palabra «tautología» tiene una connotación peyorativa. No sólo significa verdad matemática, sino también un truismo vacío. Esta implicación negativa subyace tras la afirmación de que la teoría de la evolución es una «mera» tautología. Pero nadie parece desechar la labor de los matemáticos por ser «mera tautología». La razón es que la matemática puede ser profunda y sus resultados, no obvios.

La misma cuestión es aplicable en gran medida a la construcción de modelos en teoría de la evolución. Tal vez el argumento de la proporción sexual de Fisher, construido como un enunciado «si/entonces», sea una verdad matemática. Aun así, está muy lejos de ser trivial. Y no fue obvio hasta que Fisher formuló el argumento. Gracias a sus intuiciones, podemos ahora encontrar obvio lo que antes estaba bastante poco claro.

El culto a la física y una equivocada concepción de las matemáticas como empresa trivial podrían llevar a rechazar la construcción de modelos en biología evolucionista por no ser genuinamente «científicos»: los modelos no son empíricos, sino «mera» matemática. Pero ¿por qué dejarse seducir por este doble error? «Ciencia» debería usarse como un término que abarcase *todas* las ciencias. Si es que hay más de un tipo de ciencia —si las ciencias difieren unas de otras en aspectos de interés—, debemos reconocer el hecho y entenderlo. No tiene sentido negarle la etiqueta de «ciencia» a la biología evolucionista sólo porque no sea exactamente como la física. Por supuesto que la teoría contiene «tautologías» (verdades matemáticas), pero cualquier teoría las tiene. Algunas de esas «tautologías» constituyen interesantes e importantes guías para nuestra comprensión del mundo de la vida. Por otro lado, hay más cosas en la ciencia que sus modelos matemáticos generales. Las hipótesis históricas describen propiedades de los objetos particulares que se encuentran en el árbol de la vida. Y esas hipótesis son empíricas.

3.5. Superveniencia

Las propiedades físicas de un organismo y del medio en el que habita determinan lo eficaz que es ese organismo. Pero la eficacia de un organismo —lo viable o fértil que sea— no determina cómo deben ser sus propiedades físicas. Esta relación asimétrica entre las propiedades físicas del organismo en su medio y la eficacia del organismo en su medio significa que la eficacia *superviene* a partir de las propiedades físicas (Rosenberg, 1978, 1985).

Otra forma de formular la tesis de la superveniencia es la siguiente: si dos organismos son idénticos en sus propiedades físicas y viven en medios físicamente idénticos, entonces deben tener la misma eficacia. Pero el hecho de que dos organismos tengan la misma probabilidad de supervivencia o el mismo número de crías esperadas no implica que sus medios deban ser físicamente idénticos. Una cucaracha y una cebra difieren en numerosos aspectos, pero puede resultar que ambas tengan una probabilidad de 0,83 de sobrevivir hasta hacerse adultas.

La idea de la superveniencia puede definirse de un modo más general. Un conjunto de propiedades *P* superviene a partir de otro conjunto de propiedades *Q* precisamente cuando las propiedades *Q* de un objeto determinan cuáles son sus propiedades *P*, pero no a la inversa. Si *P* superviene a partir de *Q*, entonces hay una correspondencia de uno-a-muchos de *P* a *Q* (Kim, 1978).

El hecho de que la eficacia supervenga a partir de las propiedades físicas sugiere una tesis más general: *Todas las propiedades biológicas supervienen a partir de las propiedades físicas.* Y esta tesis sobre las propiedades que investiga la biología sugiere otra tesis aún más general: *Todas las propiedades investigadas por otras ciencias distintas de la física supervienen a partir de propiedades físicas.* Esta tesis de superveniencia asigna a la física un estatuto especial entre todas las ciencias. Afirma que el vocabulario de las propiedades físicas proporciona la descripción más fina de los objetos paticulares que pueblan el mundo.

En el Apartado 1.6 presenté una tesis a la que denominé *fisicalismo*, que dice que todo objeto es un objeto físico. De acuerdo con el fisicalismo, el dominio de la psicología y la biología son los objetos físicos que tienen mente y que están vivos, respectivamente. La física pretende caracterizar lo que todos los objetos

físicos tienen en común; su dominio incluye los dominios de otras ciencias.

El concepto de superveniencia constituye una herramienta útil para hacer más preciso el fisicalismo. Para ver por qué lo es debemos considerar qué quiere decir que un objeto es «físico». No significa simplemente que *algunas* de sus propiedades sean físicas; después de todo, aunque un organismo tenga un alma o un *élan vital* inmaterial, sigue pudiendo tener masa y temperatura. Ni significa tampoco que *todas* sus propiedades sean físicas. Es consistente con el fisicalismo que un organismo pueda tener un determinado valor de eficacia y ser un amante de la música, aun cuando tales propiedades no las discuta la física.

Entonces, ¿qué puede estar queriendo decir el fisicalista cuando afirma que todos los objetos son «objetos físicos»? Lo que yo sugiero es esto: *Decir que un organismo es un objeto físico es decir que todas sus propiedades supervienen a partir de sus propiedades físicas*. El concepto de superveniencia ofrece una interpretación más precisa de aquello que el fisicalismo afirma.

Una cuestión planteada en el Apartado 1.6 en torno a la tesis del fisicalismo era si la física, en principio, es capaz de explicarlo todo. Ahora que tenemos ante nosotros la tesis de la superveniencia podemos indagar un poco más en esta cuestión.

Supongamos que advertimos que dos inversiones cromosómicas cambian de frecuencia en una población de *Drosophila* en el transcurso de un año. Una investigación revela que esos cambios se deben a la selección. Descubrimos que un tipo posee una viabilidad mucho mayor que el otro y, por consiguiente, explicamos el cambio de frecuencia diciendo que uno de los tipos tiene un valor de eficacia mucho mayor que el otro.

Nos preguntamos a continuación por las bases físicas de esta diferencia de eficacia. Descubrimos que una de las inversiones cromosómicas produce un tórax más grueso, lo cual aísla mejor a la mosca contra las bajas temperaturas reinantes. Una vez obtenida esta caracterización física, ya no necesitamos usar la palabra «eficacia» para explicar por qué ha cambiado la frecuencia de los rasgos. El concepto de eficacia nos condujo a nuestra explicación inicial, pero los detalles físicos ofrecen una explicación más profunda. Eso no significa que la primera explicación fuera totalmente no-explicativa. La eficacia no es la idea vacía de una virtud

dormitiva. La cuestión es que, aunque la eficacia sea explicativa, parece ser una reserva de terreno para una explicación más profunda que prescinde del concepto de eficacia. En lugar de decir que una de las inversiones cromosómicas tiene una eficacia mayor que la otra, podemos decir que la primera produce un tórax más grueso que la otra y que esta diferencia explica por qué un tipo de mosca sobrevive mejor que el otro.

Este ejemplo sugiere una afirmación general acerca de la relación de la eficacia con las propiedades físicas de un organismo. Supongamos que E es el conjunto de eficacias que caracterizan a los organismos de una determinada población, y $M(E)$, el conjunto de propiedades físicas de aquellos organismos en los que surviene E. La afirmación que podemos considerar ahora es que $M(E)$ explica lo que explica E. Esta tesis puede generalizarse. Sea B las propiedades biológicas que caracterizan a los organismos de una población, y $M(B)$, las propiedades físicas a partir de las que supervienen dichas propiedades biológicas. Podemos considerar la tesis de que $M(B)$ explica lo que explica B. La tesis aún más general que esto sugiere es la de que *existe una explicación física para cualquier fenómeno explicado por otras ciencias distintas de la física.*

¿Hace la tesis de la superveniencia que esta otra tesis acerca de la explicación sea más plausible? Si las propiedades biológicas supervienen a partir de las propiedades físicas, ¿se sigue de ello que las propiedades físicas pueden explicar cualquier cosa que expliquen las propiedades biológicas? Putnam (1975) ha defendido que la respuesta es que no. Consideremos un ejemplo muy simple. Supongamos que tenemos un tablero con un agujero redondo de 6 pulgadas de diámetro. Intentamos pasar por el agujero una clavija cuadrada de 6 pulgadas de lado y no lo conseguimos. ¿Cómo hemos de explicar el hecho de que la clavija no pase por el agujero? Putnam dice que el tamaño y la forma del agujero y de la clavija proporcionan la explicación obvia. Llamémoslas *macropropiedades* del sistema. Otra alternativa sería caracterizar la posición y otras propiedades de cada uno de los átomos de la clavija y del tablero. ¿Explican estas *micropropiedades* por qué la clavija no pasa por el agujero?

Las macropropiedades supervienen a partir de las micropropiedades. La posición de los átomos del tablero y la clavija deter-

minan las macroformas y tamaños, pero no a la inversa. Si las macropropiedades explican por qué no pasa la clavija por el agujero, ¿explican también ese hecho las micropropiedades? Putnam dice que no. La lista exhaustiva de micropropiedades aporta una gran cantidad de información irrelevante. La posición exacta de cada átomo no importa: la microhistoria no es explicativa, según Putnam, porque se refiere a hechos que no son esenciales.

La propuesta de Putnam tiene la consecuencia bastante general de que si las propiedades *X* supervienen a partir de las propiedades *Y*, entonces las propiedades *Y* nunca explicarán lo que explican las propiedades *X*. Si la eficacia explica el cambio de frecuencia del rasgo en la población de *Drosophila*, entonces el tórax más grueso no lo explica. Ciertamente, esta conclusión resulta llamativa aquí.

El argumento de Putnam descansa en el supuesto siguiente: si *C* no es necesario para la ocurrencia de *E*, entonces *C* no es relevante para explicar *E*. Putnam dice que la posición de los átomos es explicativamente irrelevante sobre la base de que la clavija tampoco habría pasado por el agujero aunque la organización de los átomos hubiera sido algo distinta. Pero seguramente es una equivocación ponerle esa constricción al concepto de explicación. La explicación de la muerte de Moriarty es que Holmes le disparó. Cierto que Holmes podría haber usado un arma distinta, y que Moriarty también habría muerto si otro hubiera ejecutado la acción. Para que Moriarty muriera, no era *necesario* que Holmes disparase el arma, pero, con todo, decir que Holmes apretó el gatillo es una explicación perfectamente satisfactoria de la muerte de Moriarty.

Lo que parece plausible es que la enormemente larga lista de átomos individuales y sus propiedades constituye una explicación innecesariamente prolija de por qué la clavija no puede pasar por el agujero. Una explicación repleta de detalles aburridos sigue siendo una explicación, aunque una explicación inferior. Así pues, tal vez debiéramos reformular la tesis de Putnam; la idea no es que las microexplicaciones no sean explicativas, sino que son explicaciones pobres.

El problema de esta sugerencia es que las microhistorias sí ofrecen muchas veces una mayor clarificación. Por ejemplo, mi dolor de cabeza desaparece porque tomo aspirina. No es un ejerci-

cio inútil describir cómo actúan las moléculas de la aspirina sobre distintas partes de mi cuerpo. Las microexplicaciones hacen muchas veces un buen trabajo al explicar lo que también explican las macroexplicaciones.

La física posee un dominio que engloba los campos de la psicología y la biología. Además, es, cuando menos, defendible afirmar que todo evento que tenga una explicación biológica o psicológica también tiene una explicación física. Naturalmente, muchas veces nos resultará imposible *enunciar* la explicación física, tal vez debido a nuestra ignorancia o a que poner por escrito la explicación física llevaría demasiada tinta.

Esta conclusión tentativa presenta a la biología como una disciplina que no parece tener problemas explicativos que pueda llamar propios. *En principio*, la física es capaz de explicar cualquier acontecimiento que la biología aspire a explicar, aunque, *en la práctica*, lo limitado de nuestro conocimiento pueda impedirnos enunciar la explicación física. La autonomía de la biología parece depender, por tanto, de nuestra ignorancia acerca del mundo. La razón por la que tenemos ciencias separadas no es la existencia de distintos problemas explicativos a abordar. Más bien la división del trabajo entre las ciencias es simplemente una estrategia de conveniencia: nos resulta más fácil afrontar distintos problemas si utilizamos diferentes vocabularios.

Aunque no considero que esta conclusión constituya una afrenta a la dignidad de la biología como disciplina, hay otra manera de pensar la relación de la biología con la física. Hasta ahora me he centrado en el problema de explicar *eventos aislados*. Cambia la frecuencia de los rasgos en una población de *Drosophila* y queremos saber por qué. Pero la ciencia tiene otro objetivo, aparte de la explicación de acontecimientos aislados. Las diferentes ciencias también buscan construir marcos descriptivos que caractericen lo que tienen en común distintos acontecimientos aislados. Además de explicar acontecimientos aislados, también queremos describir *pautas generales*.

Es aquí donde el vocabulario de las propiedades supervinientes hace una contribución irreductible. Consideremos el ejemplo con el que comenzábamos este apartado —el concepto de eficacia. Los modelos de selección natural describen cómo cambia una población en respuesta a la variación de eficacia que contiene. Por

ejemplo, el denominado *teorema fundamental de la selección natural* de Fisher (1930) sostiene que la tasa de evolución de una población (cuando la selección natural es la única fuerza en acción) es igual a la varianza (genética aditiva) de la eficacia. Esta generalización comprende la evolución de las orquídeas, las iguanas y los seres humanos. Estas distintas poblaciones difieren en incontables aspectos físicos. Si sólo describiésemos las características físicas, tendríamos que contar una historia diferente acerca de la evolución de cada una de ellas. Pero, cuando abstraemos esas diferencias físicas, podemos ver que hay algo que tienen en común esas distintas poblaciones. La generalización de Fisher acerca de la selección natural no puede reducirse a hechos físicos sobre los objetos vivos precisamente porque la eficacia superviene a partir de esos hechos físicos.

Lo mismo puede decirse de muchas otras generalizaciones en biología. Por ejemplo, las ecuaciones de Lotka-Volterra en ecología describen cómo el número de organismos predadores y el de organismos predados están relacionados dinámicamente. Estas ecuaciones son aplicables a cualquier par de poblaciones en las que los organismos de una predan a los organismos de la otra. ¿Qué es esta relación de *predación*? Los leones predan a los antílopes; la atrapamoscas de Venus caza moscas. ¿Qué es lo que tiene un león en común con una planta carnívora que los convierte a ambos en predadores? No es en virtud de ninguna semejanza física por lo que estos dos organismos se cuentan como predadores. Es verdad que los leones *cazan y comen* antílopes, y las plantas carnívoras *cazan y comen* moscas. Pero los detalles físicos de lo que significa cazar y comer en estos dos casos difieren notablemente. Las categorías biológicas nos permiten reconocer semejanzas entre sistemas físicamente distintos.

Así pues, ¿qué respuesta podemos dar a la pregunta de si la física puede explicar todo lo que puede explicar la biología? En primer lugar, tenemos que dividir la pregunta en dos: 1) Cuando hay una explicación biológica de *por qué ocurre un determinado evento particular*, ¿hay también una explicación física? 2) Cuando hay una explicación biológica de *qué tienen en común varios eventos particulares*, ¿hay también una explicación física? Tal vez la respuesta a 1) sea sí; por lo que se refiere a 2), la respuesta que yo daría es que no. Puede ser que todo acontecimiento aislado tenga

una explicación física, pero eso no quiere decir que todo patrón de acontecimientos pueda caracterizarse con el vocabulario de la física (Sober, 1984b).

3.6. Ventaja y eficacia

A menudo usamos los términos «eficacia» y «ventaja» como intercambiables. Decimos que es ventajoso para las cebras el correr deprisa (más que despacio) cuando son atacadas por predadores. Decimos también que las cebras rápidas son más eficaces que las lentas. Aunque haya una circunstancia especial en la cual estos dos términos sean equivalentes, por lo general no lo son.

Para ver el porqué consideremos una población en la que la selección actúe sobre dos características a la vez. Supongamos que una población de cebras experimenta selección de la velocidad en la carrera *y* selección de la resistencia a la enfermedad. Por razones de simplicidad, imaginemos que los organismos de esa población pueden ser *rápidos* o *lentos*, y *resistentes* a la enfermedad o *vulnerables* a ella.

En principio, hay cuatro combinaciones de rasgos que podría poseer un organismo; se muestran en la siguiente tabla de doble entrada. Las entradas representan la eficacia de cada combinación. Los valores absolutos no importan; atendamos sólo a las desigualdades que implican.

		Enfermedad	
		Resistente	Vulnerable
Carrera	Rápido	4	3
	Lento	2	1

La mejor combinación de rasgos es ser rápido en la carrera y ser resistente a la enfermedad; la peor, ser lento en la carrera y ser vulnerable a la enfermedad. ¿Cómo hemos de valorar las dos combinaciones intermedias? Supongamos que la enfermedad en cuestión es lo sufientemente rara y que los predadores son lo

CUADRO 3.2. *Reducción*

Los científicos hablan a veces de «reduccionismo» y de «reducir» una teoría (o proceso o fenómeno) a otra. Los filósofos han escrito mucho acerca de cómo han de entenderse estas ideas (una revisión en Wimsatt, 1979).

Una lectura de lo que significa el reduccionismo viene sugerida por el texto principal. Puede que «*X* se reduce a *Y*» signifique que *Y* puede explicar todo lo que pueda explicar *X*, pero no a la inversa. Hay una objeción simple a esta sugerencia. Presumiblemente *X&Z* podrán explicar todo lo que explique *X*, pero lo contrario no es verdad. No obstante, ciertamente es una trivialización del concepto de reducción el decir que *X* se reduce a la conjunción *X&Z*, cuando *X* y *Z* son teorías escasamente relacionadas.

Otro punto de partida relacionado ha sido la idea de que *reducción* significa *deducción*. Reducir la teoría *X* a la teoría *Y* es deducir *X* a partir de *Y*. La primera complicación surge cuando nos damos cuenta de que las dos teorías pueden tener vocabularios diferentes. En este caso, la deducción exige que la teoría reductora *Y* sea complementada con principios-puente *P* que muestren cómo se relacionan los dos vocabularios. La propuesta es que *X* se reduce a *Y* cuando *X* puede deducirse de *Y&P*.

Un problema con el que se enfrenta esta propuesta es que los científicos hablan muchas veces de reducir una teoría a otra, aun cuando la teoría reducida sea, en el mejor de los casos, una aproximación. Por ejemplo, es frecuente la interpretación de que la Ley de Mendel de la segregación independiente dice que dos genotipos cualesquiera son estadísticamente independientes. Esta afirmación general no es cierta cuando los genes en cuestión están en el mismo par de cromosomas. Si la ley de Mendel es falsa, no puede deducirse a partir de proposiciones verdaderas de ninguna clase. Aun así, hablamos de reducir la teoría de Mendel a la teoría cromosómica de la herencia. En consecuencia, se ha sugerido que en la reducción deducimos una versión «corregida» de la teoría que se reduce (Schaffner, 1976). El problema es especificar qué significa «corregida». ¿Cuál es la diferencia entre reducir una teoría *a* otra y refutar una teoría *por* otra (Hull, 1976)?

El término «reduccionismo» se usa en un sentido bastante diferente, cuando se aplica a programas de investigación. Supóngase que un programa de investigación asume que un determinado fenómeno está influido por los factores causales $C_1, C_2, \ldots, C_n$. Se anuncia entonces un nuevo programa que intenta demostrar que algunas de esas *n* variables son prescindibles. El nuevo programa será denominado, sin duda, *reduccionista*. Más que postular *n* causas, se dirige a demostrar que el número de variables independientes relevantes puede reducirse. El *adaptacionismo* (Capítulo 5) y la *sociobiología* (Capítulo 7) han sido calificados como reduccionistas en este sentido.

suficientemente comunes como para que sea mejor ser rápido en carrera y vulnerable a la enfermedad que lento y resistente a ésta. Éste es el orden de eficacia representado en la tabla.

Adviértase que ser rápido en la carrera es *ventajoso*. Con independencia de si se es resistente o vulnerable a la enfermedad, es mejor ser rápido que lento ($4>2$ y $3>1$). El mismo razonamiento implica que ser resistente a la enfermedad es *ventajoso*. Independientemente de si se es rápido o lento en carrera, es mejor ser resistente a la enfermedad que vulnerable a ella ($4>3$ y $2>1$).

¿Qué sucederá en la población si la selección natural actúa simultáneamente sobre la variación en velocidad de carrera y en resistencia a la enfermedad? Si nos valemos de la regla según la cual los rasgos más eficaces se hacen más frecuentes y los menos eficaces menos frecuentes, ¿podemos concluir que la más eficaz de las cuatro combinaciones evolucionará hacia la fijación?

La respuesta será negativa si hay una fuerte correlación entre correr rápido y ser vulnerable a la enfermedad. Por razones de simplicidad, imaginemos que todo organismo de la población se sitúa o bien en la parte superior derecha, o bien en la inferior izquierda de la tabla anterior. La selección natural tiene ahora *dos* combinaciones de rasgos sobre las que actuar, no *cuatro*. De ser así, *rápido y vulnerable* evolucionará y *lento y resistente* saldrá de escena. El resultado final es que la frecuencia de un rasgo desventajoso (ser vulnerable a la enfermedad) aumenta y la de un rasgo ventajoso (ser resistente a la enfermedad) disminuye.

No hay nada equivocado en la regla de que los rasgos más eficaces se hacen más frecuentes y los menos eficaces menos frecuentes. (Por supuesto, debe recordarse que el uso de esta regla exige suponer que la selección natural es la única fuerza en acción y que los rasgos son heredables.) Lo importante es que la regla dice que los rasgos más eficaces evolucionan, no que los rasgos *ventajosos* siempre lo hagan.

¿Cuál es la eficacia del rasgo de ser rápido? Es un promedio. Los individuos rápidos en la carrera pueden ser resistentes a la enfermedad (en cuyo caso tienen una eficacia de 4) o vulnerables a ella (en cuyo caso tienen una eficacia de 3). Por tanto, la eficacia de *rápido* es una media ponderada que se sitúa entre 4 y 3, reflejando dicha ponderación la frecuencia con que ocurre el rasgo en esos dos contextos. De igual modo, la eficacia de *lento* debe

situarse entre 2 y 1. De esto se sigue que *rápido* debe de ser más eficaz que *lento*.

Pero esto mismo *no* es aplicable a *resistente* y *vulnerable*. La eficacia del primer rasgo se situará entre 4 y 2, y la del segundo, entre 3 y 1. Qué rasgo sea el que, de hecho, tenga mayor eficacia dependerá de si este par de rasgos está correlacionado con otros rasgos que ejerzan influencia por sí mismos.

Si los dos rasgos evolucionan *independientemente*, entonces los rasgos ventajosos tendrán una mayor eficacia. Ya he demostrado que *rápido* es más eficaz que *lento* con independencia de cuánta correlación haya entre velocidad de carrera y resistencia a la enfermedad. Consideremos ahora cuáles serán las eficacias de la resistencia y la vulnerabilidad a la enfermedad cuando la resistencia es independiente de la velocidad de carrera. Supongamos que en la población hay p individuos *rápidos* y q individuos *lentos* ($p+q=1$). Si la velocidad de carrera es independiente de la resistencia a la enfermedad, entonces la eficacia de *resistente* es $4p+2q$, y la de *vulnerable*, $3p+1q$. El rasgo ventajoso es más eficaz, si el supuesto de independencia se mantiene.

¿Qué es lo que podría causar la correlación de caracteres? Una respuesta es la *pleiotropía*, que se produce cuando un único gen tiene dos efectos fenotípicos. Si el alelo A causa los fenotipos P_1 y Q_1 y el alelo a causa los fenotipos P_2 y Q_2 en una población de organismos haploides, entonces P_1 y Q_1 estarán correlacionados. La correlación fenotípica es debida al hecho de que los dos fenotipos poseen una causa genética común.

Rose y Charlesworth (1981) describen un interesante ejemplo de «pleiotropía antagónica» en la hembra de *Drosophila*. Las hembras con una alta fecundidad en edad temprana tienden a poner menos huevos cuando son más viejas. Existe una correlación entre alta fecundidad en un estadio del desarrollo y baja fecundidad en otro. La mosca más eficaz imaginable, por así decir, tendría alta fecundidad en ambos estadios. Pero debido a una correlación genéticamente inducida, tal combinación de caracteres no está disponible para que la selección actúe sobre ella.

Un segundo mecanismo que puede producir correlación de caracteres es el *ligamiento* genético. Imaginemos de nuevo un organismo haploide en el que el locus-A y el locus-B estén próximos en el mismo cromosoma. En cada locus hay dos alelos. El

CUADRO 3.3. *Correlación*

Consideremos dos rasgos dicotómicos (sí/no). Por ejemplo, supongamos que los individuos de una población pueden fumar (F) o no fumar, y desarrollar cáncer de pulmón (C) o no. El fumar está correlacionado positivamente con el cáncer de pulmón precisamente cuando:

$$P(C/F) > P(C/-F).$$

Una correlación positiva quiere decir que la frecuencia del cáncer entre los fumadores supera la frecuencia del cáncer entre los no fumadores. En el caso de la correlación negativa, inviértase el signo de desigualdad. En el caso de una correlación nula (independencia), sustitúyase la desigualdad por igualdad.

Una correlación positiva no exige que la mayoría de los fumadores desarrollen cáncer. La desigualdad anterior no debe confundirse con:

$$P(C/F) > P(-C/F).$$

Si el 10 % de los fumadores, pero sólo el 2 % de los no fumadores desarrolla cáncer, el fumar y el cáncer están correlacionados positivamente.

La correlación es una relación simétrica; si el fumar está correlacionado con el cáncer, el cáncer también lo está con el fumar. La desigualdad que define la correlación positiva puede también expresarse como sigue:

$$P(F/C) > P(F/-C).$$

Una consecuencia de esta simetría es que correlación y causación deben ser diferentes. La causación no es simétrica; el hecho de que fumar cause cáncer no implica que el cáncer cause el fumar.

Es posible que dos rasgos estén correlacionados aun cuando ninguno sea causa del otro. Esto puede ocurrir cuando ambos son efectos conjuntos de una causa común. Una gota en la lectura del barómetro en el día de hoy está correlacionada con una tormenta mañana, pero ninguna de las dos cosas es causa de la otra, sino que cada una de ellas es un efecto de las condiciones meteorológicas de hoy.

También es verdad que causa y efecto no tienen por qué estar correlacionados. Supongamos que fumar fomenta los ataques cardiacos, pero que, al mismo tiempo, fumar esté correlacionado con algún otro factor que tienda a prevenir los ataques al corazón. Por ejemplo, supongamos que los fumadores tienden a seguir dietas bajas en colesterol, en tanto que los no fumadores tienden a tomar alimentos ricos en colesterol. Si el fumar incrementa causalmente los ataques cardiacos en la misma medida en que las dietas bajas en colesterol tienden a prevenirlos, puede resultar que $P(A/F) = P(A/-F)$. De hecho, si el colesterol bajo previene los ataques cardiacos más de lo que los fomenta el fumar, podría resultar que $P(A/F) < P(A/-F)$. Por tanto, un factor causal y su efecto pueden estar correlacionados positivamente, negativamente o no estar correlacionados.

Decir que un rasgo es ventajoso evolutivamente equivale a decir que *promueve causalmente* la supervivencia y/o el éxito reproductivo. Decir que un rasgo es más eficaz que su alternativa equivale a decir que está *correlacionado* con la supervivencia y/o el éxito reproductivo. Puesto que causa y correlación son diferentes, hay una diferencia entre decir que un rasgo es ventajoso y decir que es más eficaz que su alternativa.

ligamiento entre los dos *loci* implica que el supuesto de independencia falla. Con una correlación perfecta de los alelos (*A, a, B, b*), la población contiene sólo dos combinaciones (*AB* y *ab*), no cuatro. Si cada alelo tiene su propio efecto fenotípico, el resultado será una correlación de caracteres fenotípicos.

El término «supergen» se suele aplicar a un conjunto de genes fuertemente ligados que contribuyen a un mismo fenotipo o a fenotipos relacionados. En muchas plantas, la fertilización cruzada es promovida por un mecanismo denominado «heterostilia». Las plantas adoptan dos formas: las *borla* tienen estilos cortos y anteras largas, las *alfiler* presentan la disposición inversa. En la prímula *(Primula vulgaris)*, hay ligamiento entre el gen para el estilo corto y el gen para las anteras largas (Ford, 1971). La correlación inducida por el ligamiento se considera ventajosa en este caso.

En el Capítulo 5 consideraré el significado evolutivo de los mecanismos a los que me acabo de referir. Por ahora, lo que pretendo es simplemente describir lo que implican, no comentar su frecuencia o importancia. La cuestión es ver cómo lo ventajoso y la eficacia pueden seguir caminos separados. El hecho de que sea bueno poseer un rasgo (o mejor que poseer el alternativo) no significa que ese rasgo posea la eficacia mayor.

Este desacoplamiento de los conceptos de eficacia y ventaja es una consecuencia inmediata de cómo se define la eficacia. A los biólogos no les importa realmente la eficacia de los organismos individuales —ninguno se tomaría la molestia de desarrollar un modelo sobre la eficacia del Atún Charlie. Lo que a los biólogos les importa es la eficacia de los *rasgos. La eficacia de un rasgo es simplemente la media de las eficacias de los organismos que poseen ese rasgo.* Un determinado rasgo puede encontrarse en muchos

CUADRO 3.4. *Auto-stop e inteligencia*

Darwin y el codescubridor de la teoría de la evolución por selección natural, Alfred Russel Wallace, no estaban de acuerdo sobre los orígenes evolutivos de la inteligencia humana (Gould, 1980b). Wallace mantenía que la selección natural no puede explicar las capacidades mentales que no proporcionan ningún beneficio práctico para la supervivencia o la reproducción. Un ojo agudo es ventajoso para cazar y recolectar, pero ¿por qué habría de favorecer la selección natural el talento musical o la capacidad de inventar nuevas ideas científicas? Wallace pensaba que la selección natural puede dar cuenta de las habilidades prácticas, pero no de las capacidades superiores.

Darwin, en cambio, defendía que la selección natural puede explicar esas capacidades superiores, aun cuando no fueran útiles para nuestros antepasados. Darwin pensaba que las capacidades superiores *hacen auto-stop* a las inferiores. Las capacidades que ayudaron a nuestros antepasados a resolver problemas prácticos cruciales para la supervivencia están correlacionadas con las que ahora nos sirven a nosotros para resolver problemas teóricos y que no tienen consecuencias prácticas en absoluto.

¿Cómo se aplica a esta disputa la distinción entre *selección de* y *selección para*?

organismos que difieran entre sí en numerosos aspectos. Las cebras rápidas de nuestro ejemplo pueden ser resistentes a la enfermedad o vulnerables a ella; pueden ser buenas en la digestión de grasas o no, y así sucesivamente. Los organismos rápidos poseen distintas eficacias; la eficacia del rasgo es la media de esos diferentes valores.

Una consecuencia de esta definición de la eficacia de un rasgo es que dos rasgos que se encuentren exactamente en los mismos organismos deben tener la misma eficacia. Con una correlación perfecta, los organismos rápidos son los vulnerables a la enfermedad. Si eso es así, *rápido* y *vulnerable* deben tener el mismo valor de eficacia. Pero a pesar de esta comunidad, aún podemos describir una diferencia entre los dos rasgos. Los organismos sobreviven *porque* son rápidos, *a pesar de* ser vulnerables a la enfermedad. Es decir, hay *selección para* ser rápido, pero no hay *selección para* ser vulnerable a la enfermedad.

Decir que hay selección para un rasgo *(rápido)* y en contra de otro *(lento)* es hacer una afirmación acerca de cómo *contribuyen causalmente* esos rasgos a la supervivencia y el éxito reproductivo

del organismo. Por otra parte, decir sólo que un rasgo es más eficaz que otro no es decir nada de *por qué* los organismos que poseen el primero tienden a hacerlo mejor que los que poseen el segundo. Un rasgo puede ser más eficaz que otro porque confiere una ventaja *o* porque está correlacionado con otro rasgo que es el que confiere la ventaja.

Cuando *rápido* y *vulnerable* presentan una correlación perfecta, el proceso de selección hará que aumente la frecuencia de esa combinación de rasgos. Durante el proceso, los individuos rápidos resultan seleccionados. Como los individuos rápidos son los que son vulnerables a la enfermedad, también es verdad que los individuos vulnerables son seleccionados. Así pues, los dos enunciados son verdaderos: hay *selección de* los individuos rápidos, y hay *selección de* los individuos vulnerables. No obstante, cuando consideramos *por qué* ha aumentado la frecuencia de los rasgos, no podemos citar los dos rasgos de forma intercambiable. Ha habido *selección para* ser más rápido, pero no la ha habido *para* ser más vulnerable a la enfermedad. La expresión «selección para» describe las causas, en tanto que «selección de» describe los efectos (Sober, 1984b).

3.7. La teleología naturalizada

Los biólogos hablan de las «funciones» de diversos dispositivos. Por ejemplo, dicen que la función del corazón es bombear sangre. ¿Qué puede querer decir esto? Después de todo, el corazón hace muchas cosas. Bombea sangre, pero también hace ruido y ocupa espacio en el pecho. ¿Por qué se dice que su función es bombear sangre, y no hacer ruido u ocupar espacio? Para comprender las afirmaciones acerca de las funciones, debemos determinar cuál o cuáles de los efectos que un dispositivo posee forma parte de su función.

Tal vez el concepto de función se vea más claro cuando lo aplicamos a artefactos. No tenemos problemas para discernir la función de un cuchillo porque los cuchillos se crean y se usan con ciertas intenciones. Las personas fabrican cuchillos para que otras personas puedan usarlos para cortar. Naturalmente, la gente puede tener otros motivos para fabricar cuchillos (p. ej., obtener

ganancias), y también diferentes propósitos al usarlos (p. ej., como símbolo de *status*). Estas complicaciones hacen posible que un fabricante de cuchillos diga «La función de este cuchillo es acaparar el mercado». Y un rey podría decir «La función de este cuchillo es representar mi autoridad». Pero nótese que estos comentarios tienen algo en común: digamos que la función de un cuchillo es cortar, ganar dinero o representar autoridad. La afirmación es verdadera debido a las intenciones de los agentes humanos.

Esto plantea la pregunta sobre qué puede significar aplicar el concepto de función a objetos que no son producto de la manufactura del hombre. Si los organismos fuesen producto de un diseño inteligente, el corazón podría entenderse de la misma forma que el cuchillo. Hablar de la función del corazón sería hablar de las intenciones que Dios tenía cuando nos dotó de un corazón. Pero cuando queremos dar una explicación puramente naturalista del mundo de la vida, ¿cómo puede la idea de función tener sentido literal alguno? Tal vez implica un antropomorfismo inaceptable, vestigio de una época pasada en la que los objetos vivos se pensaban como productos de un diseño inteligente.

Esta sospecha de que la biología debería ser purgada de los conceptos funcionales se ve fomentada por el hecho de que la revolución científica del siglo XVII eliminó la teleología de la física. La física de Aristóteles, como el resto de su visión de la naturaleza, estaba saturada de teleología. Aristóteles pensaba que las estrellas, no menos que los organismos, habían de entenderse como sistemas dirigidos a un objetivo. Un *telos* interno llevaba a los objetos pesados a caer hacia el lugar donde está el centro de la Tierra. Los objetos pesados tenían esa función. La física newtoniana hizo posible pensar que un meteoro puede simplemente no tener función alguna; se comporta como lo hace debido a su conformidad con la ley científica. Hablar de funciones y objetivos es bastante superfluo. Puede ser que el progreso en biología pase por una emancipación similar de las nociones funcionales.

Darwin está adecuadamente considerado como un innovador que impulsó la causa del materialismo científico. Pero su efecto sobre las ideas teleológicas fue bastante diferente del de Newton. Más que desterrarlas de la biología, Darwin fue capaz de mostrar cómo podían hacerse inteligibles desde un marco naturalista. La teoría de la evolución nos permite responder a las dos preguntas

conceptuales sobre la función que planteábamos antes. Otorga sentido a la idea de que sólo alguno o algunos de los efectos de un mecanismo son funciones de dicho mecanismo («la función del corazón es la de bombear sangre, no la de hacer ruido»). La teoría también muestra cómo el asignar una función a un objeto no exige ningún antropomorfismo ilícito; no requiere la pretensión de que los organismos sean artefactos.

Hay una cierta variación en la utilización que hacen los biólogos evolucionistas de términos como los de «función» o «adaptación», pero también hay ciertas distinciones clave que son ampliamente aceptadas. Lo que es crucial es ver esas distinciones; cómo las llamemos no importa tanto.

Decir que un rasgo es una «adaptación» es decir algo no sobre su utilidad actual, sino sobre su historia. Decir que el corazón de los mamíferos es (actualmente) una adaptación para bombear sangre es decir que los mamíferos actuales tienen corazón porque ancestralmente tener un corazón confirió una ventaja en eficacia; ese rasgo evolucionó porque hubo selección para tener un corazón, y el corazón se ha seleccionado porque bombea sangre. El corazón hace ruido, pero no es una adaptación para hacer ruido. El corazón no evolucionó *porque* hiciera ruido, sino que esta propiedad evolucionó como resultado incidental; hubo *selección de* un productor de ruido, pero no *selección para* hacer ruido. Más en general, podemos definir el concepto de *adaptación* del siguiente modo:

> La característica *c* es una adaptación para realizar la tarea *t* en una población, si y sólo si los miembros de esa población poseen *c* en la actualidad porque, ancestralmente, hubo selección para poseer *c* y *c* confirió una ventaja en eficacia porque realizaba la tarea *t*.

Un rasgo puede ser útil en la actualidad porque realiza la tarea *t*, aunque no sea por eso por lo que ha evolucionado. Por ejemplo, las tortugas de mar usan sus patas delanteras para excavar en la arena agujeros donde depositar sus huevos (Lewontin, 1978). Las patas resultan útiles para esa tarea, pero no son adaptaciones para excavar nidos. La razón es que las tortugas de mar poseían patas mucho antes de que ninguna tortuga saliera del mar para construir nidos en la playa.

Por el contrario, una adaptación puede carecer de utilidad en la actualidad. Supongamos que las alas han evolucionado en algún linaje porque facilitan el vuelo. Esto significa que las alas son adaptaciones para el vuelo. El medio puede cambiar después, de modo que el vuelo resulte perjudicial —por ejemplo, porque aparezca un nuevo predador especializado en predación aérea. Aun en ese caso, el ala sigue siendo una adaptación para el vuelo, aunque en la actualidad el vuelo reduzca la eficacia del organismo.

De lo anterior se sigue que *adaptación* y *adaptativo* no son conceptos intercambiables. Un rasgo es adaptativo en la actualidad si proporciona alguna ventaja. Un rasgo es una adaptación si existe en la actualidad porque un cierto proceso de selección tuvo lugar en el pasado. Los dos conceptos describen distintos estadios temporales en la historia del rasgo: cómo llegó hasta aquí y qué significado tiene para los organismos que lo poseen en la actualidad. Un rasgo puede ser una adaptación sin que en la actualidad sea adaptativo. Y también puede ser adaptativo actualmente sin ser una adaptación (por ejemplo, si ha surgido ayer por mutación).

El concepto de adaptación se usa a veces de una forma un poco más abarcativa. De un rasgo se dice que es una adaptación para realizar una determinada tarea, si se ha hecho común, o ha seguido siendo común, porque realiza esa tarea. Aquí, el término «adaptación» se aplica tanto a la evolución inicial como al mantenimiento posterior del rasgo.

En la evolución, es frecuente que los rasgos que evolucionaron por una determinada razón alcancen una cooperación para realizar alguna otra tarea distinta. Por ejemplo, la uretra del pene evolucionó originalmente porque era un conducto para la orina; sólo después se convirtió en un conducto para el esperma. Tal vez ahora el rasgo se mantenga por ser un conducto para ambas cosas. Si usamos el concepto de adaptación en el sentido extenso que acabamos de describir, entonces esa estructura es una adaptación para ambas tareas. Si lo usamos en el sentido más restringido, la uretra del pene es una adaptación para una tarea, pero no para la otra.

No voy a tomar partido a propósito de cuál de las dos definiciones sea «realmente» correcta. Ambas son lo suficientemente claras; cuál adoptemos es una cuestión de conveniencia. Yo voy a optar por la más restringida. La cuestión importante es que, tanto

en su definición más restringida como en la más amplia, la adaptación es un concepto histórico. Ya sea cuando describimos por qué un rasgo se hizo común o cuando tratamos de por qué se ha mantenido después en la población, estamos hablando en pasado. Adaptación no es lo mismo que utilidad actual.

Además de distinguir la idea de que un rasgo es una *adaptación* de la idea de que un rasgo es adaptativo, necesitamos también establecer una distinción dentro del concepto mismo de adaptación. «Adaptación» puede referirse a un *proceso*, pero también puede referirse a un *producto*. La evolución de un ala supone el proceso de adaptación; el ala resultante es el producto de ese proceso. Con respecto al proceso de adaptación, debemos distinguir *adaptación ontogenética* de *adaptación filogenética*. Un organismo capaz de aprender es capaz de adaptarse a su medio. Modifica su comportamiento. Un conejo, por ejemplo, puede aprender dónde viven los zorros y evitar con ello ir a esos lugares. En este caso, el cambio tiene lugar durante la vida de un organismo. El organismo cambia su comportamiento y se beneficia de ello.

El proceso de adaptación que se discute en la teoría de la evolución es filogenético, no ontogenético. La coloración protectora puede evolucionar en una población de conejos porque los conejos camuflados evitan a los predadores con más éxito que los no camuflados. En este proceso de adaptación no hay ningún conejo individual que cambie de color, pues los conejos no son camaleones. Pero la selección natural modifica la composición de la población.

En el proceso de adaptación ontogenética es fácil saber quién (o qué) se está adaptando. Un conejo determinado cambia su comportamiento y obtiene un beneficio al hacerlo. Pero en el proceso de adaptación filogenética, ¿quién (o qué) está ejerciendo la adaptación? Cuando evoluciona la coloración protectora, ningún conejo individual se está adaptando, puesto que ningún organismo individual está cambiando. ¿Diríamos que la población se está adaptando porque esté cambiando su composición? Eso puede resultar engañoso, puesto que las poblaciones a menudo evolucionan por razones que nada tienen que ver con que los cambios les beneficien o no. Como discutiremos en el Capítulo 4, suele considerarse que la selección natural favorece los rasgos porque benefician a los organismos, no porque resulten ser beneficiosos

para el grupo. La coloración protectora ha evolucionado (podemos suponer) porque era buena para los conejos como individuos, no porque fuera buena para el grupo.

Hasta ahora no he dicho nada sobre cómo ha de entenderse el concepto de *función*. Los filósofos que han abordado esta cuestión se dividen en dos facciones. Los hay que, como Wright (1976), tratan la función biológica en el sentido en que yo he caracterizado la adaptación; para ellos, adscribir una función a algún dispositivo equivale a hacer una propuesta acerca de por qué está presente. Con respecto a los rasgos de los organismos, la asignación de funciones hace referencia a la evolución por selección natural. Y cuando adscribimos una función a un artefacto, estaríamos describiendo por qué se inventó o por qué se puso en circulación. Esta es la *perspectiva etiológica de las funciones*. La asignación de funciones constituye una hipótesis acerca de los orígenes.

La otra facción filosófica rechaza la idea de que la función sea equiparada con la adaptación. Por ejemplo, Cummins (1975) mantiene que adscribir una función a un determinado dispositivo no es hacer una propuesta acerca de por qué está presente dicho dispositivo. Una función de las patas anteriores de la tortuga de mar es excavar nidos, aun cuando no sea por eso por lo que las tortugas tienen patas delanteras. Para Cummins, las patas tienen esa función porque las patas delanteras contribuyen a una mayor capacidad del organismo.

Una crítica planteada en contra de la perspectiva etiológica es que los biólogos del pasado asignaban con acierto funciones a distintos órganos sin haber oído siquiera hablar de la teoría de la evolución. William Harvey se dio cuenta en el siglo XVII de que la función del corazón era bombear sangre. Los antietiologistas sostienen que Harvey estaba haciendo una afirmación sobre *lo que hace el corazón*, no sobre *por qué tenemos corazón*.

Otra crítica a la perspectiva etiológica es que genera algunas consecuencias un tanto extravagantes. Boorse (1976) describe a un hombre que no consigue hacer ejercicio porque está obeso. Su obesidad persiste porque no consigue hacer ejercicio. Pero sonaría raro decir que la función de su obesidad es impedirle hacer ejercicio. Esto sugiere que es un error hacer equivalentes las aseveraciones sobre la función y las explicaciones de por qué está presente un rasgo.

Por otro lado, la teoría de Cummins ha sido criticada como demasiado permisiva por la adscripción de funciones que entraña. El corazón tiene un peso determinado. Contribuye a la capacidad general del organismo añadiendo a la báscula algunas libras. Pero sonaría extraño decir que una función del corazón es pesar lo que pesa. El problema es que, en la teoría de Cummins, parece perderse la distinción entre función y mero efecto. Todo efecto de un órgano puede contarse como una de sus funciones, si estamos dispuestos a considerar el modo en que ese efecto influye en el organismo como totalidad.

Existen otras teorías de la función, además de las dos ahora mencionadas, pero no voy a juzgarlas aquí. Tal vez debamos contemplar el concepto de adaptación, tal como lo hemos definido aquí, como la única roca firme en todo este movedizo océano semántico. Si se entiende que la función significa adaptación, queda bastante claro lo que significa el concepto. Si un científico o filósofo utiliza el concepto de función en algún otro sentido, debemos pedirle que nos aclare el concepto. El de *función* no es un concepto que pueda tomarse en su sentido literal inmediato.

El término «función» está con frecuencia en boca de los biólogos. Pero eso no quiere decir que sea un término teórico de alguna teoría científica. «Función» no es como «coeficiente de selección» o «deriva genética al azar». Se utiliza para hablar sobre teorías, pero no aparece de modo ineliminable *en* ninguna teoría. Harvey descubrió algo importante que *hace* el corazón. Lo que menos podía sospechar Harvey era que el comportamiento del corazón fuese producto de la evolución. En la medida en que podamos hablar con claridad de las actividades actuales y su relación con la historia, nuestro marco descriptivo estará asentado sobre una base firme.

Una característica interesante de todas las explicaciones filosóficas existentes acerca de lo que significa el concepto de función es que son *naturalistas*. Aunque las teorías varían, todas mantienen que las pretensiones funcionales son perfectamente compatibles con la teoría biológica actual. Ninguna de ellas requiere que los sistemas-dirigidos-a-objetivos posean algún ingrediente inmaterial que los oriente hacia sus estados finales apropiados. Sea cual sea la asociación que la teleología pueda haber tenido con el vitalismo en el pasado (Apartado 1.6), no hay razón alguna por la que los

conceptos funcionales no puedan caracterizar a los sistemas que están hechos de materia y nada más. La razón por la que el concepto de adaptación es aplicable a los organismos, pero no a los meteoros, no es que los objetos vivos contengan ingredientes inmateriales. La diferencia deriva de las respectivas historias, que son muy diferentes. Los procesos de selección son causa de que estén presentes ciertas características de los objetos porque, en el pasado, confirieron ventajas de supervivencia y reproductivas. Otras características están presentes por razones bastante diferentes. Esta distinción puede dar sentido a la idea de que la adscripción de funciones se aplica a ciertas características de los objetos, pero no a otras.

Sugerencias para futuras lecturas

Rosenberg (1978, 1985), lo mismo que Sober (1984a), discuten la superveniencia de la eficacia y otros conceptos biológicos. Mills y Beatty (1979) defienden la interpretación de la eficacia como propensión. Ayala (1974) establece útiles distinciones entre reduccionismo *ontológico, metodológico* y *epistemológico.* Brandon (1978) defiende que el Principio de Selección Natural es el principio central de la biología evolucionista y que constituye un principio que no se puede someter a contrastación, aunque sus casos particulares sí puedan serlo. Williams (1973) sostiene que el problema de la tautología puede resolverse axiomatizando la teoría de la evolución y tratando el concepto de eficacia como un concepto no definido. Lewontin (1978) y Burian (1983) ofrecen útiles discusiones sobre el concepto de adaptación, y Sober (1984b) describe un juego de selección que ilustra la diferencia entre *selección de* y *selección para.* Mayr (1974) distingue entre *teleología* y *teleonomía* y explica cómo se usa este último concepto en la biología evolucionista.

Capítulo 4

EL PROBLEMA DE LAS UNIDADES DE SELECCIÓN

4.1. Jerarquía

Somos organismos. Por esa razón, puede que nos sorprenda lo poco problemático, e incluso obvio, del hecho de que los genes y órganos tengan la función de servir a los organismos en los que se encuentran. Nos parece natural decir que el corazón tiene la función de mantener vivo al organismo; describimos la función de los genes como la de ayudar a construir piezas útiles del fenotipo del organismo. Cuando el corazón o los genes amenazan la vida del organismo, decimos que han funcionado *mal*. Invertir este panorama aparece como un notorio alejamiento de la realidad, la sustancia de la que está hecha la ciencia-ficción. ¿Por qué no pensar en los organismos como algo que existe para los órganos o genes que contienen? ¿Existe el corazón para servirnos a nosotros, o existimos nosotros para servir a nuestro corazón? ¿Satisfacen los genes las funciones de los organismos, o son los organismos simples máquinas de supervivencia que los genes construyen en su propio beneficio (Dawkins, 1976)?

Éste era el problema al que dio expresión Samuel Butler (el autor de la novela utópica *Erewhon*, del siglo XIX) cuando dijo que «una gallina es sólo el procedimiento que tiene un huevo para hacer otro huevo». ¿Tienen los gametos la función de producir

organismos, o son los organismos los que tienen la función de producir gametos? ¿O acaso es arbitrario imponer una asimetría funcional al hecho simétrico de que los gametos producen organismos y los organismos producen gametos?

Vamos a darle una formulación más general a este rompecabezas. Tengamos presente el hecho de que la naturaleza muestra una jerarquía de organización con múltiples niveles. Considérese la secuencia de inclusiones de genes, cromosomas, células, órganos, organismos, poblaciones locales de miembros de la misma especie (*demos*), y comunidades multiespecíficas de demos en interacción. Si los órganos tienen la función de ayudar a los organismos, ¿es también cierto que los organismos tienen la función de ayudar al grupo al que pertenecen?

Este problema relativo a la *función* se hace más preciso cuando se formula en términos del concepto de *adaptación*. Elijamos objetos de cualquier nivel de la jerarquía. Consideremos, por ejemplo, a los organismos. Decir que una propiedad de un organismo es una adaptación equivale a decir que ha evolucionado porque ha habido selección para esa propiedad (Apartado 3.7). Atendamos ahora más de cerca a la cuestión de *por qué* ha habido selección para ese rasgo. ¿Ha evolucionado la propiedad porque beneficiaba a los *organismos* que poseían el rasgo, porque beneficiaba a los *grupos* en los que el rasgo se expresaba o porque beneficiaba a objetos de algún otro nivel? La misma pregunta puede formularse en relación con objetos de otros niveles. Los grupos poseen distintas propiedades que han evolucionado a causa de la selección natural. ¿Han evolucionado porque ayudaban a los *grupos* a evitar la extinción, como consecuencia de lo que era bueno para los *organismos* del grupo, o por alguna otra razón?

Estamos ante la cuestión básica que ha dado en llamarse *problema de las unidades de selección*. Voy a definir este concepto a través de dos casos especiales y después, en general:

> El organismo es una unidad de selección en la evolución del rasgo *R* en el linaje *L* si y sólo si *R* ha evolucionado en *L* porque *R* confería un beneficio a los organismos.
>
> El grupo es una unidad de selección en la evolución del rasgo *R* en el linaje *L* si y sólo si *R* ha evolucionado en *L* porque *R* confería un beneficio a los grupos.

X es una unidad de selección en la evolución del rasgo *R* en el linaje *L* si y sólo si *R* ha evolucionado en *L* porque *R* confería un beneficio a los *X*.

Un rasgo que ha evolucionado porque beneficia a los organismos que lo poseen es una adaptación organísmica; si ha evolucionado porque beneficia a los grupos en los que se encuentra, entonces es una adaptación de grupo. El problema de las unidades de selección es determinar qué clase de adaptaciones se encuentran en la naturaleza.

Merecen ser destacadas dos características lógicas de estas definiciones. La primera es que la cuestión de las unidades de selección concierne a la historia evolutiva, no a la utilidad actual. Los grupos pueden poseer en la actualidad diversos rasgos que les sirven para evitar la extinción, pero otra cuestión es que esos rasgos hayan evolucionado *porque* tengan ese efecto. Si han evolucionado por alguna otra razón, entonces esos rasgos aportan un *beneficio fortuito al grupo*; no son *adaptaciones de grupo*. (Este punto está relacionado con la distinción establecida en el Apartado 3.7 entre decir que un rasgo es una *adaptación* y decir que es *adaptativo*.)

El segundo aspecto lógico es que la definición permite la posibilidad de que distintos rasgos hayan evolucionado por diferentes razones y de que un mismo rasgo haya evolucionado por varias razones. Puede que algunos rasgos sean adaptaciones organísmicas, mientras que otros sean adaptaciones de grupo. Además, también es posible que un determinado rasgo haya evolucionado porque beneficia al mismo tiempo a objetos de niveles distintos de la organización. Esto significa que la pregunta «¿Cuál es la unidad exclusiva de selección en toda la evolución?» puede esconder una presuposición falsa. Aun cuando pudiera haber una unidad exclusiva de selección en todos los procesos de selección acaecidos alguna vez, no debemos asumir eso en nuestra formulación del problema, sino que deberíamos argumentarlo explícitamente.

La cuestión planteada por el rompecabezas de Butler sobre la gallina y el huevo puede transponerse a la contraposición entre la adaptación de grupo e individual: ¿hay alguna diferencia objetiva entre decir que un rasgo es una adaptación de grupo y decir que es una adaptación organísmica? ¿Por qué no es una cuestión de

convención describir un rasgo como algo que ha evolucionado por el bien del organismo o por el bien de la especie?

La respuesta a esta pregunta puede darse en una sola palabra: *altruismo*. Un rasgo altruista es un rasgo perjudicial para el individuo que lo posee, pero ventajoso para el grupo. Si el organismo fuese la única unidad de selección, entonces la selección natural trabajaría *en contra* de la evolución del altruismo. Pero si el grupo es algunas veces la unidad de selección, entonces la selección natural *favorecerá* en ocasiones los rasgos altruistas. El problema de las unidades de selección no puede establecerse por una convención que lo estipule, ya que las distintas concepciones sobre las unidades de selección hacen predicciones contrarias con respecto a qué rasgos son los que van a evolucionar por selección natural. La cuestión importante es que puede haber *conflictos de intereses* entre los objetos de distintos niveles de la organización: lo que es bueno para el grupo puede no serlo para el organismo.

Para aclarar esta idea, consideremos dos ejemplos de rasgos que, a primera vista, parecen ser altruistas. Las abejas melíferas se desentrañan a sí mismas cuando pican a algún extraño al nido. Sacrifican, por tanto, su propia vida y ayudan al grupo al que pertenecen. De forma similar, los córvidos suelen emitir gritos de aviso cuando se aproxima un predador. Este comportamiento coloca en desventaja a los centinelas; los otros miembros del grupo resultan beneficiados, mientras que los centinelas atraen la atención de los predadores hacia sí mismos. Por supuesto, los costes y beneficios pueden no ser lo que parecen a simple vista. Si al predador le resulta difícil localizar el grito de alarma o si éste en realidad protege al centinela, al hacer que el resto de la bandada inicie una actividad frenética, entonces la conducta del centinela no sería realmente altruista. Pero si renunciamos a estas complicaciones por el momento, podemos considerar el aguijón barbado de la abeja y el grito de alarma del córvido centinela como rasgos que parecen malos para los organismos que los poseen, pero buenos para el grupo.

Al presentar estos rasgos como ejemplos *prima facie* de altruismo, no estoy diciendo que las abejas o los córvidos tengan motivos psicológicos altruistas. El concepto evolucionista de altruismo se refiere sólo a los efectos de eficacia, para el individuo y para los otros, del comportamiento en cuestión. Así, las plantas y los virus pueden ser altruistas, aunque no tengan mente.

Si los organismos compiten contra otros organismos dentro de los confines de una población, entonces la selección natural favorecerá a los organismos egoístas más que a los altruistas. Los individuos egoístas son «trotamundos que van por libre»; reciben los beneficios de las donaciones altruistas sin tener que incurrir en el coste de hacer donaciones ellos mismos. Por otra parte, si los grupos compiten contra otros grupos y si los grupos de altruistas lo hacen mejor que los grupos de individuos egoístas, entonces el altruismo puede evolucionar y mantenerse. Las adaptaciones organísmicas evolucionan por un proceso de selección organísmica; las adaptaciones de grupo evolucionan por un proceso de selección de grupo. El problema de las unidades de selección, puesto que concierne a las clases de adaptaciones que se encuentran en la naturaleza, tiene que ver con las clases de procesos de selección que han producido los rasgos que observamos.

El problema de las unidades de selección nos viene acompañando desde Darwin. Aunque algunas veces se ha dicho que Darwin sostenía que los rasgos evolucionan porque son «buenos para la especie», lo cierto es que casi nunca pensó así la selección natural. Consideremos, por ejemplo, la posición que adoptó en su disputa con Wallace acerca de la explicación apropiada de la esterilidad de los híbridos (Ruse, 1980). Si los híbridos (el resultado de un apareamiento entre individuos de distinta especie) son normalmente estériles o inviables, tendría sentido que los organismos restringieran sus apareamientos a los miembros de su propia especie. Pero dado que los apareamientos entre especies ocurren de hecho, ¿cómo explicar que la progenie de esos apareamientos sea a menudo estéril? Claramente, el ser estéril no redunda en beneficio del propio organismo híbrido, ni tampoco es que los padres obtengan una ventaja al tener hijos incapaces de reproducirse. Por tanto, ¿cómo explicar la esterilidad de los híbridos?

Wallace defendía que el rasgo es una adaptación a nivel de especie; él sostenía que el hecho de que los híbridos sean estériles es ventajoso para la especie. De ese modo, la especie no se mezcla con otra y conserva, por consiguiente, sus propias características distintivas. Para Wallace, la esterilidad de los híbridos ha evolucionado porque es buena para la especie aun a pesar de que el rasgo no sea bueno para los propios híbridos estériles.

Darwin rechazaba este argumento; prefería la hipótesis de que la esterilidad de los híbridos no es una adaptación para nada. Es un *resultado incidental* (Apartado 3.7), un subproducto de la selección al actuar ésta dentro de cada una de las especies en cuestión. En la especie *X* evoluciona un tipo de fenotipo y en la especie *Y* evoluciona otro. En cada caso, los rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales evolucionan a causa de las ventajas que confieren a los organismos. Una consecuencia de los distintos procesos de evolución que tienen lugar dentro de cada especie es que los organismos de las dos especies se hacen bastante diferentes. Eso significa que los apareamientos entre especies raramente ocurren, que raramente producen descendencia viable y que la descendencia producida raramente es fértil. Puede ser que la esterilidad de los híbridos proporcione un beneficio fortuito a las especies, pero no es una adaptación a nivel de la especie.

De entre las muchas explicaciones seleccionistas de Darwin, prácticamente todas despliegan el concepto de selección individual, no de grupo. No obstante, hay unos cuantos contextos en los que Darwin abandona la interpretación individualista de la adaptación. Uno de ellos está en el *Origen del hombre*, cuando discute sobre la moralidad humana. He aquí cómo expone Darwin el problema (pág. 183 de la traducción castellana, 1966, vol. 1):

> «Es extremadamente dudoso que fuera mayor la progenie de los padres que desarrollaron mayor simpatía y bondad o de los más leales a sus compañeros que la prole de los egoístas y los falsos pertenecientes a la misma tribu: la persona que está dispuesta a sacrificar su vida antes que traicionar a sus amigos —se cuentan muchas entre los salvajes— no deja descendencia que herede su noble naturaleza; los hombres más valientes, dispuestos siempre a entrar en batalla y que en toda ocasión arriesgan la vida por sus semejantes, mueren en proporción bastante más numerosa que los demás.»

Si el autosacrificio altruista es nocivo para el individuo, aunque bueno para el grupo, ¿cómo puede evolucionar? Aquí está la respuesta de Darwin (pág. 186 de la traducción castellana):

> «No ha de olvidarse que, aunque un excelente nivel de moralidad apenas otorga ligera ventaja al individuo y a sus hijos sobre los demás individuos de la misma tribu, el aumento del número de hombres dotados de buenas condiciones y el progreso del nivel de moralidad concede ciertamente inmensa superioridad a una tribu sobre otra.»

Dentro de cualquier grupo particular, a los individuos altruistas les va peor que a los egoístas, pero a los grupos de individuos altruistas les va mejor que a los grupos de individuos egoístas. El altruismo puede evolucionar por selección de grupo.

Otro aspecto en el que Darwin parece apartarse de lo estrecho y directo de la selección individual es cuando discute sobre las castas estériles en los insectos sociales. Éste fue un problema que preocupó mucho a Darwin mientras trabajaba en su teoría de la selección natural (Richards, 1987). Esto es lo que dice sobre ello en *El origen de las especies* (pág. 315 de la traducción castellana, 1963, vol. 1):

> «Desde luego, aparece dificultoso saber por qué razón se volvieron estériles estos himenópteros, mas la dificultad no es tanta como la de conocer toda otra modificación notable de estructura, porque puede demostrarse con cierta facilidad que en el estado de naturaleza hay insectos y animales articulados que accidentalmente se convierten en infecundos; y si tales insectos son sociables, y ha sido provechoso a *la comunidad* que anualmente naciera determinado número de sus individuos capacitados para el trabajo, pero inútiles para la procreación, no comprendo el motivo de que la selección natural no haya podido producir estas circunstancias.»

La esterilidad es desventajosa para el organismo, pero a los grupos que cuentan con obreras estériles puede irles mejor que a los grupos que no las tienen.

Tras haber esbozado algunas de las discusiones de Darwin en torno al problema de las unidades de selección, saltamos ahora unos cincuenta años hacia adelante, hasta el apogeo de la Síntesis Moderna. Los genéticos de poblaciones que ayudaron a forjar la Síntesis Moderna eran bastante escépticos en relación con la evolución de los caracteres altruistas. Fisher (1930) pensaba que, con la posible excepción de la evolución del sexo, el bien del grupo es la forma equivocada de pensar por qué han evolucionado las adaptaciones. Haldane (1932) también tenía sus dudas acerca del altruismo, lo mismo que Wright (1945). Ninguno de estos autores sugirió que fuera *imposible* que una característica altruista evolucionara y se mantuviese, pero, en general, su opinión era que las circunstancias necesarias para que eso suceda se cumplen en la naturaleza sólo en raras ocasiones. La mayor parte de lo que observamos en la naturaleza, decían, puede entenderse sin los conceptos de selección de grupo y adaptación de grupo.

Los argumentos elaborados por los genéticos de poblaciones se basaban en la consideración de modelos cuantitativos simples. Sin embargo, durante el mismo periodo hubo varios ecólogos y naturalistas de campo influyentes que se acercaron al problema desde un ángulo muy distinto. Su detallado examen empírico de poblaciones naturales los llevó a pensar que habían *observado* organismos con características altruistas. Tales observaciones, pensaban, pedían una explicación en términos de la idea de selección de grupo. Allee, Emerson, Park, Park y Schmidt (1949, pág. 728) elaboraron una detallada defensa de la perspectiva según la cual

«la selección natural opera sobre todo el sistema interespecífico, lo que da como resultado la evolución lenta de la integración y el equilibrio adaptativo. La división del trabajo, la integración y la homeostasis caracterizan al organismo y a la población interespecífica supraorganísmica. El sistema interespecífico ha hecho también evolucionar esas características del organismo y por ello puede dársele el nombre de superorganismo ecológico».

Wynne-Edwards (1962) desarrolló una línea de argumentación similar. Pensó que muchas poblaciones estables durante largo tiempo evitan sobreexplotar los recursos alimenticios y evitan también la superpoblación. Si los organismos de una población tienen demasiados descendientes y reducen drásticamente las reservas de alimento, la población se precipitará hacia su propia extinción. El organismo que se contiene es altruista; reduce su propia eficacia, pero mejora la de la población.

Esta misma forma de pensar se encuentra en gran parte del trabajo de la etología de la época. Por ejemplo, la explicación de Lorenz (1966) de por qué los miembros de una misma especie no luchan hasta la muerte era que se trata de una adaptación que existe para preservar la especie. Lorenz suponía que un individuo totalmente egoísta no presentaría esta contención. Las peleas simbólicas son, por consiguiente, un tipo de altruismo: son buenas para el grupo, aunque perjudiciales para el individuo.

Es interesante que los que elaboraban modelos cuantitativos y los naturalistas de campo llegaran tantas veces a respuestas opuestas ante la cuestión del altruismo. En la actualidad, sigue ocurriendo que muchos biólogos ven el mundo o bien a través de la lente de los modelos matemáticos, o bien a través de un conocimiento minucioso de la biología de algún grupo de organismos. Si los

modelos matemáticos predicen que el altruismo raramente existirá, caben dos reacciones posibles. Una es concluir que los modelos matemáticos se equivocan. La otra, afirmar que lo que parece altruismo en realidad no lo es, pues los modelos deben tomarse en serio.

Durante el periodo de 1930 a 1962, los dos lados de esta disputa raramente entraron en contacto. Los genéticos de poblaciones tenían problemas más acuciantes que el altruismo, y los naturalistas de campo estaban convencidos de que no tenían ninguna necesidad especial de desarrollar modelos cuantitativos de los procesos que postulaban. Todo esto cambió en 1966, con la publicación de *Adaptation and Natural Selection*, de George C. Williams. Williams desarrolló sus argumentos en prosa inglesa, sin una sola ecuación a la vista. Su principal idea fue que las hipótesis de la selección de grupo eran resultado de concepciones poco sólidas. No es que la adaptación de grupo sea implausible debido a alguna recóndita observación obtenida recientemente. El problema no es tanto empírico como conceptual. Hechos simples y fundamentales relativos a cómo debe entenderse la selección natural hacen del concepto de adaptación de grupo un concepto *non grato*.

Algunos años antes de aparecer el libro de Williams, William Hamilton había publicado un par de artículos de los que sientan nuevas bases sobre la evolución del comportamiento social, en los cuales se mostraba cómo el comportamiento cooperativo podía resultar ventajoso para los individuos que cooperan. Hamilton (1964) argumentaba que, aunque la donación supone sacrificar la eficacia darwiniana del donante, hay otro tipo de eficacia —la «eficacia inclusiva»— que los organismos pueden incrementar si hacen donaciones juiciosas. Los artículos de Hamilton se entendieron como la eliminación de todo apoyo a la idea de que los comportamientos aparentemente altruistas sean genuinamente altruistas.

En su libro, Williams (1966) advierte que una proporción de sexos sesgada hacia las hembras constituiría una prueba *prima facie* de la selección y adaptación de grupo. Recordemos del Apartado 1.4 que el argumento de Fisher predecía una inversión igual en los dos sexos: si los hijos y las hijas suponen el mismo coste, debería producirse igual número de machos y de hembras.

Williams se toma en serio el argumento de Fisher; aunque fuera bueno para el grupo tener más hembras que machos, Williams piensa que una explicación puramente en términos del nivel del individuo predeciría una proporción igualada de sexos.

Resulta que muchos artrópodos presentan una proporción de sexos sesgada hacia las hembras. Pero el artículo de Hamilton de un año después (1967) defendía que las «proporciones de sexos extraordinarias» podían entenderse en términos de las ventajas que suponen para el individuo. Una vez más, lo que podía haber sido una observación en favor de la hipótesis de la adaptación de grupo era reinterpretada como una observación que no exigía tal explicación.

En los años que siguieron al libro de Williams (1966), varios biólogos examinaron una serie de modelos matemáticos de la selección de grupo. Lo que querían averiguar era con qué facilidad o dificultad evolucionaría y se mantendría un rasgo altruista. La conclusión a la que llegaron, revisada críticamente en Wade (1978), fue que el altruismo puede evolucionar sólo dentro de un rango relativamente estrecho de valores de unos parámetros. No es que el altruismo sea *imposible*, sino que —concluían— es relativamente *improbable*.

Desde entonces la idea de selección de grupo se ha resistido a morir del todo, aunque todavía sigue siendo un concepto que muchos biólogos no están dispuestos a considerar. En el libro de David Wilson (1980) se intenta hacer un modelo de la selección de grupo que tenga realmente aplicación empírica. Y aquellos que trabajan dentro de la tradición de los modelos de selección interdémica de Sewall Wright (1931) han mantenido viva la idea. Además, varios paleobiólogos han desarrollado la idea de *selección de especie*, según la cual los patrones de diversidad entre especies no pueden explicarse solamente sobre la base de la selección individual, sino que requieren un proceso no aleatorio de distribución a un nivel superior (Eldredge y Gould, 1972; Stanley, 1979; Vrba, 1980; discutido en Sober, 1984b, Apartado 9.4).

En lo que queda de este capítulo no voy a tratar de evaluar los datos empíricos favorables y contrarios a la idea de adaptación de grupo, sino que intentaré aclarar qué clase de pregunta empírica plantea el problema de las unidades de selección. Vale la pena hacer esto porque es demasiado fácil definir el altruismo como «lo

que no puede evolucionar» y el egoísmo como «lo que debe evolucionar». Esto hace que el problema de la adaptación de grupo no parezca un problema. A aquellos que se sientan atraídos por este juego de manos con definiciones les resultará sorprendente que tantos biólogos inteligentes, desde la época de Darwin hasta nuestros días, hayan podido pensar que el problema de las unidades de selección tiene entidad biológica. Si hay que rechazar la idea de adaptación de grupo, debe hacerse por las razones apropiadas.

La brillante crítica de Williams (1966) de la adaptación de grupo no era totalmente negativa. Además de exponer lo que rechazaba, también presentaba otra posición que, en su opinión, era la correcta. Aunque Williams se consideraba a sí mismo como defensor del darwinismo, no defendía una vuelta a la idea habitual de Darwin de que el organismo es la unidad de selección. Su argumento es que la unidad de selección no es el grupo, pero tampoco el organismo, sino el «gen meióticamente disociado». Ésta es la idea que después iba a popularizar Dawkins (1976) en su libro *El gen egoísta*. A la luz de la sugerencia de Williams, tendríamos que aumentar la lista de posturas alternativas que pueden adoptarse en relación con el problema de las unidades de selección. Las opciones no se limitan a *el grupo* o *el organismo*; debería incluirse también *el gen*.

Como se dijo antes, el bienestar del grupo puede entrar en conflicto con el del organismo; cuando esto es así, utilizamos el concepto de altruismo para describir la situación. Voy a sostener en lo que sigue que los intereses del organismo pueden entrar en conflicto con los intereses del gen. Lo mismo que los grupos están compuestos de organismos, podemos pensar que los organismos se componen de genes. Los conflictos de intereses son posibles entre objetos de distintos niveles.

Entro aquí en un territorio controvertido. Todo el mundo está de acuerdo en que lo que es bueno para el grupo puede no serlo para el organismo. Sin embargo, Dawkins (1976) piensa que los puntos de vista del gen y del organismo son equivalentes. Yo voy a defender otra cosa. Pero hay más aún. Algunos de los argumentos que Williams y Dawkins esgrimen a favor de la tesis del *seleccionismo génico* —el gen es la unidad de selección— tienen una curiosa característica: citan hechos relativos al proce-

so de la evolución que son bastante compatibles con la selección y la adaptación de grupo. Si el seleccionismo génico es realmente incompatible con la selección de grupo, entonces un argumento a favor del primero debería citar hechos contrarios al segundo. Como vamos a ver, hay algo gravemente equivocado en esos argumentos.

Antes de llegar al gen egoísta, es conveniente comenzar nuestra investigación allí donde el problema de las unidades de selección tiene su origen. Debemos ver con mayor claridad cómo difieren la selección y adaptación de grupo de la selección y adaptación individual.

4.2. Adaptación y beneficio fortuito

En el Apartado 3.1 enuncié una sencilla regla empírica para averiguar cuándo aumentará la frecuencia de un rasgo. Si la selección natural es la única fuerza que influye en la evolución de un rasgo heredable, entonces *los rasgos más eficaces aumentarán de frecuencia y los menos eficaces disminuirán.* Adviértase que este criterio está enunciado en términos de eficacia relativa; se refiere a qué rasgo es *más* eficaz. Ahora voy a explicar por qué esta regla empírica deja enteramente abierta la cuestión de si la eficacia media de los organismos de la población aumenta a medida que la población evoluciona. *La eficacia absoluta* no tiene que aumentar necesariamente bajo selección.

Consideremos el sencillo episodio de selección que ya hemos utilizado antes. La selección natural favorece a las cebras rápidas más que a las lentas porque las primeras son más capaces de evitar a los predadores. Adoptemos el más simple de los supuestos sobre la herencia: supongamos que las cebras se reproducen monoparentalmente y que la descendencia siempre se parece a sus progenitores. Estos supuestos implican que cuando una población está compuesta de cebras lentas y se introduce un mutante o un migrante rápido, el nuevo rasgo incrementará su frecuencia. Si ignoramos la complicación de que otras fuerzas (como la deriva) pueden influir en la evolución del rasgo, podemos predecir que el rasgo rápido recorrerá todo el camino hasta la fijación (100 %).

Una representación gráfica de este proceso selectivo se presenta en la Figura 4.1. Esta representación muestra que las eficacias de los dos rasgos no resultan afectadas por su frecuencia. Los individuos rápidos tienen una determinada probabilidad de sobrevivir hasta la edad adulta (o un determinado número de descendientes esperado), y los individuos lentos tienen otra eficacia, menor; las dos eficacias son *independientes de la frecuencia.*

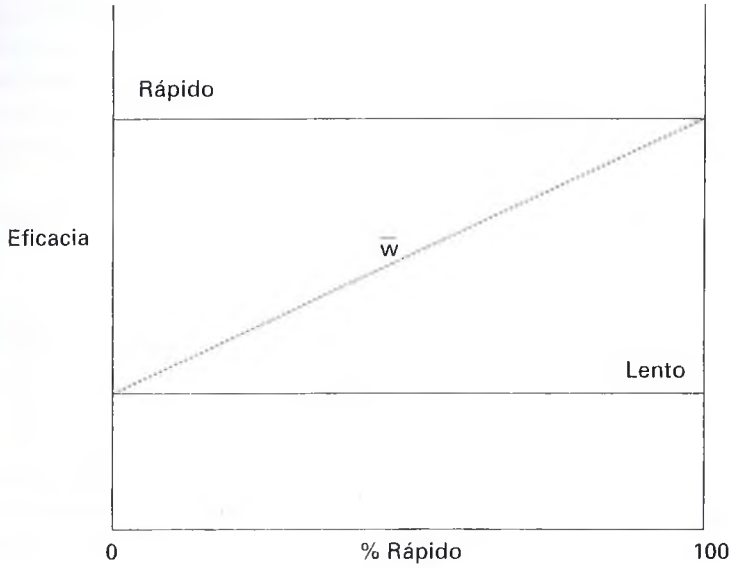


FIGURA 4.1. Los valores de eficacia para *rápido* y *lento* son independientes de las frecuencias de los rasgos en la población. A medida que *rápido* aumenta de frecuencia, la eficacia media de los organismos de la población ($\bar{w}$) también se incrementa.

En este proceso de selección, mientras *rápido* está suplantando a *lento*, también es verdad que la eficacia media de los organismos de la población ($\bar{w}$) aumenta. Al final del proceso, todas las cebras son más eficaces de lo que eran antes de que se iniciara el proceso.

Si $\bar{w}$ mide la eficacia media de una cebra *en* un grupo, también es natural considerar que $\bar{w}$ mide la eficacia *del* grupo. Un grupo de cebras lentas tiene un determinado riesgo de extinguirse

(p. ej., porque todos sus miembros sean devorados por los leones). Un grupo de cebras rápidas tiene menos riesgo de ser destruido. O sea, el proceso incrementa tanto la eficacia de los individuos del grupo como la eficacia del grupo mismo.

Aunque ambos son efectos del proceso de selección, supóngase que ahora preguntamos *por qué* el rasgo rápido ha llegado a fijarse. ¿Ha evolucionado porque era ventajoso para los organismos que lo poseían o porque era bueno para el grupo en su conjunto? La respuesta es que la mayor velocidad de carrera ha evolucionado porque beneficiaba a los organismos. La velocidad es una adaptación individual; el hecho de que el grupo sea mejor sólo muestra que la mayor velocidad de carrera proporciona al grupo un beneficio fortuito. Correr deprisa no es una adaptación de grupo.

Esta cuestión es de una gran generalidad: cuando los organismos de una población evolucionan bajo la influencia de la selección individual, lo que determina la evolución de la población es la eficacia relativa de los organismos; el efecto sobre la eficacia del grupo no tiene nada que ver con cómo evoluciona el sistema.

Para ver esto más claro consideremos un ejemplo de Lewontin (1978). Una población se encuentra al límite de su capacidad de carga; la amplitud de su censo es todo lo grande que permiten su juego de caracteres y su medio. Supongamos que se introduce un mutante que produce el doble de huevos que los fenotipos residentes. Este rasgo se extenderá hasta llegar a fijarse. Sin embargo, al final del proceso, la población tendrá el mismo censo que tenía al principio. Antes de la aparición del nuevo rasgo, los individuos se reproducían al nivel de reposición; después de que el nuevo rasgo haya llegado a ser fijo, prevalece el mismo nivel de productividad. Este proceso se ilustra en la Figura 4.2. Nótese que $\bar{w}$ tiene al final del proceso el mismo valor que tenía al principio.

Como ejemplo final, consideremos los dos rasgos (E y A) representados en la Figura 4.3. ¿Qué sucederá si el rasgo E se introduce en una población de individuos A? Como E es siempre más eficaz que A, la frecuencia de E aumentará hasta llegar a la fijación. Pero adviértase que $\bar{w}$ desciende. Al final del proceso, la población es peor de lo que era al principio.

Consideremos un ejemplo hipotético. En una determinada población hay organismos que contaminan el ambiente y organismos

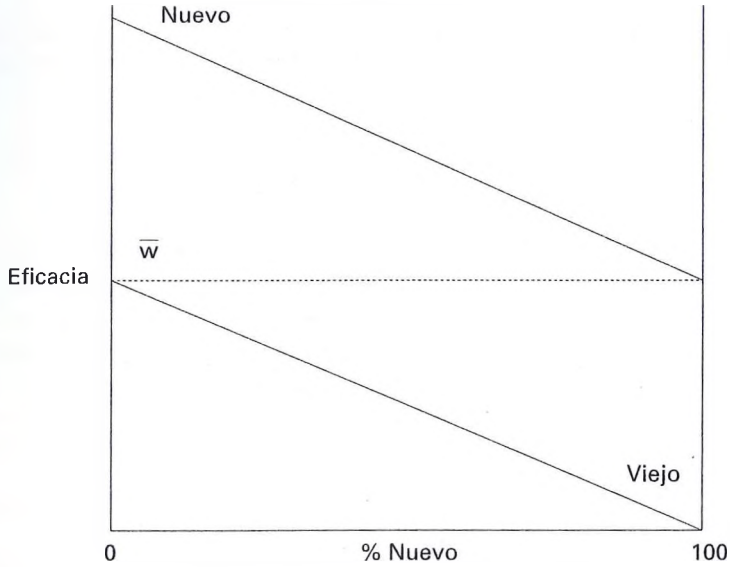


FIGURA 4.2. Los valores de eficacia para *nuevo* y *viejo* son dependientes de la frecuencia. A medida que *nuevo* aumenta de frecuencia, la eficacia media de los organismos de la población ($\bar{w}$) permanece constante.

que no lo hacen. Supongamos que la contaminación es mala para todos, pero daña más a los que no contaminan que a los que contaminan. En estas circunstancias, el rasgo de contaminar aumentará de frecuencia y eventualmente se hará universal. Durante el proceso, a los organismos de la población les va yendo cada vez peor; a medida que aumenta el nivel de contaminación, la población puede incluso arrastrarse a sí misma a la extinción.

Se piensa muchas veces en la selección natural como *mejoradora*; los rasgos más eficaces sustituyen a los menos eficaces y, al final del proceso, los organismos son más eficaces que al principio. En la Figura 4.3 se muestra que esto no tiene por qué ser necesariamente así. La selección *puede* mejorar la eficacia media de los organismos, pero ello no es inevitable.

Los rasgos de la Figura 4.3 se han denominado *E* y *A* por una razón. Esta figura representa dos hechos simples acerca de la relación entre el egoísmo y el altruismo evolutivos. Tomemos un conjunto de poblaciones, cada una con su propia mezcla local de

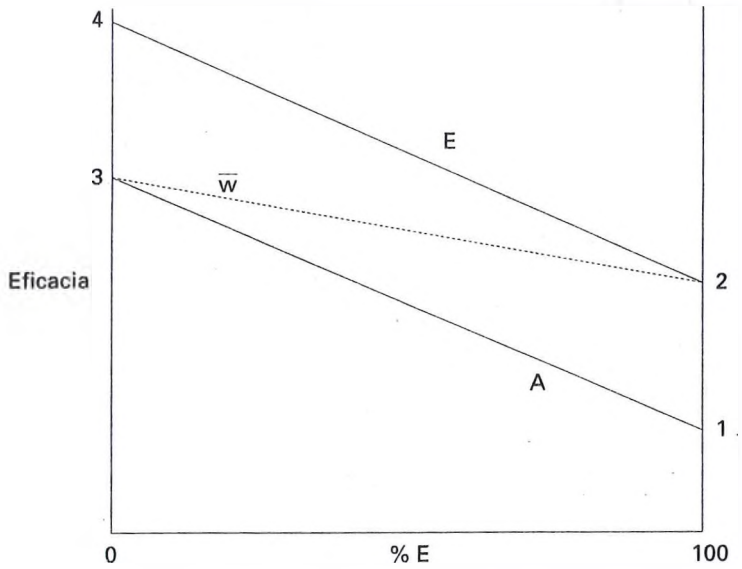


FIGURA 4.3. Los valores de eficacia para *E* y *A* son dependientes de la frecuencia. A medida que *E* aumenta de frecuencia, la eficacia media de los organismos de la población ($\bar{w}$) disminuye.

organismos egoístas y altruistas. Dentro de cualquier población, los individuos egoístas son más eficaces que los altruistas. Pero las poblaciones altruistas poseen una mayor eficacia que las poblaciones egoístas. Estas dos ideas proporcionan la base para el proceso en dos niveles que es necesario para que el altruismo evolucione. Dentro de cada población, la selección individual favorece al egoísmo sobre el altruismo. Pero existe competencia entre las poblaciones, y eso favorece al altruismo sobre el egoísmo. El resultado final depende de la magnitud de estas dos fuerzas en conflicto.

La representación del egoísmo y el altruismo en la Figura 4.3 supone que altruismo no es lo mismo que conducta de ayuda. Por ejemplo, el cuidado parental no es altruista cuando los padres que ayudan a sus hijos son más eficaces que los padres de ese mismo grupo que no ayudan a los suyos. No debe olvidarse que la eficacia de un organismo incluye *tanto* la supervivencia *como* la reproducción. Puede que los córvidos centinelas y las abejas camicaces sean altruistas, pero los padres que cuidan a sus hijos no lo

son. Para saber si un rasgo es altruista debe compararse su eficacia con la eficacia de los demás rasgos con los que compite.

4.3. Desacoplamiento de partes y todos

Una característica definitoria del altruismo evolutivo es que los individuos altruistas son menos eficaces que los individuos egoístas del mismo grupo. La regla empírica que utilizamos para determinar la trayectoria de una población es que los rasgos más eficaces aumentan de frecuencia y los menos eficaces disminuyen. Estas dos ideas parecen combinarse en forma de silogismo para decirnos que el altruismo no puede evolucionar:

Dentro de cualquier grupo, el altruismo es menos eficaz que el egoísmo.
La frecuencia de los rasgos menos eficaces disminuye.

Por tanto, la frecuencia del altruismo disminuirá.

Lo que es bastante cierto es que el altruismo no puede evolucionar *si el proceso de selección tiene lugar dentro de los límites de un único grupo*. Pero cuando el sistema que estamos considerando es un conjunto de grupos, el argumento es falaz. La definición de altruismo y la regla empírica no implican que el altruismo deba disminuir.

Para entender esto debemos romper el dominio de una idea común y muy potente, aunque equivocada, acerca de la relación entre partes y todos. Nos parece abrumadoramente natural pensar que lo que es verdad en cada una de las partes automáticamente es verdad en el todo. Si el altruismo es menos eficaz que el egoísmo en cada uno de los grupos, ¿no es automáticamente cierto que será menos eficaz que el egoísmo en el conjunto total de grupos? La respuesta a esta pregunta es que no.

Para mostrar por qué voy a presentar un ejemplo muy sencillo. Utilizaré la Figura 4.3 para calcular la eficacia del altruismo y el egoísmo dentro de cada uno de dos grupos y dentro del conjunto de los dos grupos. Supongamos que dos poblaciones contienen 100 organismos cada una. El grupo 1 tiene un 1 % de egoístas. El

grupo 2 tiene el 99 % de egoístas. Las eficacias y el número de organismos son:

Grupo 1	*Grupo 2*	*Media global*
1*E*; $w=4$	99*E*; $w=2$	100*E*; $w=2{,}02$
99*A*; $w=3$	1*A*; $w=1$	100*A*; $w=2{,}98$

Adviértase que el egoísmo es más eficaz que el altruismo dentro de cada grupo ($4>3$ y $2>1$), pero que esta desigualdad se invierte cuando consideramos las medias globales ($2{,}02<2{,}98$). Lo que es verdad en cada una de las partes no es verdad en la totalidad.

Las cosas se ponen todavía más raras cuando rastreamos la evolución de este conjunto de dos grupos a lo largo de una generación. Supongamos que los individuos se reproducen monoparentalmente, que lo semejante engendra lo semejante y que los padres mueren después de reproducirse. Esto es lo que sucede con las frecuencias de los dos rasgos, tanto dentro de cada grupo como en el conjunto:

	Grupo 1	*Grupo 2*	*Conjunto global*
Censo parental	1*E*; 99*A*	99*E*; 1*A*	100*E*; 100*A*
Frecuencias parentales	1 % *E*; 99 % *A*	99 % *E*; 1 % *A*	50 % *E*; 50 % *A*
Censo de descendientes	4*E*; 297*A*	198*E*; 1*A*	202*E*; 298*A*
Frecuencias de descendientes	1,3 % *E*; 98,7 % *A*	99,5 % *E*; 0,5 % *A*	40 % *E*; 60 % *A*

La frecuencia del altruismo disminuye dentro de cada grupo, pero aumenta en el total del conjunto.

Es difícil romper el predominio del esquema de sentido común de cómo han de relacionarse los todos y las partes. Si la frecuencia de los demócratas está disminuyendo en cada uno de los estados de la Unión, y está aumentando la de los republicanos, ¿no se sigue de ello que los demócratas están bajando en los Estados Unidos como totalidad? La respuesta es que *no se sigue eso*.

El desacoplamiento de las partes y los todos que vemos ilustrado en este ejemplo manifiesta una idea más general, que los estadísticos denominan *paradoja de Simpson*. He aquí otro ejemplo, esta vez sin relación con los problemas evolucionistas. Se

suscitó la sospecha de que la Universidad de California en Berkeley discriminaba a las mujeres en sus admisiones para la escuela de graduados (Cartwright, 1979). Las mujeres eran rechazadas con más frecuencia que los hombres, y la diferencia era lo bastante grande como para que no pudiera atribuirse al azar. Sin embargo, cuando se examinaron los departamentos académicos uno por uno, resultó que las mujeres no eran rechazadas con mayor frecuencia que los hombres. Para ver cómo son compatibles estas dos estadísticas, vamos a inventar un ejemplo sencillo. Supongamos que 100 hombres (H) y 100 mujeres (M) solicitan su ingreso en dos departamentos, cada uno de los cuales tiene su propia tasa de aceptación (que es la misma para los aspirantes de los dos sexos):

	Departamento 1	*Departamento 2*	*Global*
Número de aspirantes	90 M; 10 H	10 M; 90 H	100 M; 100 H
Porcentaje de admitidos	30 %	60 %	
Número de admitidos	27 M; 3 H	6 M; 54 H	33 M; 57 H

Aunque la tasa de admisión para hombres y mujeres es la misma en cada departamento, las mujeres son menos admitidas en general. Lo que es verdad dentro de cada departamento no lo es en la universidad en su conjunto.

La clave de la paradoja de Simpson es la *correlación*. En el primer ejemplo, los altruistas tienden a vivir con altruistas. En el segundo, las mujeres tienden a presentarse a departamentos con tasas de aceptación bajas. Si los dos grupos del primer ejemplo contuvieran la misma mezcla de altruistas, entonces el altruismo no podría evolucionar; y si cada departamento académico atrajese a la misma mezcla de hombres y mujeres aspirantes, las mujeres serían aceptadas con igual frecuencia que los hombres. Se ofrece una caracterización general de la paradoja de Simpson en el Cuadro adjunto.

El ejemplo de evolución del altruismo con dos grupos no debe sobreinterpretarse, pues consiste en una instantánea de una sola generación. He analizado el sistema después de que hubiera alcanzado el 50 % de altruismo, pero no he descrito cómo pudo haber evolucionado el altruismo hasta ahí. Después he seguido la pista a los procesos hasta la siguiente generación, pero no los he investigado a más largo plazo. Por tanto, el ejemplo no debe tomarse

CUADRO 4.1. *La paradoja de Simpson*

La paradoja de Simpson surge cuando dos propiedades C y E están correlacionadas positivamente dentro de cada una de las subpoblaciones de un conjunto, B_1, B_2, ..., B_n, pero no lo están en la media de todas las subpoblaciones:

$P(E/C\&B_i) > P(E/-C\&B_i)$, para cada i.
$P(E/C) \not> P(E/-C)$.

Más en general, la paradoja de Simpson surge cuando $>$, $=$, o $<$ ocurre en la primera condición, pero no en la segunda.

En el texto se ofrecen dos ejemplos de la paradoja de Simpson. En el segundo, las probabilidades de admisión a la escuela de graduados pueden calcularse para cada departamento académico y para el conjunto de la universidad. ¿Cuál es la probabilidad general de admisión a la escuela de graduados para las mujeres y para los hombres?

El primer ejemplo se refiere a la selección de grupo. En ese ejemplo, si la eficacia se interpreta como probabilidad de supervivencia, las dos condiciones que definen la paradoja de Simpson se cumplen directamente. Pero el ejemplo se ha desarrollado entendiendo la eficacia como número de descendientes esperado. Para ver cómo constituye, en efecto, un ejemplo de la paradoja de Simpson, sustitúyase $P(/)$ por $Esp(/)$ en la fórmula anterior.

En el Cuadro 3.3, donde se define el concepto de correlación, se da un ejemplo relacionado con el fumar, el colesterol alto y los ataques al corazón. ¿Cómo se aplica la paradoja de Simpson a ese ejemplo?

como una descripción del proceso completo por el que el altruismo puede evolucionar por selección de grupo. Mi aportación es más modesta. Este apartado empezaba con un sencillo silogismo cuya conclusión era que el altruismo no puede evolucionar. Espero que el ejemplo y la idea de la paradoja de Simpson hayan mostrado que ese silogismo es falaz. Por definición, el altruismo es menos eficaz que el egoísmo *dentro de cada grupo*; pero si los semejantes tienden a vivir con los semejantes, puede resultar que el altruismo tenga una mayor eficacia global que el egoísmo. De ser así, la frecuencia del altruismo aumentará.

¿Qué sucederá si seguimos al conjunto de dos grupos durante un cierto número de generaciones futuras? Si los dos grupos se mantienen juntos, el egoísmo seguirá aumentando de frecuencia dentro de cada uno de ellos. En el límite, el egoísmo alcanzará la fijación dentro de cada grupo, por lo que la frecuencia global del

altruismo descenderá hasta cero. Cada grupo experimenta lo que Dawkins (1976) llama *subversión desde dentro.*

Para que el altruismo evolucione, los grupos *no* deben mantenerse juntos indefinidamente. Deben ser diferentes en su tasa de extinción y colonización. Así pues, imaginemos que los grupos se fragmentan en pequeños propágulos que siguen fundando nuevas colonias, una vez que la población de padres ha alcanzado un determinado censo. Los grupos altruistas crecerán más deprisa, de modo que fundarán colonias más a menudo y se extinguirán menos a menudo que los grupos de individuos egoístas.

Debemos añadir dos elementos más para ver cómo el altruismo puede evolucionar por selección de grupo. Debemos considerar, en primer lugar, cómo un grupo parental influye en la combinación de individuos altruistas y egoístas que se encuentra en las colonias de descendientes que dicho grupo fundó. Supongamos que una población de padres dispersa propágulos cuando alcanza un censo de 1.000 organismos. Consideremos una población de ese tamaño que resulte tener el 90 % de altruistas. Si la población parental divide el grupo en 100 propágulos descendientes de 10 organismos cada uno, ¿cuál será la combinación de altruismo y egoísmo en esos pequeños propágulos?

Para que el altruismo evolucione, las colonias hijas *no* deben parecerse a sus padres exactamente. Si todas las colonias hijas inician su andadura con un 90 % de altruismo, al llegar el momento en que *ellas mismas* alcancen un censo de 1.000, el porcentaje de altruismo ya habrá disminuido. El resultado será una especie de trinquete, con la frecuencia del altruismo disminuyendo en cada generación. Lo que se necesita, por el contrario, es un proceso de muestreo que permita que algunas de las colonias hijas provenientes de una con el 90 % empiecen su vida con más del 90 % de altruismo, en tanto que otras comiencen su andadura con una frecuencia menor.

El otro requisito crucial es el *tiempo.* Supongamos que los individuos egoístas son suficientemente más eficaces que los altruistas, tanto como para que cualquier población, independientemente de su composición inicial, alcance el 100 % de egoísmo al cabo de 20 generaciones. De ser esto así, entonces el altruismo no podría evolucionar si los grupos fundan nuevas colonias cada 90 generaciones de organismos. La fase de colonización del proceso

llegaría demasiado tarde. Para que el altruismo evolucione, la parte del proceso donde se produce la selección de grupo debe tener lugar a la tasa aproximada en que los organismos individuales mueren y se reproducen.

4.4. Pistas falsas

Espero que el apartado anterior haya proporcionado una idea intuitiva del tipo de consideraciones que son relevantes para la cuestión de si el altruismo puede evolucionar. Si la evolución tiene lugar dentro de los confines de una sola población, no hay variación entre los grupos y, por tanto, no puede haber tampoco selección de grupo. Cuando hay variación entre grupos, pero éstos se extinguen y fundan colonias muy lentamente, la fase de selección de grupo del proceso puede ser demasiado débil para contrarrestar la expansión del egoísmo dentro de cada grupo. Por el contrario, si los grupos varían en su combinación de egoísmo y altruismo, y si mueren y se reproducen aproximadamente en la misma escala temporal con la que mueren y se reproducen los organismos, entonces el altruismo puede ser capaz de evolucionar. Resumiré las consideraciones relevantes en el siguiente eslogan: *La estructura de la población es esencial.*

Este enfoque del problema de las unidades de selección posee implicaciones para varios argumentos que se han ofrecido en la literatura. Veremos que estos argumentos sacan a colación consideraciones que son completamente irrelevantes para decidir si los rasgos evolucionan porque son buenos para el grupo.

El primero de esos argumentos afirma que la unidad de selección es el gen, y no el grupo, puesto que el gen es la unidad de herencia. Dawkins (1976, pág. 29 de la traducción castellana, 1979) presenta este argumento, que se encuentra también en Williams (1966); Dawkins llegó incluso tan lejos como para *definir* el gen de un modo tal que éste se convierte en la unidad de selección.

Dawkins (1976, pág. 11) afirma también que la idea del gen egoísta está «prefigurada» en la idea de la continuidad del plasma germinal, de August Weismann. Weismann se oponía a la idea lamarckiana de la herencia de características adquiridas. Por ejem-

plo, aunque una jirafa madre logre aumentar la longitud de su cuello estirándolo, eso no hará posible que su descendencia consiga tener el cuello más largo sin necesidad de estirarlo. La doctrina de Weismann se ilustra en la Figura 4.4. Los padres influyen en su descendencia por medio de los genes que les transmiten; esos genes no resultan modificados por los fenotipos que los padres adquirieran durante su propia vida.

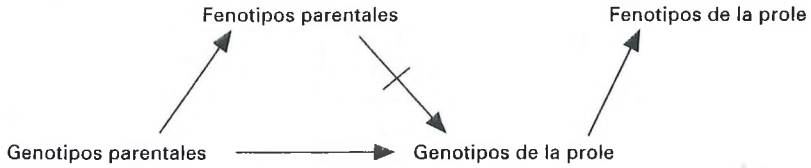


FIGURA 4.4. El weismannismo afirma que los fenotipos adquiridos durante el tiempo de vida de un padre no modifican los genes que reciben los descendientes.

La disputa sobre la adaptación de grupo nada tiene que ver con el problema de si es cierto el mendelismo o el weismannismo. Aceptar que el gen es la unidad de herencia y que las posiciones lamarckianas sobre la relación entre genotipo y fenotipo son erróneas no dice nada acerca de si las adaptaciones de grupo son comunes, escasas o inexistentes.

Williams y Dawkins también defienden que el seleccionismo génico es correcto apoyándose en que todos los procesos de selección pueden «representarse» en términos de los genes y sus propiedades. La premisa de este argumento puede interpretarse de tal modo que resulte verdadera, pero de ahí no se sigue nada sobre la existencia de adaptaciones de grupo. Si definimos la evolución como cambio en las frecuencias génicas, tiene que ser cierto que, cuando la evolución es causada por selección natural, algunos genes serán más eficaces que otros. En este sentido, siempre es posible hablar de la evolución por selección natural en términos de frecuencias de alelos y eficacias de alelos.

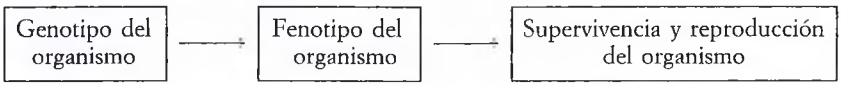
Estas cuestiones pueden resumirse considerando la Figura 4.3. Antes la he interpretado como una descripción de las relaciones entre dos *fenotipos* (altruismo y egoísmo), pero, con la misma facilidad, podría haber dicho que *A* y *E* son dos *alelos* que existen en un locus de un organismo haploide. Podemos usar la figura

para describir las eficacias y frecuencias de los dos genes, tanto dentro de cada grupo como en el conjunto de los dos grupos. Nada nos impide entender esos genes para el altruismo y el egoísmo como obedientes a las reglas habituales mendelianas y weismannianas. Tal descripción génica es ciertamente posible, pero no elimina la posibilidad de que la selección de grupo esté causando la evolución de adaptaciones de grupo.

Williams (1966) y Dawkins (1976) también sostienen que el gen aislado es la unidad de selección porque los genes tienen una *longevidad* que no poseen los complejos de genes, los organismos ni los fenotipos. El fenotipo de Sócrates sólo ocurrió una vez, pero sus genes individuales fueron pasando a lo largo de generaciones (en forma de copias). Una vez más, el asunto es que la longevidad de los genes no socava la idea de la selección de grupo. Aun cuando «los genes sean para siempre», queda abierta la cuestión de si los genes altruistas evolucionan por selección de grupo.

Todos estos argumentos a favor del seleccionismo génico tienen un defecto común. Se valen de hechos acerca de la evolución que son ciertos *tanto si tiene lugar la selección de grupo como si no*. Esto significa que los defensores del seleccionismo génico se enfrentan a un dilema. Si lo único que quieren decir con su postura es que el mendelismo es verdad, o que el weismannismo es verdad, o que la evolución puede describirse en términos de lo que pasa con los genes, entonces su posición es trivial. Se presenta disfrazada de alternativa a la idea de selección de grupo, pero en realidad no es tal (puesto que el mendelismo, el weismannismo y las descripciones del nivel génico son bastante compatibles con la selección de grupo). Por otro lado, si la idea del gen egoísta compite realmente con la idea de selección de grupo, entonces estos argumentos deberían dejarse de lado como *non sequitur*.

Otro argumento espurio acerca del problema de las unidades de selección se refiere a la cadena causal que conduce desde el genotipo de un organismo a su fenotipo y a su supervivencia y reproducción:



Mayr (1963, pág. 199 de la traducción castellana, 1968) y Gould (1980b, pág. 95 de la traducción castellana, 1983) han hecho hincapié en que la selección natural actúa «directamente» sobre el fenotipo del organismo y sólo «indirectamente» sobre sus genes.

Gould defiende que esta asimetría muestra que el gen no es la unidad de selección. Pero, de hecho, Williams (1966) y Dawkins (1976) realmente *adoptan* la idea representada en esta cadena causal. Especialmente para Dawkins, los genes son las causas más profundas de lo que sucede en la evolución; ellos conciben máquinas de supervivencia (*i.e.*, organismos) que están construidas para promover los intereses de los genes que ellas mismas contienen.

La cadena causal que acabamos de describir no desacredita el seleccionismo génico, pero tampoco muestra que sea correcto. De nuevo, los seleccionistas de grupo pueden aceptar la idea de que los genes que están dentro de un organismo son la causa de que el organismo sea altruista o egoísta, y de que el fenotipo del organismo influya en su eficacia. Por supuesto, estas concesiones no deberían ser utilizadas para negar la relevancia del entorno en cada nivel. El fenotipo del organismo se ve influido tanto por su genotipo como por su medio. Y su eficacia se ve influida tanto por su fenotipo como por el medio en el que habita. En cualquier caso, esta cadena causal no dice nada sobre si las adaptaciones de grupo (y los genes que las codifican) han evolucionado por selección de grupo.

Otro argumento que presentan Williams (1966) y Dawkins (1976) recurre a la idea de que las hipótesis de selección de nivel inferior son más *parsimoniosas* que las hipótesis de selección de grupo. Williams está aquí recurriendo a la máxima metodológica denominada *navaja de Ockham*: si dos explicaciones pueden cada una explicar las observaciones de que se dispone, debemos preferir aquella que postule menos entidades o procesos o que haga el menor número de supuestos independientes. Las teorías parsimoniosas son «tacañas» en lo que afirman. Williams argumenta que esta consideración metodológica general proporciona una razón para rechazar la hipótesis de selección de grupo, siempre que pueda construirse una explicación en términos de selección individual.

Williams usa este tipo de argumento en su discusión de por qué los bueyes almizcleros «forman un corro defensivo» cuando son atacados por predadores: cuando les atacan los lobos, los machos forman un círculo, mientras que las hembras y las crías se resguardan en su interior. La conducta de los machos es, cuando menos, un ejemplo de altruismo *prima facie*, ya que los machos protegen a individuos que no son de su propia progenie. Una hipótesis de selección de grupo podría intentar explicar esta conducta afirmando que a los grupos que forman corro les va mejor en la lucha por la existencia que a aquellos grupos que no lo hacen.

Williams construye una hipótesis alternativa, que no recurre a la ventaja del grupo. Cada organismo desarrolla una estrategia conductual que maximiza su ventaja egoísta. Cuando se enfrenta a una amenaza, el organismo o bien huye, o bien se queda en su sitio. Lo que redunda en interés del organismo es huir cuando el atacante es grande y amenazador, pero luchar si el atacante es más pequeño y menos peligroso. Williams postula que los lobos que atacan a los bueyes almizcleros resultan grandes y amenazadores para las hembras y las crías, pero les parecen más pequeños y menos peligrosos a los machos adultos. Y sugiere que es por esto por lo que los individuos actúan de modo diferente. Cada uno actúa en su propio interés; la conducta del grupo de formar corro es exactamente una «suma estadística de estas adaptaciones individuales».

Después de describir estas dos posibles explicaciones de por qué forman corro los bueyes almizcleros, Williams afirma que deberíamos favorecer la explicación dada en términos de selección individual, puesto que es más parsimoniosa. La cuestión, para él, no es simplemente que la hipótesis de la selección individual sea más fácil de comprender o de poner a prueba, sino que deberíamos adoptar como un *signo de verdad* la mayor parsimonia de la hipótesis del nivel inferior de selección.

Quizá haya algo digno de tenerse en cuenta en la idea de que las hipótesis de selección de grupo son más complicadas que las hipótesis de selección individual. Si un rasgo es común dentro de una población y lo interpretamos como un ejemplo de altruismo, entonces tenemos que pensar en un proceso de dos niveles, en el

cual la selección intragrupo y la selección intergrupo actúan en direcciones opuestas. Por otro lado, si interpretamos el rasgo como un ejemplo de egoísmo, sólo necesitamos describir un proceso simple de selección que ocurre dentro de los límites de una única población. Sin embargo, si damos por sentado que las hipótesis de selección individual son más parsimoniosas en este sentido, debemos indagar por qué la parsimonia habría de ser relevante para decidir si lo que pensamos es verdad.

Los filósofos de la ciencia han pensado mucho sobre la cuestión. Popper (1959) argumenta que las hipótesis más simples son más falsables; Quine (1966) defiende que las hipótesis más simples son más probables. Estas y otras propuestas aparecen resumidas en Hesse (1969). Es característico de estos enfoques filosóficos el buscar una justificación *global* para usar la simplicidad como guía de lo que debemos creer.

Mi punto de vista es que la justificación del uso de la parsimonia (o la simplicidad; uso estos términos de modo intercambiable) para ayudar a decidir qué creer depende de supuestos que son específicos del problema de inferencia que tengamos entre manos (Sober, 1988, 1990a). Es decir, no creo que pueda existir una justificación *global* de la navaja de Ockham. Mi enfoque de este problema filosófico es de tipo *local*.

En el contexto del problema de las unidades de selección, la cuestión básica es si las circunstancias requeridas para que la selección de grupo permita que el altruismo evolucione ocurren comúnmente o raramente. Si uno cree que el tipo de estructura de población que se necesita para que evolucione el altruismo se da raramente en la naturaleza, entonces uno debería ser escéptico respecto a la sugerencia de que la conducta del buey almizclero sea un ejemplo de altruismo. Pero si uno piensa que las condiciones se satisfacen con frecuencia o que probablemente están ejemplificadas en este caso (aunque en general sea raro), entonces tendrá sentido adoptar seriamente la hipótesis de selección de grupo. El modo de decidir esta cuestión no es invocar máximas metodológicas generales, sino hacer biología.

No hay razones *a priori* para preferir hipótesis de nivel inferior de selección sobre las de nivel superior. La preferencia no es una consecuencia directa de la «lógica» o del «método científico», sino que depende de hipótesis biológicas específicas que

deben hacerse explícitas, de tal modo que sus credenciales puedan evaluarse. En el Apartado 6.6 volveremos a esta cuestión acerca del papel de las consideraciones de la parsimonia en las inferencias científicas.

Es interesante comparar estos diversos argumentos contra la selección de grupo con el punto de vista adoptado por Fisher (1930), Haldane (1932) y Wright (1945). Ninguno de ellos defendía que la selección de grupo fuera una forma de argumentación despreciable que ningún biólogo riguroso debiera tocar ni con pinzas. Fisher se tomó en serio la idea de que la reproducción sexual podría deber su prevalencia a las ventajas que confiere al grupo. Y Wright creía que su modelo de selección interdémica proporcionaba la estructura poblacional dentro de la cual el altruismo podía evolucionar. Por supuesto, ninguno de estos autores hubiera aceptado invocaciones acríticas al «bien de la especie». Para ellos, la adaptación de grupo era una hipótesis científica que tenía que ser juzgada por sus méritos biológicos. Por el contrario, gran parte de la popularización del libro de Williams (1966) y del de Dawkins (1976) se ha debido a que arrojaban a las tinieblas exteriores el concepto de adaptación de grupo. Williams da por sentado que hay al menos un caso bien documentado de selección de grupo (que será discutido en el apartado siguiente). Y como ya se ha advertido, él afirma que la proporción sexual sesgada hacia las hembras sería una prueba *prima facie* de la adaptación de grupo. Sin embargo, el tono dominante en su libro es que la adaptación de grupo es un tipo de pensamiento chapucero. El libro de Dawkins expresa esta actitud en su forma más pura.

En el Capítulo 2 he recalcado la importancia de no confundir las propiedades de una proposición con los rasgos de la gente que defiende dicha proposición. Los seleccionistas de grupo han sido a veces acríticos en sus hipótesis domésticas; sin embargo, esto no muestra que las propias hipótesis sean simplemente confusiones que cualquier pensador de cabeza preclara pueda considerar como errores obvios. Tal vez el exceso de chapuza en el seleccionismo de grupo haya producido un aluvión de argumentos chapuceros contra la selección de grupo. Sea como fuere, no hay razón para que aceptemos ni confirmaciones ingenuas ni críticas falaces a la adaptación de grupo.

4.5. Ejemplos

En el apartado anterior he criticado el retorcimiento de aquellos argumentos que intentan demostrar que el gen es una y la única unidad de selección. Incluso cuando estos argumentos son rechazados, se mantiene el problema de si la tesis del gen egoísta es correcta. El hecho de que un argumento sea defectuoso no significa que su conclusión sea falsa.

Mi punto de vista particular es que la idea del «gen egoísta» es una buena descripción de *ciertos* rasgos, aun cuando no sea una buena descripción de *todos ellos*. En este apartado voy a describir algunos ejemplos biológicos que ayudan a establecer el alcance y límites de las tres posibilidades que hemos considerado. El objetivo es aclarar cómo se relacionan los conceptos de adaptación génica, adaptación organísmica y adaptación de grupo.

Un ejemplo muy bueno de un gen egoísta lo proporciona el proceso conocido como *desviación meiótica*. En primer lugar, explicaré lo que significa desviación meiótica cuando ocurre sin complicaciones; después introduciré algunas complicaciones.

Los individuos que son heterozigóticos *Aa* producen normalmente la mitad de sus gametos con *A* y la otra mitad con *a*. Éste es un «claro» proceso mendeliano. Sin embargo, existen alelos que arrastran más de la cuota que estrictamente les corresponde de los gametos que provienen de heterozigóticos. Se les denomina *genes desviadores* o *genes distorsionadores de la segregación*. Se han encontrado ejemplos en el ratón doméstico, *Mus musculus*, y en *Drosophila*. Consideremos las consecuencias de la desviación meiótica cuando no tiene efectos sobre la supervivencia y la reproducción de los organismos en los que ocurre.

Supongamos que los tres genotipos tienen las mismas probabilidades de alcanzar la edad adulta y de producir el mismo número de descendientes. A pesar de ello, la frecuencia (p) del gen desviador (D) y la frecuencia (q) del gen normal (N) cambiarán tal como muestra la siguiente tabla:

	DD	DN	NN
Frecuencias adultas	p^2	$2pq$	q^2
Porcentaje de gametos D	100 %	$0{,}5+d$	0 %
Frecuencia de gametos D	p^2	$pq+2pqd$	0
Frecuencia de gametos N	0	$pq-2pqd$	q^2

CUADRO 4.2. *ADN basura*

Gran parte del genoma parece no tener función organísmica. Aparentemente, estas amplias regiones de «ADN basura» no codifican nada; no cumplen ningún papel en la construcción del fenotipo del organismo. Si pensamos que la selección sólo hace evolucionar aquellas adaptaciones que benefician al organismo en que se dan, la existencia de ADN basura resulta muy sorprendente. Desde el punto de vista del organismo, es un bagaje inútil; impone un coste energético sin proporcionar ningún beneficio en compensación. Sin embargo, si tomamos en serio la idea de que los genes pueden ser seleccionados *a pesar* de sus efectos sobre el organismo, el fenómeno ya no es tan sorprendente. Algunos genes son mejores que otros en diseminar copias de sí mismos a través del genoma. La existencia de ADN basura altamente repetitivo puede ser el resultado de este proceso genético (Doolittle y Sapienza, 1980; Orgel y Crick, 1980). Exactamente lo mismo que ocurre con la desviación meiótica: lo que es bueno para el gen puede entrar en conflicto con lo que es bueno para el organismo.

Aquí, d mide el grado de distorsión. Adviértase que en los adultos, la frecuencia del gen D es $p^2+pq=p$, pero que en los gametos es $p^2+pq+2pqd=p+2pqd$. Esto significa que la frecuencia del gen D será mayor en la siguiente generación que en la previa. Cuando el proceso vuelve a producirse en la generación de descendientes, la frecuencia de D vuelve a aumentar. En el límite, D se extiende hasta fijarse.

¿Con qué frecuencia ocurre realmente el tipo de proceso descrito por este modelo? La respuesta es que no lo sabemos. Si un gen distorsionador recorre todo el camino hasta fijarse, ya no podremos en absoluto descubrir que *se trata* de un gen distorsionador. Para descubrirlo tendremos que buscar el gen en heterozigóticos y ver qué frecuencia de gametos producen éstos.

Adviértase que el gen D evoluciona por razones que no tienen nada que ver con los efectos de su eficacia sobre el organismo al que pertenece. Tal como ya se mencionó, podemos suponer que los organismos de la población tienen idéntica viabilidad y fertilidad. El gen desviador evoluciona simplemente porque hace más copias de sí mismo que el gen contra el que compite.

He advertido previamente que Dawkins (1976, pág. ix) piensa que «hay dos modos de concebir la selección natural, el punto de vista del gen y el del individuo. Si se entienden adecuadamente,

son equivalentes». La forma pura del proceso de desviación meiótica muestra que esto no es correcto. Si los genes evolucionan solamente porque son buenos para el organismo en que se encuentran, entonces *D* no aumentaría su frecuencia en el modelo que acabamos de ofrecer. Por otro lado, el gen desviador es un ejemplo excelente de gen egoísta propiamente dicho. Su evolución requiere que abandonemos un punto de vista estrictamente organísmico.

Al introducir la idea de un gen desviador, he dicho que existen ejemplos bien documentados en diversas especies. Pero, además, he señalado que en el modelo que acabo de ofrecer el gen desviador alcanzará la fijación, y que por ello seremos incapaces de documentar el hecho de que el gen que tenemos ante nosotros es naturalmente un gen desviador. ¿Qué pasa entonces? La respuesta es que los genes desviadores de los que tenemos conocimiento en la naturaleza son más complicados de lo que sugiere el modelo. Además de afectar a la tasa de segregación, influyen también en la viabilidad y la fertilidad de los organismos. En estos casos reales, existe selección organísmica contra *D* porque los homozigóticos *DD* son estériles o mueren antes de alcanzar la edad reproductora.

Se necesita un modelo más complejo para describir estos casos reales, un modelo que describa los efectos de dos tipos de selección. Primero, en el nivel de la formación de los gametos, la selección favorece a *D* y actúa contra *N*. Sin embargo, en el nivel organísmico, la selección favorece a *N* y actúa contra *D*. El resultado será un compromiso. *D* no se extiende hasta la fijación, pero tampoco es eliminado de escena. Más bien, la población evoluciona hasta un polimorfismo estable.

Este proceso de selección en dos partes encierra dos unidades de selección. *N* ayuda a los organismos y *D* los perjudica. Pero también es verdad que *D* ayuda a los cromosomas en que se asienta y *N* los perjudica (dejando que sean vulnerables a los genes desviadores). En este caso, un punto de vista estrictamente organísmico *entra en conflicto* con el punto de vista del gen egoísta. Si las adaptaciones evolucionan sólo cuando son ventajosas para los organismos que las poseen, no habría genes desviadores. De igual manera que puede haber conflictos de intereses entre el grupo y el organismo, también puede haberlos entre el organismo y el gen.

Vuelvo ahora a aquel ejemplo que Williams (1966) acepta como un caso documentado de selección de grupo en la naturaleza: el de la investigación de Lewontin y Dunn (1960) sobre el alelo-*t* en el ratón doméstico. El interés de este ejemplo no es que Lewontin y Dunn hayan conseguido los detalles biológicos exactamente adecuados; más bien, la cuestión es ver el alcance de la idea de selección de grupo y cómo podría desarrollarse un argumento en favor de su existencia.

El alelo-*t* es un gen desviador que convierte en estériles a los machos homozigóticos. Lewontin y Dunn elaboraron un modelo como el que acabamos de esbozar y dedujeron una predicción acerca de la frecuencia que debería tener el alelo-*t*. Descubrieron que la frecuencia observada queda por debajo del valor predicho. Para explicar esta observación, tuvieron que postular una tercera fuerza que influye sobre la frecuencia del gen; y fue aquí donde recurrieron al concepto de selección de grupo. Los ratones domésticos viven en pequeños demos locales. Si todos los machos de un demo son homozigóticos para el alelo-*t* no pueden reproducirse y entonces el demo se extingue. No sólo sus copias de *t* son puestas fuera de circulación, sino que además las hembras del grupo, que también tienen copias del alelo-*t*, dejan igualmente de reproducirse.

En el proceso que postulan Lewontin y Dunn ocurren a la vez tres tipos de selección. Hay selección de gametos, selección contra los machos que son homozigóticos, y selección contra los grupos en los cuales todos los machos son homozigóticos para *t*. El primero de estos procesos favorece al alelo-*t*; el segundo y el tercero actúan en contra de él.

En este ejemplo, la selección de grupo y la organísmica actúan en la misma dirección; ambas tienden a reducir la frecuencia de *t*. Quisiera ahora describir un ejemplo plausible en el cual la selección organísmica y la de grupo se oponen una a la otra. Esto proporcionará un ejemplo de la evolución de un rasgo altruista. El caso que voy a describir es la evolución de la no virulencia en el virus mixoma, discutida por Lewontin (1970). Una vez más, la cuestión no es que todavía se siga pensando que los detalles biológicos son exactamente como los describió Lewontin. Más bien el objetivo es ilustrar qué significan los conceptos de selección de grupo y de adaptación de grupo.

El virus mixoma se introdujo en Australia para reducir la población de conejos. Después de varios años, se observó que habían tenido lugar dos cambios, en los conejos y en el virus. En primer lugar, los conejos habían aumentado su resistencia a la enfermedad. En segundo lugar, la virulencia del virus había disminuido. El primero de estos cambios tiene una explicación obvia en términos de selección individual. Pero, ¿cómo explicar el segundo? El virus se transmite de un conejo a otro a través de una mosca que sólo pica a conejos vivos. Esto significa que un virus muy virulento probablemente mataría a su huésped antes de que apareciese otra mosca y lo llevara a otro conejo. Una cepa menos virulenta mantendría vivos a sus huéspedes durante más tiempo, teniendo así más oportunidades de expansión.

Lewontin (1970) dice que este proceso implica selección de grupo. ¿Por qué? La idea es que los conejos infectados contienen distintas cepas del virus, de las que las más virulentas replican más rápidamente que las menos virulentas. Si esto es correcto, entonces los virus de menor virulencia son *altruistas*. Tienen menos éxito reproductivo que los virus de mayor virulencia del mismo grupo. Sin embargo, a los grupos de virus que tienen menor virulencia les va mejor que a los grupos de virus de virulencia mayor. Esto satisface las dos condiciones que definen el concepto de altruismo, representado en la Figura 4.3.

Es fácil caer en el error de describir este ejemplo de tal modo que la menor virulencia deje de parecer un ejemplo de altruismo. Después de todo, los virus de mayor virulencia matan rápidamente a sus huéspedes, pero los de menor virulencia, no. ¿No es ventajoso para un virus no matar a su huésped? Esto hace que la menor virulencia parezca más bien un tipo de egoísmo.

Para ver qué es lo que está equivocado en este razonamiento debemos tomarnos en serio la distinción establecida en el Apartado 4.3 entre lo que ocurre *dentro* de cada grupo y lo que es verdad *como promedio* en el conjunto de los grupos. La menor virulencia *evoluciona por selección natural*; esto significa que la menor virulencia es, por término medio, más eficaz que la mayor virulencia. Pero esto no dice nada sobre si el rasgo es altruista (a menos que se defina el altruismo como lo que no puede evolucionar). Para decidir esta última cuestión, debemos considerar *qué sucede dentro de los grupos (i.e., los conejos) en los que están presentes cepas de*

distinta virulencia. Si los virus de menor virulencia replican más lentamente que las cepas más virulentas, la menor virulencia es una forma de altruismo.

4.6. Correlación, coste y beneficio

Una de las más sorprendentes cuestiones conceptuales en el problema de las unidades de selección es el estatuto de la *selección de parentesco* (Hamilton, 1964). Muchos biólogos insisten en que la selección de parentesco no es un caso de selección de grupo; según ellos, ayudar a los emparentados es conceptualmente equiparable al cuidado parental, y éste es algo que puede entenderse como una adaptación estrictamente organísmica. De todos modos, para otros biólogos, lo natural es ver la selección de parentesco como un caso de selección de grupo en la que los individuos implicados están emparentados.

En este apartado voy a presentar un criterio sencillo para determinar cuándo evolucionará el altruismo. Tiene que ver con el caso en que los individuos de una población se emparejan y después interactúan de algún modo que afecta a su eficacia. Vamos a ver cómo resulta afectado este criterio de evolución del altruismo cuando añadimos el supuesto de que los individuos emparejados están relacionados entre sí (p. ej., si son hermanos completos). Aunque esta línea de razonamiento podría interpretarse como una demostración de que la selección de parentesco es en realidad un caso especial de selección de grupo, no es ése mi objetivo principal. La clave para la evolución del altruismo es la *estructura de la población.* Es importante entender cómo encaja la selección de parentesco en este formato más general.

Una ventaja más de este proceder es que también podremos discutir el significado de los enfoques basados en la teoría de juegos para la evolución de la reciprocidad (Maynard Smith, 1982; Axelrod, 1984). La reciprocidad es un tipo de altruismo condicional. Es útil ser capaz de entender la reciprocidad dentro de un contexto más general. Y finalmente, merece la pena completar la descripción cualitativa de cuándo evolucionará el altruismo que dimos en el Apartado 4.3 con algo un poco más cuantitativo.

Supongamos que los individuos de una población son o bien altruistas (A), o bien egoístas (E). Los altruistas hacen donación a otros de un beneficio b, incurriendo con ello en un coste c para sí mismos. Los individuos egoístas no hacen tales donaciones. Los individuos de cualquier tipo *recibirán* donaciones si viven con altruistas. El altruismo evolucionará cuando los individuos altruistas sean, por término medio, más eficaces que los egoístas. Veremos que el criterio para que $w(A) > w(E)$ depende de dos cantidades: la correlación entre los individuos en interacción y la ratio coste/beneficio. La primera cantidad, como se advertirá, depende de las reglas que siga la población y que son las que determinan quién interactúa con quién.

Supongamos que una población está compuesta por n individuos altruistas y un cierto número de egoístas. Supongamos que cada altruista hace donación de un beneficio b *a cada uno de los demás individuos de la población*. En tal caso, las eficacias de los dos rasgos son:

$$w(A) = (x - c) + (n - 1)b \qquad\qquad w(E) = x + nb$$

En estas expresiones, x es «la eficacia de base». Cuando los individuos altruistas reducen su eficacia en c unidades, se trata de una reducción con respecto a la eficacia que tendrían si no hubieran hecho la donación. En ambas expresiones, el primer sumando describe el efecto que ejerce sobre el individuo su propio fenotipo; y el segundo, el efecto que tienen sobre el individuo los comportamientos de los demás. El álgebra elemental muestra que

(1) Si todos interactúan con todos, entonces $w(E) > w(A)$ si y sólo si $c + b > 0$.

Esto significa que si la donación confiere al receptor un beneficio genuino ($b > 0$) y le supone al donante un coste genuino ($c > 0$), entonces el altruismo no podrá evolucionar.

Ahora introduzcamos una cierta estructura de población. Pongamos que los individuos se emparejan; el emparejamiento puede ser al azar, o bien puede haber una tendencia a que los individuos similares se emparejen entre sí. Los individuos emparejados interactúan entonces de un modo que afecta a sus eficacias. En esa interacción, la eficacia de un individuo resulta influida tanto por su

propio fenotipo como por el fenotipo del individuo con el que se empareja. Los pagos para los jugadores de las filas son como sigue:

		El individuo se empareja con	
		A	*E*
El individuo es	*A*	$x-c+b$	$x-c$
	E	$x+b$	x

Cuando los individuos egoístas se emparejan entre sí, cada uno recibe la eficacia de base x. Cuando los altruistas se emparejan con egoístas, los altruistas sufren el coste (c) de la donación, de modo que su eficacia se reduce a $x-c$; los individuos egoístas, por su parte, reciben el beneficio (b) que les otorgan sus asociados, pero no incurren ellos mismos en el coste de la donación. Así, los egoístas que se emparejan con altruistas tienen una eficacia de $x+b$. Por último, debemos considerar la eficacia que tienen los altruistas cuando se emparejan entre sí. En este caso, los altruistas pagan el coste de la donación, pero también reciben un beneficio por la donación de sus asociados; por tanto, los altruistas emparejados con altruistas tienen una eficacia de $x-c+b$.

Adviértase que, siempre que un altruista se empareja con un egoísta, al altruista le va peor que al egoísta ($x-c<x+b$, sobre el supuesto de que $b+c>0$). Sin embargo, ahora veremos que este hecho no establece si el altruismo *en general* es menos eficaz que el egoísmo cuando los individuos interactúan después de formar parejas. Una población con esta estructura difiere de un modo fundamental de la organización no estructurada descrita en el enunciado (1), en la que todos interactúan con todos.

Dados los pagos que acabamos de describir, las eficacias de A y E quedan como sigue:

(2) $w(A)=(x-c+b)P(A/A)+(x-c)P(E/A)$
$w(E)=(x+b)P(A/E)+(x)P(E/E)$

Aquí, $P(E/A)$ es la probabilidad de que un individuo del par sea E, dado que el otro es A. Un cálculo simple muestra que

(3) Cuando los individuos interactúan por parejas, $w(A)>w(E)$ si y sólo si $P(A/A)-P(A/E)>c/b$.

CUADRO 4.3. *El Dilema del Prisionero*

Un juego (de una tirada) llamado Dilema del Prisionero fue utilizado por primera vez por los científicos sociales para caracterizar un problema sobre la deliberación racional. Dos jugadores deben decidir por separado comportarse de forma altruista o egoísta durante su único encuentro. Cada uno de ellos decide qué hacer con independencia de lo que decida el otro. La matriz de doble entrada que figura en el texto describe los pagos que recibe un jugador.

Si b, $c>0$, el egoísmo es la *estrategia dominante*; eso significa que es mejor para uno ser egoísta, con independencia de lo que haga el otro jugador. La misma conclusión es aplicable para el oponente. El resultado de la deliberación racional es que ambos jugadores deciden comportarse de forma egoísta, de modo que al final a los dos les va peor de lo que les hubiera ido si ambos hubieran decidido comportarse de forma altruista.

El Dilema del Prisionero presenta un cuadro algo pesimista de lo que puede producir la deliberación racional. Muestra cómo la gente puede deliberar racionalmente y con plena información sobre las consecuencias, y, aun así, acabar peor de lo que podría haber acabado si hubiera sido irracional.

De forma análoga, la función de eficacia representada en la Figura 4.5 presenta un cuadro pesimista de lo que la selección natural puede producir. Muestra cómo un rasgo más eficaz puede desplazar a otro que lo es menos y cómo, a pesar de ello, los individuos pueden ser al final menos eficaces de lo que eran antes de iniciarse el proceso.

Distinto del Dilema del Prisionero de una tirada es el Dilema del Prisionero Reiterado, en el que los jugadores interactúan varias veces. En cada ronda, los participantes deciden si van a actuar de forma altruista o egoísta. Una estrategia es una regla que le dice al jugador qué hacer en cada jugada: *ser siempre altruista* y *ser siempre egoísta* son dos estrategias incondicionales, pero hay muchas estrategias en las cuales la jugada está condicionada a la historia anterior del juego. En el Dilema del Prisionero Reiterado, la estrategia que es racional seguir depende de la estrategia que haya seguido el otro jugador. No cabe utilizar ningún argumento de predominio para seleccionar una estrategia.

$P(A/A)-P(A/E)$ es una cantidad estadística familiar; se trata de la *correlación* de los individuos en interacción emparejados (véase el Cuadro 3.3, para la definición de correlación).

Si los grupos se forman al azar, entonces $P(A/A)=P(A/E)=$ $=P(A)$ y la desigualdad se reduce a $0>c/b$. Esto significa que si hay un coste genuino para el donante y un beneficio genuino para el receptor, el altruismo no puede evolucionar cuando las parejas se forman al azar. En el extremo opuesto está el caso en el cual los

afines siempre se asocian entre sí. Si $P(A/A)=1$ y $P(A/E)=0$, el criterio se convierte en $b>c$. En este caso el altruismo evolucionará exactamente cuando el beneficio para el receptor sobrepase al coste para el donante.

Cuando el comportamiento altruista supone una determinada ratio coste/beneficio, el enunciado (3) describe cuánta correlación tiene que haber entre los individuos en interacción para que ese comportamiento evolucione. Cuanto más costosa sea la donación (para un determinado beneficio), más difícil será que el rasgo evolucione. Y si el coste supera al beneficio, c/b será mayor que 1. Puesto que las correlaciones tienen como valor máximo la unidad, es imposible que evolucione esta especie de *hiperaltruismo*, como lo podríamos denominar. Pocos de nosotros estaríamos dispuestos a morir para hacer sonreír a alguien. Si nuestro comportamiento estuviera bajo el control del tipo de proceso de selección descrito en el enunciado (3) (un supuesto controvertido, por decirlo suavemente; véase Capítulo 7), nuestra negativa a comprometernos en una conducta hiperaltruista sería perfectamente comprensible.

Hasta aquí hemos descubierto que el altruismo puede conseguir evolucionar cuando las poblaciones se subdividen en parejas en interacción en las cuales los individuos implicados tienden a ser semejantes. ¿Qué es lo que podría hacer que los altruistas se emparejaran con otros altruistas? Una posibilidad es que los individuos emparentados estén constituidos en grupos. Ésta es la idea básica de la teoría de la selección de parentesco de Hamilton (1964). Cuando los grupos se componen de individuos emparentados, el altruismo puede evolucionar porque (o en la medida en que) los parientes sean semejantes entre sí.

El enunciado (3) describe el criterio general para que el altruismo evolucione cuando la población está estructurada por parejas. Ahora voy a explorar el caso especial en el cual las parejas sean hermanos completos. La desigualdad de Hamilton (1964) expresa que el altruismo evolucionará exactamente cuando $r>c/b$. La cantidad r es el *coeficiente de parentesco* de los individuos en interacción. Resulta que (dados algunos supuestos simplificadores) los hermanos completos se caracterizan por $r=1/2$. Ahora vamos a ver que $P(A/A)-P(A/E)=1/2$ cuando las interacciones son entre hermanos completos, la población se aparea al azar, y la herencia se ajusta a un patrón simétrico que enuncio a continuación.

CUADRO 4.4. *Selección de parentesco con un gen dominante para el altruismo*

La proposición (4) plantea un criterio para la evolución del altruismo que es bastante *in*dependiente de la frecuencia. Si c y b son constantes, o bien el altruismo no puede aumentar porque es escaso, o bien recorre todo el camino hasta llegar a hacerse fijo. Si variamos los supuestos sobre la herencia, las cosas cambian. En lugar de las reglas fenotípicas simétricas que ya hemos considerado, supongamos ahora que el altruismo está codificado por un único gen dominante.

Consideremos una población diploide en la que los individuos que son *aa* o *ae* son altruistas (*i.e.*, tienen el fenotipo A) y los que son *ee* son egoístas (E). Las eficacias de los alelos serán

$$w(a) = P(a)w(aa) + P(e)w(ae) = w(A)$$
$$w(e) = P(e)w(ee) + P(a)w(ae) = P(e)w(E) + P(a)w(A).$$

Esto significa que $w(a) > w(e)$ si y sólo si $w(A) > w(E)$. El gen altruista (a) evolucionará exactamente cuando el fenotipo altruista (A) tenga la eficacia mayor.

De ello se sigue que $w(a) > w(e)$ exactamente cuando $P(A/A) - P(A/E) > c/b$. Ahora tenemos que evaluar $P(A/A) - P(A/E)$ cuando las interacciones se producen entre hermanos completos. El valor de cada término es dependiente de la frecuencia:

$P(A/A) = 1$ cuando a sea común
$P(A/A) = 1/2$ cuando a sea escaso
$P(A/E) = 3/4$ cuando a sea común
$P(A/E) = 0$ cuando a sea escaso

$P(A/A) - P(A/E) = 1/2$ cuando el gen a sea escaso, pero $P(A/A) - P(A/E) = 1/4$ cuando a sea común. El criterio para que el altruismo evolucione es dependiente de la frecuencia.

Este modelo tiene tres soluciones posibles. Si $c/b > 1/2$, el egoísmo avanzará hacia la fijación; si $1/2 > c/b > 1/4$, los dos rasgos evolucionarán hacia un polimorfismo estable; si $1/4 > c/b$, el altruismo avanzará hacia la fijación.

Supongamos que los progenitores $A \times A$ producen un 100 % de descendientes A, los progenitores $A \times E$ producen el 50 % A y el 50 % E, y los progenitores $E \times E$ producen el 100 % de descendientes E. Este esquema define lo que se denomina modelo de herencia *sexual haploide*. Si p es la frecuencia de A entre los

progenitores, y siendo el apareamiento al azar, los tres tipos de grupos de hermanos descendientes ocurrirán con las frecuencias

$$P(AA) = p^2 + pq/2$$
$$P(AE) = pq$$
$$P(EE) = q^2 + pq/2.$$

Este alejamiento de las frecuencias de Hardy-Weinberg se debe al hecho de que los hermanos tienden a parecerse. Adviértase que las frecuencias de A y E entre los hermanos no difieren de las frecuencias parentales; $P(A) = P(AA) + P(AE)/2 = p$ y $P(E) = P(EE) + P(AE)/2 = q$. Estas probabilidades nos permiten definir las siguientes probabilidades condicionales:

$$P(A/A) = P(AA)/P(A) = (p^2 + pq/2)/p = p + q/2$$
$$P(E/E) = P(EE)/P(E) = (q^2 + pq/2)/q = q + p/2.$$

Sustituyendo por estas probabilidades condicionales las del enunciado (2), obtenemos

$$w(A) = (x + b - c)(p + q/2) + (x - c)(q/2)$$
$$w(E) = (x + b)(p/2) + x(q + p/2).$$

Por álgebra elemental, esto implica que

(4) Cuando las interacciones se producen exclusivamente entre hermanos completos, $w(A) > w(E)$ si y sólo si $1/2 > c/b$.

Las discusiones informales sobre la desigualdad de Hamilton, $r > c/b$, para el caso de los hermanos completos incluyen muchas veces precisiones tales como que «los hermanos completos comparten la mitad de sus genes». Aunque eso pueda ser verdad en casos especiales, no lo es en general. En muchas poblaciones, los individuos son *muy* semejantes entre sí, y los hermanos completos lo son aún más (Dawkins, 1979). Además, para que el altruismo evolucione, no importa realmente lo similares que sean globalmente entre sí los hermanos completos. Lo que de verdad importa es la cantidad $P(A/A) - P(A/E)$, siendo A y E los dos fenotipos (o los genes que los codifican); el resto del genoma es bastante irrelevante.

En las interacciones tipo pareja que hemos considerado hasta ahora, los individuos *no* se emparejan al azar (si el altruismo ha de evolucionar), e interactúan *una vez*. Ahora voy a examinar una situación diferente, en la que los individuos se emparejan al azar, pero interactúan *repetidamente*. Las parejas de individuos juegan al Dilema del Prisionero Reiterado con *n* rondas. En cada jugada pueden cooperar (ser altruistas) o desentenderse (ser egoístas). Los pagos en cada jugada son como se estableció antes. Lo bien que un individuo lo haga en este juego de *n* rondas depende de la estrategia que elija y de la elegida por el otro individuo de la pareja.

Una posible estrategia que un individuo podría seguir sería actuar de forma egoísta en todas las jugadas. Esta estrategia incondicional se denomina *SIDE* («siempre desentenderse»). Los individuos pueden también seguir otras estrategias más complejas. Axelrod (1984) examina la estrategia conocida como TOMA Y DACA (*TYD*). Un individuo que juegue según *TYD* cooperará (*i.e.*, será altruista) en la primera jugada y después, en la siguiente, hará lo mismo que su compañero haya hecho en la anterior. Si el oponente coopera, *TYD* hace lo mismo en la jugada siguiente; si el oponente se desentiende, *TYD* se toma la revancha. La de *TYD* es una estrategia que implica reciprocidad (Trivers, 1972).

Consideremos una población en la que todos jueguen según *TYD* o según *SIDE*. Los individuos forman parejas y después juegan durante *n* rondas. Los tres tipos de parejas y la secuencia de jugadas que tienen lugar dentro de cada uno son los siguientes:

TYD	*AAA*...
TYD	*AAA*...
TYD	*AEE*...
SIDE	*EEE*...
SIDE	*EEE*...
SIDE	*EEE*...

Aun cuando los individuos se emparejen al azar, seguirá habiendo un nivel enorme de correlación entre los *comportamientos* altruista y egoísta (Michod y Sanderson, 1985; Wilson y Dugatkin, 1991). El comportamiento altruista tropieza con el egoísmo sólo

durante la primera ronda de un juego entre alguien que juegue según *TYD* y alguien que lo haga según *SIDE*.

Ahora podemos definir la eficacia de cada estrategia:

$$w(TYD) = n(x+b-c)P(TYD/TYD) + [x-c+(n-1)x]P(SIDE/TYD)$$
$$w(SIDE) = nxP(SIDE/SIDE) + [x+b+(n-1)x]P(TYD/SIDE).$$

Si las parejas se forman al azar, $P(TYD/TYD) = P(TYD/SIDE) = p$ y $P(SIDE/SIDE) = P(SIDE/TYD) = q$. En este caso, $w(TYD) > w(SIDE)$ si y sólo si

$$n(x+b-c)p + [(x-c)+(n-1)x]q > nxq + [x+b+(n-1)x]p.$$

Esto se simplifica en

(5) $w(TYD) > w(SIDE)$ si y sólo si $p(n-1)(1-c/b) > c/b$.

Para unos beneficios y costes fijos, el que *TYD* sea más eficaz que *SIDE* depende de las frecuencias de las estrategias y de la duración del juego. Hacer común *TYD* (incrementando p) y aumentar la duración del juego (incrementando n) favorecen la evolución de *TYD*.

Consideremos un ejemplo. Si $x=1$, $c=1$ y $b=4$, la matriz de pagos para cada jugada de un juego con n rondas se convierte en:

		El individuo se empareja con	
		A	*E*
El individuo es	*A*	4	0
	E	5	1

Si hay quince rondas en cada interacción de pareja ($n=15$), el enunciado (5) se convierte en $w(TYD) > w(SIDE)$ si y sólo si $p > 1/42$. Cuando *TYD* es muy escaso, no puede evolucionar, pero, una vez que cruza el umbral de $p = 1/42$, recorre todo el camino hasta hacerse fijo.

Los pagos para cada estrategia en el juego de 15 rondas pueden derivarse de la matriz de pagos anterior, que describe las consecuencias de cada movimiento:

		El individuo se empareja con	
		TYD	*SIDE*
El individuo es	*TYD*	60	14
	SIDE	19	15

En la Figura 4.5 se describen las funciones de eficacia de las dos estrategias. Adviértase que hay un punto de equilibrio (inestable) en $p = 1/42$.

Ahora hagamos inventario. Los individuos emparejados pueden estar emparentados o no; pueden interactuar una vez o en repetidas ocasiones. En todas las circunstancias revisadas hasta aquí, el criterio para que evolucione el altruismo es el mismo. El grado de asociación positiva entre los individuos en interacción y la ratio coste/beneficio determinan que el altruismo evolucione o no.

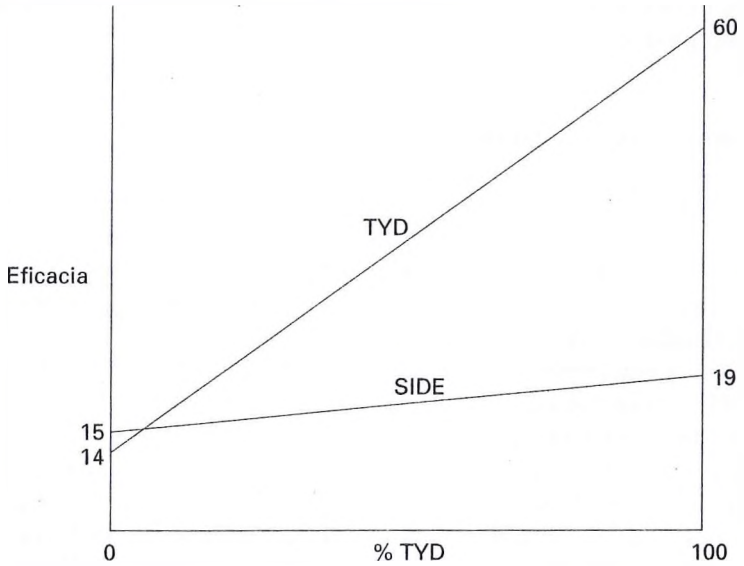


FIGURA 4.5. Las relaciones de eficacia representadas suponen que la población evolucionará hacia el 100 % de *TYD* o hacia el 100 % de *SIDE*, dependiendo de la frecuencia con la que comience la población. Cada estrategia es evolutivamente estable.

Cuando un comportamiento altruista se empareja con un comportamiento egoísta, el efecto inmediato es que al altruista le va peor. Sin embargo, en este momento ya habrá quedado claro que ese hecho deja abierta la cuestión de si un comportamiento es más eficaz que el otro. Como en otros muchos problemas, es importante no confundir la parte con el todo. Cuando existen dos rasgos en una población y los individuos forman parejas, hay *tres* tipos de parejas. Por descontado, cuando un individuo altruista interactúa con uno egoísta, el altruista sale peor parado. Pero la eficacia del altruismo también refleja cómo le va al rasgo en aquellos grupos en que los dos individuos son altruistas. De modo similar, la eficacia del egoísmo no sólo está relacionada con sus triunfos cuando se empareja con el altruismo, sino también con su comportamiento contraproducente cuando el egoísmo se empareja consigo mismo. La eficacia de un rasgo es un promedio referido a lo bien que le resulta en *todos* los contextos en los que está presente. El choque entre altruismo y egoísmo dentro de un grupo único de dos individuos es vívido, pero a veces lo que es más llamativo no sirve para expresar lo que ocurre *en el promedio.*

Sugerencias para futuras lecturas

Una buena muestra de trabajos biólogicos y filosóficos sobre el problema de las unidades de selección puede encontrarse en Brandon y Burian (1984). Wimsatt (1980) defiende que el seleccionismo génico es adecuado como forma de «registro contable» de los resultados de la evolución, pero no refleja adecuadamente importantes características del proceso evolutivo; Sober y Lewontin (1982) desarrollan críticas similares. Williams (1985) defiende lo que denomina perspectiva reduccionista del problema de las unidades de selección. Sober (1981) establece una relación entre la disputa sobre la selección de grupo y el problema de las ciencias sociales relativo al holismo metodológico y al individualismo metodológico. Sober (1984b) describe un modelo probabilístico de la causalidad, que utiliza para caracterizar de qué va el problema de las unidades de selección. Lloyd (1988) defiende la propuesta de Wimsatt. Brandon (1982, 1990) utiliza el concepto probabilístico de «apantallar» para desarrollar la idea sostenida por Mayr y

Gould de que la selección actúa «directamente» sobre el fenotipo del organismo y sólo «indirectamente» sobre sus genes. Las ideas de Brandon son discutidas por Mitchell (1987) y Sober (1992b). Cassidy (1978), Waters (1986, 1991) y Sterelny y Kitcher (1988) desarrollan un enfoque convencionalista acerca del problema de las unidades de selección, enfoque que se discute en Sober (1990b). Wilson y Sober (1989) defienden que la contraposición entre selección de grupo y selección organísmica debe entenderse en paralelo con la contraposición entre selección organísmica y selección génica. Hull (1980) defiende que la unidad de selección, independientemente de que sea un grupo, un organismo o un gen, debe ser un «individuo»; Sober (1992a) discute esta propuesta. Hull (1988) generaliza los conceptos de Dawkins (1976) de *replicador* y *vehículo* con el objetivo de proporcionar un marco para entender el problema de las unidades de selección.

Capítulo 5
ADAPTACIONISMO

5.1. ¿Qué es el adaptacionismo?

El adaptacionismo es una tesis acerca de la «potencia» de la selección natural. Aquellos que discuten sobre la veracidad no dudan de la hipótesis del árbol de la vida (Apartado 1.4). La disputa concierne al mecanismo de la evolución, no al hecho de la evolución.

Para comprender sobre qué gira el debate, consideremos un modelo muy simple de un proceso de selección: el que utilicé al discutir la evolución de la velocidad de carrera en una población de cebras (Apartado 4.2). El rasgo *rápido* compite contra *lento*, y el resultado último es que *rápido* alcanza la fijación. En ese modelo yo simulaba que las cebras se reproducen asexualmente y que un descendiente siempre se parece exactamente a su progenitor. También suponía que la velocidad de carrera evoluciona con independencia de todas las demás características; por ejemplo, que no hay correlación entre *rápido* y un carácter perjudicial (como vulnerabilidad a la enfermedad). Y suponía asimismo que la mutación y la deriva no tienen ningún efecto sobre el proceso de la evolución.

Todos esos supuestos son falsos. ¿Qué sucedería si hiciésemos más realista el modelo al tomar en consideración las complicacio-

nes que acabamos de mencionar? Supongamos que explicitáramos las influencias genéticas sobre la velocidad y describiéramos cómo se transmiten los rasgos parentales a la descendencia en la reproducción sexual. Supongamos que reconociéramos explícitamente el hecho de que las cebras no viven en poblaciones infinitas y que la velocidad de carrera puede estar correlacionada con otras características relevantes para la eficacia de una cebra. Y así sucesivamente. ¿Afectarían esos refinamientos a nuestra predicción de cómo evolucionará la velocidad de carrera? Los adaptacionistas se inclinarían a responder negativamente a esta pregunta. Su idea de la evolución de un rasgo mantiene que la selección natural es un determinante tan potente de la evolución de una población que no se corre ningún riesgo al ignorar las complicaciones del tipo de las mencionadas. Si el modelo sencillo predice que *rápido* aumentará hasta el 100 %, la expectativa de los adaptacionistas es que otro modelo más complicado y realista hará básicamente la misma predicción.

Esto mismo es aplicable si trasladamos nuestra atención a un modelo de selección más interesante: el modelo de la evolución de la proporción de sexos, de Fisher (Cuadro 1.3). Fisher no tenía idea de cuál es el mecanismo genético que hace posible que un progenitor influya en la combinación de hijos e hijas que produce. Él simplemente estableció las consecuencias con respecto a la eficacia de los distintos fenotipos que quiso considerar. En su modelo, se asume que el rasgo de la proporción de sexos evoluciona independientemente de otros fenotipos (p. ej., que no hay correlación entre la *proporción* de sexos que un progenitor produce y el *número* de descendientes que tiene). Y, por supuesto, se ignora la deriva genética). Dados estos supuestos simplificadores, la predicción de Fisher fue que la población evolucionaría hasta un punto en el que habría igual inversión en hijas que en hijos. ¿Qué ocurriría si eliminásemos estas idealizaciones? Los adaptacionistas mantendrán la expectativa de que tomar en consideración otras complicaciones no paga el tiro. La predicción a la que da lugar el modelo más complicado y realista será la misma, o aproximadamente la misma, que la que se obtiene con el modelo más simple en el que el único factor considerado es la selección.

Los adaptacionistas tienden a esperar que la naturaleza se ajuste a las predicciones de modelos bien fundados en los que el

único factor descrito sea la selección natural. Esperan que las cebras sean *rápidas* en lugar de *lentas* (si es que *rápido* es, de hecho, el fenotipo más eficaz). Y esperan que los organismos reales inviertan por igual en los dos sexos (suponiendo, de nuevo, que sea ésa la combinación que la selección natural tiende a producir).

Evidentemente, un adaptacionista no tiene por qué esperar necesariamente que *todas* las poblaciones hagan lo que el modelo de Fisher dice que debería hacer. Después de todo, el cálculo de Fisher se basa en el supuesto de que hay un apareamiento al azar entre la población. Si la población se subdivide en grupos de hermanos y si el apareamiento se produce estrictamente entre hermanos, entonces el modelo de Fisher no es aplicable, pero sí lo es el de Hamilton (1967). En este nuevo marco, la predicción es que evolucionará una proporción de sexos sesgada hacia las hembras. Los adaptacionistas se dan perfecta cuenta de que el fenotipo más eficaz es algo que depende de los detalles biológicos.

Es necesaria otra aclaración en relación con la expresión «más eficaz». Los adaptacionistas pueden esperar que las cebras evolucionen de *lento* a *rápido*, pero no esperan que desarrollen maquinaria armamentística con la cual contrarrestar los ataques de los leones (Krebs y Davies, 1981). Cuando los adaptacionistas afirman que el rasgo más eficaz evolucionará, se refieren al más eficaz de los rasgos *presentes realmente en la población*, no al más eficaz de los rasgos que podamos imaginar.

Aunque los adaptacionistas reconocen que las consecuciones de la selección están limitadas por el rango de variación disponible, a menudo esperan que dicho rango sea muy rico. Como ya se explicó en el Apartado 3.6, una correlación entre un rasgo ventajoso (como correr más velozmente) y un rasgo desventajoso (como ser vulnerable a la enfermedad) puede impedir que evolucione la *combinación* de rasgos que sea más eficaz. Los adaptacionistas suelen considerar tales correlaciones como impedimentos temporales, cuya superación cabe esperar, dado el poder optimizador de la selección natural.

Vamos a considerar, por ejemplo, el fenómeno de la *pleiotropía antagónica* (Apartado 3.6). Sean A y a dos genes en un locus haploide. Cada alelo tiene dos consecuencias fenotípicas, una mala y una buena. Supongamos que fuera mejor tener el fenotipo P_1

que el P_2 y el Q_1 mejor que el Q_2. Ahora supongamos que A causa tanto P_1 como Q_2 y que a causa P_2 y Q_1. Dado que el sistema genético induce una correlación entre un valor bueno de P y un valor malo de Q, la combinación óptima, tener al mismo tiempo P_1 y Q_2, no podrá evolucionar.

¿Qué tendría que pasar para que la selección natural «superara» esta barrera pleiotrópica hasta el óptimo? Dawkins (1982a, pág. 35) dice que «si una mutación tiene un efecto beneficioso y otro perjudicial, no hay ninguna razón para que la selección no pueda favorecer genes modificadores que separen los dos efectos fenotípicos o que reduzcan el efecto del perjudicial y promuevan el del beneficioso». Un gen *m* en otro locus podría ser causa de que el alelo A produjese tanto P_1 como Q_1. En tal caso, esa combinación de genes (*m* más A) y el par de fenotipos ventajosos que ella genera evolucionarían hacia la fijación. Según Dawkins, no es sólo que esta situación sea concebible, sino que es incluso razonable esperar que los impedimentos pleiotrópicos para el óptimo sean muchas veces superados. Por consiguiente, la selección natural optimizará respecto de la variación *existente*, y es razonable esperar que la variación existente sea *rica*.

De todos modos, ningún adaptacionista afirma que la variación sea *ilimitadamente* rica. Es por eso por lo que las cebras no han desarrollado maquinaria armamentística y por lo que los cerdos no vuelan (Lewontin, 1978; Dawkins, 1982a). Tomemos, por ejemplo, el caso de pleiotropía antagónica que descubrieron Rose y Charlesworth (1981) (Apartado 3.6). En *Drosophila* hembra, una alta fecundidad al comienzo de la vida está correlacionada con una baja fecundidad posteriormente. Puede ser biológicamente imposible que una mutación permita a la mosca de la fruta conseguir las dos opciones. En otro contexto, Maynard Smith (1978b) señalaba que la velocidad de carrera de una cebra puede aumentar gracias al alargamiento de la pata, pero ello hace que la pata pueda romperse con más facilidad. La idea es que hay una constricción mecánica sobre el diseño de la pata que impide que la velocidad y la fuerza puedan optimizarse simultáneamente. Los adaptacionistas no están obligados a defender que *todos* los impedimentos al óptimo debidos a correlaciones de características puedan ser superados; cabe la posibilidad de que los genes modificadores puedan disolver ciertas correlaciones, pero no otras.

Una cuestión delicada es la de cómo caracterizar el rango de variación que se supone disponible en una cierta población ancestral. Con respecto a esta cuestión, no hay un punto de vista determinado que sea compartido por todos los adaptacionistas. El adaptacionismo es una «tendencia» de pensamiento. En la práctica, sus seguidores mantienen con frecuencia que la variación es menos constrictora de lo que los críticos del adaptacionismo están dispuestos a mantener. Un adaptacionista extremo sostendrá que *cada* rasgo evoluciona independientemente de todos los demás. Un antiadaptacionista extremo sostendrá que *cada* rasgo está inmerso en una red de correlaciones que hace que sea imposible cambiar una parte sin cambiar sistemáticamente la totalidad. Los biólogos de carne y hueso raramente ocupan ninguno de los dos extremos. Esto no significa que el contraste entre el adaptacionismo y su antítesis no sea real, sino sólo que no hay un punto preciso en el continuo donde el adaptacionismo se separe de su opuesto.

Ahora podemos distinguir tres tesis con respecto a la relevancia de la selección natural para explicar por qué los individuos de una cierta población *X* poseen un determinado rasgo *R* (Orzack y Sober, en prensa):

(U) La selección natural ha desempeñado algún papel en la evolución de *R* en el linaje conducente a *X*.
(I) La selección natural ha sido una causa importante de la evolución de *R* en el linaje conducente a *X*.
(O) La selección natural ha sido la única causa importante de la evolución de *R* en el linaje conducente a *X*.

Estas tesis se presentan en orden ascendente de fuerza lógica; (I) supone (U), pero no a la inversa; y (O) supone (I), pero no a la inversa.

Si (I) es verdadera, entonces una explicación de la evolución del rasgo *no puede* omitir la selección natural; si (O) es verdadera, entonces una explicación del rasgo *puede* ignorar sin temor los factores no selectivos que puedan haber actuado. El adaptacionismo, tal y como yo entiendo el término, se compromete con algo aproximado a (O). Para los adaptacionistas, los modelos que se centran en la selección e ignoran el papel de los factores no selectivos proporcionan *explicaciones suficientes*.

Después de haber descrito qué es adoptar el adaptacionismo con respecto a un solo rasgo en un solo linaje, puedo ahora abordar la cuestión de qué significa el adaptacionismo *en general.* Los adaptacionistas suelen circunscribir sus tesis a los caracteres feotípicos. En general, están dispuestos a admitir que (O) e incluso (I) pueden ser falsas con respecto a caracteres moleculares (Maynard Smith, 1978b). Lo cual hace razonable formular el adaptacionismo del siguiente modo:

> *Adaptacionismo:* La mayoría de los rasgos fenotípicos de la mayoría de las poblaciones pueden ser explicados por un modelo en el que se describa la selección y se ignoren los procesos no selectivos.

Esto es una generalización de (O).

Generalizaciones similares de (U) y de (I) son también posibles. La forma general de (U) dice que la selección natural es *ubicua.* Esta afirmación no es demasiado controvertida. La generalización de (I) es un poco más sustancial. (I) afirma que la selección natural es una causa *importante* de la evolución fenotípica. Si (I) fuera verdadera en general, sería un error ignorar la selección natural. Sin embargo, el debate sobre el adaptacionismo no se centra en esta cuestión, sino en la de si, una vez que se ha tomado en cuenta la selección natural, puede ignorarse todo lo demás. La forma generalizada de (O) es el corazón del asunto.

El adaptacionismo, tal como yo lo construyo, no exige que el proceso de selección natural maximice la eficacia de los organismos (o de los genes) de una población. Como vimos en relación con el problema del altruismo (Figura 4.3), la selección natural puede reducir la eficacia. El adaptacionismo hace hincapié en la importancia de la selección natural, pero no está comprometido con la tesis de que la selección natural siempre mejore el nivel de adaptación.

Pueden obtenerse versiones más fuertes del adaptacionismo si se sustituyen una o más de las ocurrencias de «la mayoría» por «todos». El resultado de tales sustituciones sería que el adaptacionismo resulta más falsable (Apartado 2.7). Si el adaptacionismo consistiera en la afirmación de que la selección natural es suficiente para explicar *todos* los rasgos fenotípicos de *todas* las poblaciones, un solo contraejemplo bastaría para refutarlo. Pero pocos

CUADRO 5.1. *El problema de los rinocerontes de dos cuernos*

Algunas disputas en torno al adaptacionismo se disuelven en cuanto se aclara el hecho a explicar. ¿Requieren los cuernos de los rinocerontes una explicación adaptativa? Eso depende de qué hecho acerca de los cuernos queramos explicar. ¿Queremos explicar por qué *todos los rinocerontes tienen cuernos*? ¿O queremos explicar por qué *los rinocerontes de la India tienen un cuerno, mientras que los africanos tienen dos* (Lewontin, 1978)? Las cosas que requieren explicación son *proposiciones*. Un problema explicativo no está apropiadamente especificado mientras no se formule una proposición.

Los dos problemas explicativos se refieren a distintos patrones de variación. Uno puede querer explicar por qué no hay variación en el número de cuernos *dentro* de cada una de las dos especies, o por qué hay variación en el número de cuernos *entre* las dos especies. Aun cuando exista una explicación adaptacionista de lo primero, de ello no se sigue que deba haberla también de lo segundo.

biólogos están dispuestos a adoptar esta forma fuerte de la tesis. La formulación que estoy sugiriendo, aunque más difícil de contrastar, se halla más cerca de lo que realmente ejercen los biólogos actuales.

5.2. ¿Cómo puede estorbar la genética?

Para que *rápido* acabe suplantando a *lento* en nuestra población de cebras, las cebras *rápidas* deben diferir genéticamente de las *lentas*. La variación fenotípica debe reflejar variacion genética. ¿Qué confianza podemos tener en que, si un rasgo fenotípico queda sometido a selección, haya variación genética que permita que el rasgo evolucione?

Se ha sugerido algunas veces que es razonable suponer que haya habido variación genética ancestral para cualquier rasgo que queramos considerar, dado que los experimentos de selección artificial normalmente tienen éxito para producir cambios en la población. Aunque esto es verdad en general, conviene recordar: 1) que tales experimentos pueden encerrar una muestra sesgada de rasgos fenotípicos, y 2) que a veces los experimentos fracasan. Un interesante ejemplo de 2) lo encontramos en los esfuerzos de los criado-

res de animales por cambiar la proporción de sexos en las vacas lecheras. La selección ha fracasado en repetidas ocasiones al intentar desviar la proporción de la unidad; aparentemente, no hay, de hecho, variación genética para la proporción de sexos (Maynard Smith, 1978a). Podría parecer que una proporción de sexos de 60:40 no es una enormidad respecto a la proporción 1:1, pero en este caso, ninguna variación genética existente codifica la proporción sesgada de sexos.

Evidentemente, el hecho de que, en la actualidad, no haya variación genérica para el rasgo no refuta el argumento de Fisher de por qué ha evolucionado una proporción equitativa de sexos. Después de todo, si el proceso que describió Fisher es la explicación correcta de la proporción de sexos que observamos entre las vacas lecheras, podríamos pensar que la variación genética para la proporción de sexos se ha destruido. De todos modos, este ejemplo tiene relevancia en relación con los supuestos adaptacionistas sobre la heredabilidad. Los adaptacionistas se inclinan a pensar que, cuando hay un fenotipo que pudiera convertirse en ventajoso, probablemente surgirá alguna combinación de genes codificadora de ese rasgo alternativo (a través de la mutación o de la recombinación). Aunque este supuesto no siempre es correcto, sigue abierta la cuestión de si constituye una hipótesis de trabajo razonable.

Los adaptacionistas esperan que aquellos rasgos que tengan una influencia significativa sobre la viabilidad o la fertilidad de un organismo sean óptimos. Si las cebras *rápidas* son más eficaces que las *lentas*, entonces las cebras actuales deberían ser *rápidas*. Esta expectativa puede estar equivocada si es que la población ha experimentado recientemente algún cambio importante en su medio. Si tal cosa ha ocurrido, puede ser que la población no haya tenido aún el tiempo suficiente para que el fenotipo óptimo evolucione. En tal caso, los rasgos observados serán *sub*óptimos. Puede que la selección natural sea muy potente, pero hasta el más convencido de los adaptacionistas admitiría que puede quedarse rezagada ante un cambio ecológico extremadamente rápido (Maynard Smith, 1982). El surgimiento de variantes nuevas lleva tiempo, como también se tarda en que esos rasgos se deslicen hasta la fijación.

En el Capítulo 4 he descrito cómo la selección natural puede transformar la composición de una población (Figuras 4.1-4.3).

Consideré sólo modelos puramente fenotípicos en los que la herencia sigue la regla simple de que los fenotipos semejantes engendran fenotipos semejantes. Nada se dijo entonces de cómo están codificados genéticamente los distintos fenotipos. Ahora quiero describir cómo pueden influir los detalles genéticos en el poder de la selección natural. Aun cuando ignoremos la mutación, la migración, la deriva y la correlación de características fenotípicas, todavía sigue siendo posible que el sistema genético impida al fenotipo óptimo evolucionar hacia la fijación. Para ver cómo puede ocurrir esto voy a considerar tres modelos sencillos en los que la selección natural actúa sobre los genotipos en un locus simple diploide. En estos modelos se consideran sólo dos alelos, de manera que hay tres genotipos posibles en el locus en cuestión.

En la Figura 5.1 se presenta el caso de que la eficacia del genotipo heterozigótico se sitúe entre las eficacias respectivas de los dos homozigóticos. Adviértase que la eficacia de los tres genotipos es *in*dependiente de la frecuencia. A partir de las eficacias

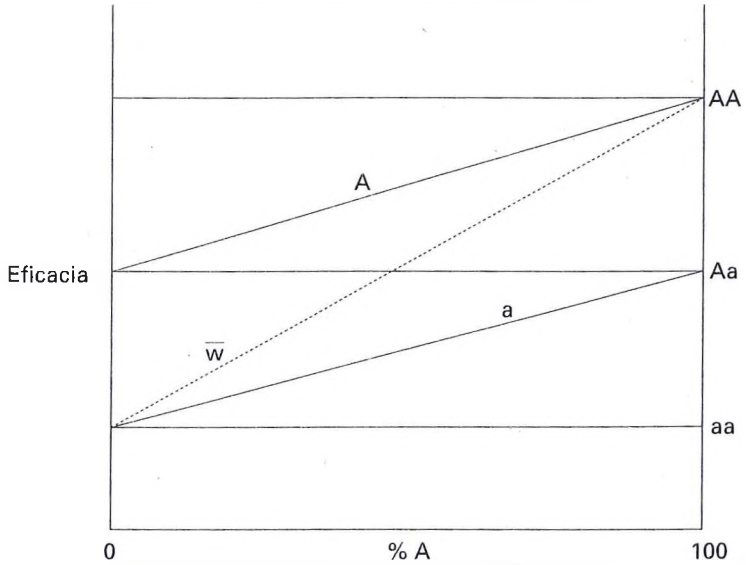


FIGURA 5.1. Cuando el heterozigótico es intermedio en eficacia, el alelo *A* evoluciona hacia la fijación. En ese punto todos los individuos de la población poseen el genotipo *AA*, que es el más eficaz de los tres genotipos.

genotípicas podemos calcular la eficacia de los dos alelos. Cuando *A* es muy escaso, casi siempre se da en los heterozigóticos; cuando *A* es muy común, casi siempre ocurre en los homozigóticos *AA*. Por tanto, la eficacia de *A* es dependiente de la frecuencia, aun cuando la eficacia de los genotipos no lo sea. Lo mismo puede decirse, por supuesto, del alelo *a*.

Con objeto de hacer el modelo más concreto, imaginemos que *aa, Aa* y *AA* corresponden, respectivamente, a las velocidades de carrera lenta, media y rápida en una población de cebras. Es mejor ser rápido que intermedio, y mejor esto último que lento. En cada frecuencia genética, *A* es más eficaz que *a*. El resultado es que *A* llega a la fijación; al final del proceso, todos los individuos tienen el genotipo más eficaz. Todos son *AA*.

Una situación radicalmente distinta surge cuando el heterozigótico es el más eficaz de los tres genotipos (Fig. 5.2). También en este caso la eficacia de los alelos depende de la frecuencia. Pero el resultado de que la selección favorezca al genotipo más eficaz *no* es que éste llegue a la fijación, sino que la población evoluciona hacia

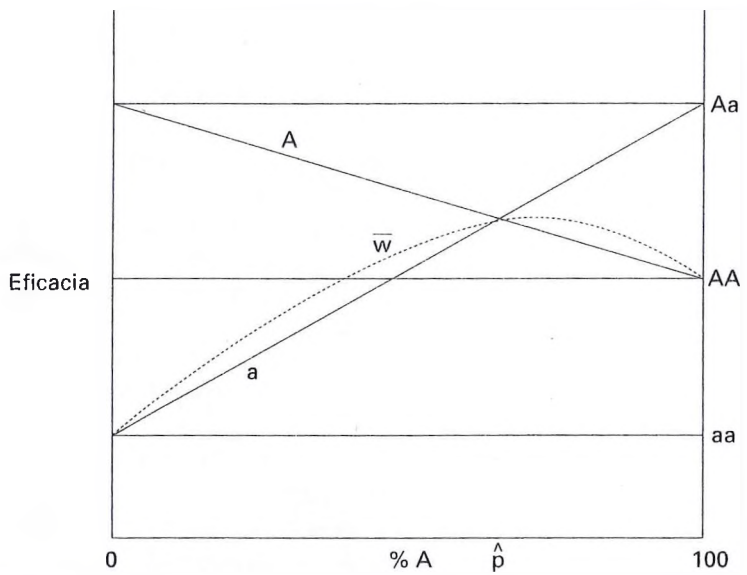


FIGURA 5.2. Cuando los heterozigóticos son más eficaces que los homozigóticos, los dos alelos se mantienen estables en la población. En este caso, el genotipo más eficaz no puede ir hacia la fijación.

un polimorfismo estable (en $\hat{p}$); los dos alelos y los tres genotipos se mantienen. En este caso, la razón por la que el genotipo más eficaz no puede alcanzar la fijación es que los heterozigóticos no realizan una «genuina reproducción». Si el fenotipo óptimo está codificado por un heterozigótico, no puede alcanzar la fijación. Aquí, la genética del sistema «se convierte en un estorbo»; las consideraciones puramente fenotípicas podrían llevarnos a esperar que el fenotipo más eficaz evolucionase hacia la fijación, pero eso no puede suceder.

La última configuración a considerar, en un modelo de un-locus y dos-alelos, es la inferioridad del heterozigótico, representada en la Figura 5.3. En este caso, la frecuencia en equilibrio $\hat{p}$ es *inestable*. Aunque los alelos tienen la misma eficacia en ese punto, la población no evolucionará *hacia* esa frecuencia, sino que irá hacia el 100 % de *A*, o bien hacia el 100 % de *a*, dependiendo de dónde comience.

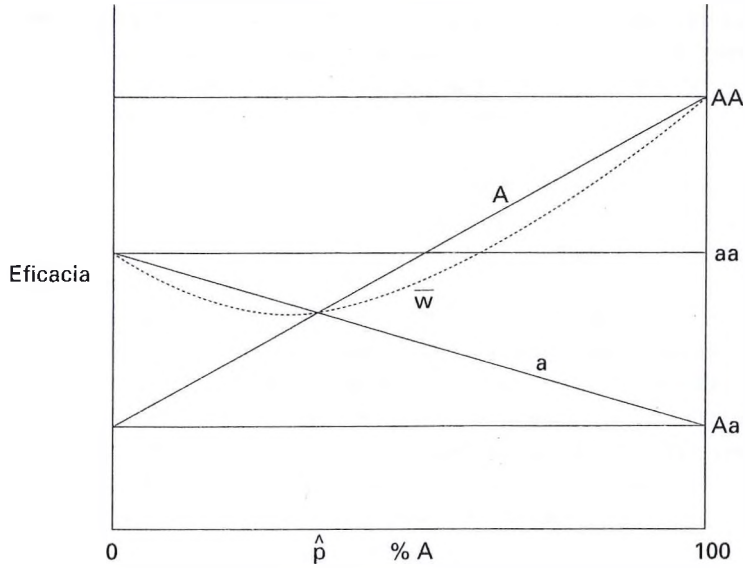


FIGURA 5.3. Cuando los heterozigóticos son menos eficaces que los homozigóticos, la población evolucionará hacia el 100 % de *A* o hacia el 100 % de *a*, dependiendo de la frecuencia con la que comience. En este caso es posible que el genotipo más eficaz (*AA*) no consiga alcanzar la fijación.

Con inferioridad del heterozigótico, no necesariamente tiene por qué ser verdad que el genotipo óptimo evolucione hacia la fijación. Dónde desemboque la población es algo que depende de dónde comience. Si *a* es el alelo residente, la población no puede ser «invadida» por un alelo mutante *A*, puesto que *A* es menos eficaz que *a* cuando *A* es escaso. Aunque el genotipo *AA* sea el mejor, la fijación de *A* no siempre es «alcanzable» por los procesos de selección representados en la Figura 5.3.

De los tres modelos sencillos que acabamos de sondear, los dos últimos plantearían problemas al adaptacionismo, si fueran ampliamente aplicables. Si cada genotipo corresponde a un fenotipo diferente, podemos preguntar cuándo evolucionará el fenotipo más eficaz. El fenotipo más eficaz *no puede* evolucionar hacia la fijación cuando está codificado por un heterozigótico y, si éste es el menos eficaz de los tres genotipos, *es posible* que la selección natural no consiga llevar hacia la fijación al genotipo más eficaz. Sólo cuando el heterozigótico es intermedio se cumple que el fenotipo más eficaz *deba* ir hacia la fijación (suponiendo, evidentemente, que ninguna otra fuerza contrarreste el efecto de la selección). Por tanto, la verdad del adaptacionismo depende de la frecuencia con que se den en la naturaleza la superioridad y la inferioridad heterozigótica.

La idea de que pequeños cambios en el genotipo de un organismo produzcan pequeños cambios en su fenotipo (Lewontin, 1978) es una regla empírica razonable, pero no carente de excepciones. Si un alelo *A* proporciona «más» de algún fenotipo cuantitativo (como la capacidad de digerir algún nutriente) que el alelo *a*, entonces el heterozigótico será intermedio en su valor fenotípico. Sin embargo, de ello no se sigue que el heterozigótico sea intermedio en *eficacia*. Puede que los heterozigóticos tengan un tamaño intermedio, pero sigue estando abierta la cuestión de si el tamaño intermedio es el mejor, intermedio o peor de los tres fenotipos que un organismo podría tener. La teoría de la evolución no proporciona ningún argumento de primeros principios que demuestre que los heterozigóticos deban tener una eficacia intermedia.

No obstante, los genéticos de poblaciones piensan, en general, que hay suficientes pruebas empíricas para concluir que la superioridad del heterozigótico es una organización genética rara

(pero véase Maynard Smith, 1989, pág. 66). Uno de los pocos casos documentados es el rasgo célula-falciforme en nuestra propia especie. Los individuos que son homozigóticos para el alelo célula-falciforme padecen una anemia severa. Los individuos que son homozigóticos para el otro alelo no sufren anemia, pero son vulnerables a la malaria. Los heterozigóticos no sufren anemia y tienen una resistencia intensificada a la malaria. Cuando estas poblaciones viven en zonas infectadas de malaria, el alelo célula-falciforme se mantiene en la población pese a las consecuencias perjudiciales que posee. Lo óptimo sería ser resistente a la malaria *y* no anémico, pero ésta es una configuración que no puede evolucionar debido al modo como los genotipos codifican los fenotipos.

Al volver a la cuestión de la inferioridad de los heterozigóticos, debemos concluir también que el fenómeno sólo raramente ha sido documentado, pero la razón para ello es diferente. Como se advirtió antes, si el heterozigótico es inferior, uno u otro de los dos alelos llegará a fijarse. Esto significa que, una vez que la selección ha seguido su curso, ya no seremos capaces de ver que el alelo en fijación ha evolucionado por el proceso de inferioridad heterozigótica. Podría argumentarse que si la superioridad heterozigótica existe, deberíamos ser capaces de observarla; no puede decirse lo mismo de la inferioridad heterozigótica.

Los modelos representados en las Figuras 5.1-5.3 describen cómo modificará la selección natural a una población cuando están actuando diferentes organizaciones genéticas. Si el adaptacionismo dice que los detalles genéticos no «estorban», ¿qué significa eso? No significa que la selección pueda producir evolución en ausencia de un mecanismo de herencia. Lo que significa es que los fenotipos más eficaces aumentan en frecuencia y los menos eficaces disminuyen. Si cada genotipo de las Figuras 5.1-5.3 codifica un fenotipo diferente, esta simple regla empírica nos dice que el genotipo más eficaz alcanzará la fijación. Como ya se advirtió, este resultado queda garantizado en el primer modelo, pero no en los otros dos.

Aunque los modelos simples que acabamos de considerar agotan las posibilidades para un locus con dos alelos, hay mucho más que esto en la genética. En primer lugar, puede haber más de dos alelos en un locus. En segundo lugar, la eficacia de un organismo puede verse influida por la combinación de genes que posee en

más de un locus. En cada uno de estos casos es posible describir alguna organización genética que impida que la selección natural lleve a la fijación del fenotipo más eficaz y otras en las cuales la genética no «estorbe». El debate acerca del adaptacionismo encierra la cuestión de lo raras o frecuentes que pueden ser estas distintas organizaciones.

Los adaptacionistas hablan a menudo acerca de que la selección favorece a un gen para este o aquel fenotipo ventajoso. Esto puede dar la impresión de que el adaptacionismo está comprometido con la importancia de estudiar mecanismos genéticos específicos. Sin embargo, la cuestión de hecho es que el adaptacionismo es un programa basado en la hipótesis de trabajo de que el modelado fenotípico es relativamente autónomo. Mantiene que los detalles mendelianos no alterarían demasiado las predicciones hechas por modelos puramente fenotípicos.

5.3. ¿Es el adaptacionismo imposible de contrastar?

He dedicado cantidad de tinta a enumerar algunos de los factores que pueden impedir que la selección natural conduzca al desarrollo del fenotipo más eficaz. En el corazón del debate acerca del adaptacionismo está la cuestión de si tales factores son comunes o raros y lo importantes que son cuando surgen. A la luz de todo ello es digno de tenerse en cuenta que los biólogos han dedicado mucho tiempo a discutir acerca de si el adaptacionismo es contrastable. Si mi caracterización del debate es correcta, la acusación de no contrastabilidad es realmente sorprendente. Por ejemplo, ¿por qué habría de ser imposible descubrir si la pleiotropía antagónica y la superioridad heterozigótica son comunes o raras? Y si podemos responder a estas preguntas biológicas concretas, ¿por qué ello no podría ayudarnos a establecer la cuestión de si el adaptacionismo es verdadero?

El adaptacionismo ha sido criticado por ser «demasiado fácil». Supongamos que se inventa una explicación adaptacionista para algún rasgo *R* en alguna población *X* y que se descubren pruebas contra esta explicación. El adaptacionista comprometido puede modificar el modelo desacreditado o reemplazarlo por otra explicación adaptacionista diferente. De hecho, el adaptacionismo pa-

rece ser una doctrina tan flexible que puede ser mantenida con independencia de los modelos concretos que se inventen para refutarla. La crítica implícita aquí es que el adaptacionismo es *infalsable* (Apartado 2.7): la queja no es que el adaptacionismo sea una doctrina científica falsa, sino que no tiene en absoluto alcance científico.

Es bastante curioso que no sean precisamente los críticos del adaptacionismo quienes hayan afirmado que las investigaciones empíricas no comprueban las hipótesis del adaptacionismo. Parker y Maynard Smith (1990, pág. 27) dicen que, cuando se usa el enfoque de la optimización para enfrentarse con cuestiones como «¿por qué la proporción sexual es a menudo la unidad?» o «¿por qué las moscas del estiércol copulan durante 36 minutos?», entonces «se asume que la cuestión tiene una respuesta adaptativa». De modo similar, Krebs y Davies (1981, págs. 26-27) dejan claro que una de sus «principales suposiciones es que los animales están bien adaptados a su medio». Y continúan: «No estamos intentando comprobar si los animales están adaptados»; «más bien, la cuestión que planteamos... es cómo una conducta particular contribuye a la eficacia inclusiva del animal». De acuerdo tanto con los críticos como con los defensores, el adaptacionismo parece ser un presupuesto más que una hipótesis puesta a prueba.

¿Qué hemos de hacer con la afirmación de que el adaptacionismo es incontrastable? En primer lugar, debemos tener el cuidado de distinguir *proposiciones* de *personas* (Apartado 2.7). Quizás algunos adaptacion*istas* hayan sido dogmáticos; quizá algunos hayan sido incapaces de considerar la posibilidad de que las explicaciones no adaptativas pudieran ser verdaderas. Pero esto, por sí mismo, no dice nada acerca de la contrastabilidad de las proposiciones que se atreven a mantener. Que el adaptacion*ismo* sea o no contrastable es una cuestión totalmente distinta de cómo actúen los adaptacion*istas*.

La siguiente cuestión a advertir en la tesis del adaptacionismo es que no admite un «experimento crucial». No hay una observación única que pueda refutar la tesis, en el caso de que sea falsa. La palabra «mayoría» que aparece en la tesis es suficiente para asegurar que no pueda haber experimento crucial. Además, la tesis tiene pretensiones de existencia: afirma que *existe* una explicación selectiva para la mayoría de los rasgos de la mayoría de las

especies. Como se advirtió en el Apartado 2.7, las pretensiones de existencia no son falsables en el sentido de Popper.

El hecho de que el adaptacionismo no sea falsable en el sentido de Popper no significa que no sea una afirmación científica. Más bien significa que hay más en la ciencia de lo que es asumido por la filosofía de Popper. El adaptacionismo es como otros *ismos* dentro de la ciencia. Como el conductismo y el mentalismo en la psicología y el funcionalismo en la antropología cultural, el adaptacionismo sólo es comprobable a la larga. Su plausibilidad no puede ser decidida con anterioridad a investigaciones detalladas sobre diferentes rasgos en diferentes poblaciones. Por el contrario, los biólogos que investigan un rasgo específico en una población particular están embarcados en un proceso en el cual los modelos se desarrollan y se ponen a prueba ante un cuerpo de datos en aumento. No es absurdo pensar que, a la larga, alcanzaremos explicaciones biológicamente bien fundadas sobre diversos rasgos. Si podemos hacer esto, seremos entonces capaces de examinar ese cuerpo de resultados y decidir con qué frecuencia resultan ser correctas las explicaciones adaptacionistas. La idea de que debemos decidir si el adaptacionismo es verdadero *antes* de empezar el proyecto de construir y poner a prueba explicaciones adaptacionistas específicas es poner el carro delante de los bueyes.

Si bien ninguna observación aislada establecerá si el adaptacionismo es o no verdadero, ello no significa que la tesis no tenga importancia científica. Las generalizaciones acerca de cómo procede normalmente la evolución tienen un interés científico considerable. Por así decirlo, el adaptacionismo es un enfoque «monista» del proceso evolutivo. Una alternativa a él es el «pluralismo», que mantiene que la evolución está producida por una serie de mecanismos de importancia aproximadamente igual (Gould y Lewontin, 1979). Si el adaptacionismo estuviera fuera del alcance de la investigación científica, el pluralismo sería también incontrastable.

El adaptacionismo es, primeramente y ante todo, un *programa de investigación.* Sus pretensiones nucleares recibirán apoyo si las hipótesis adaptacionistas específicas resultan confirmadas. Si tales explicaciones fallan una y otra vez, los científicos eventualmente empezarán a sospechar que sus supuestos nucleares son defectuo-

sos. La frenología creció y menguó siguiendo la misma dinámica (Apartado 2.1). Sólo el tiempo y el trabajo duro dirán si el adaptacionismo merece el mismo destino (Mitchell y Valone, 1990).

5.4. El argumento a partir de rasgos complejos

He estado argumentando que el adaptacionismo es una conclusión posible que uno podría sacar acerca de un rasgo específico en una población concreta. También puede generalizarse como una pretensión acerca de rasgos fenotípicos en general a lo largo de toda la diversidad de la vida. Ya sea uno adaptacionista con respecto a la proporción sexual en una población de avispas o lo sea con respecto a todos los fenotipos de todas las poblaciones, he defendido que el adaptacionismo no es una premisa utilizable en las investigaciones que uno lleva a cabo. Sin embargo, es una conclusión posible que uno podría extraer después de haber desarrollado modelos biológicos detallados y haberlos evaluado a la luz de los datos.

Quiero ahora discutir otra perspectiva muy diferente acerca del adaptacionismo, aquella que trata de demostrar de una manera en cierto modo más *a priori* que el adaptacionismo es la suposición adecuada que hay que hacer cuando se examina por primera vez la biología de cualquier sistema vivo. En el ensayo de Dawkins «Universal Darwinism» (1982b) se defiende con contundencia esta posición.

Dawkins sugiere que para una estructura compleja como el ojo de los vertebrados, la hipótesis de la selección natural es la única explicación plausible. Si desechamos las explicaciones teológicas y consideramos sólo los recursos de la teoría de la evolución contemporánea, la selección es una explicación plausible; deriva, migración, presión de mutación y demás no lo son. De acuerdo con Dawkins, la idea de que el ojo es adaptativo no es una tesis blanda que requiera cantidades de conocimientos biológicos detallados antes de poder ser evaluada. Incluso antes de que descubramos los modelos de selección y de que los pongamos a prueba en detalle, tenemos un buen respaldo para confiar en que la selección natural es el tipo de explicación adecuado que se busca.

Estoy en gran medida de acuerdo con el argumento de Dawkins. Sin embargo, no creo que muestre que el «adaptacionismo», en el sentido antes definido, sea correcto. Cuando Dawkins afirma que la selección es, con mucho, la explicación más plausible de tales rasgos complejos, ¿qué explicaciones alternativas está considerando? Es verdad que la deriva *por sí sola* no es una explicación plausible del ojo. Lo mismo es cierto para la presión de mutación cuando actúa *por sí sola.* Si tuviéramos que escoger un *factor único de explicación* para el ojo, ese factor único sería la selección natural. Sin embargo, la teoría de la evolución nos permite formular explicaciones en las cuales se represente más de una causa. Hay modelos que describen los efectos combinados de mutación y selección, de selección y deriva, etc. El hecho de que la selección natural sea la mejor explicación de-factor-único no nos dice cómo evaluar explicaciones más complicadas.

Además, es importante darse cuenta de que «el ojo de los vertebrados» es una estructura con una gran cantidad de características. Para explicar la evolución de tal estructura, uno tendrá que conjugar una gran cantidad de explicaciones de por qué dicha estructura posee las características que tiene. Un aspecto de esta estructura es que posee un dispositivo (la córnea) que focaliza la luz que recibe. Otro es que tiene un iris que adopta una variedad de colores. Es enteramente concebible que la selección natural pudiera estar fuertemente implicada en la explicación del primer aspecto, pero no del segundo.

Con estas distinciones en mente podemos reformular la cuestión del adaptacionismo respecto al ojo de los vertebrados del siguiente modo. Como se advirtió en el Apartado 5.1, podrían hacerse tres afirmaciones acerca de las características del ojo. Uno podría pretender que la selección natural ha desempeñado *algún* papel en la evolución de esos rasgos, que la selección natural ha desempeñado *un importante* papel en la evolución de dichos rasgos, o que éstos pueden explicarse por modelos en los cuales la selección natural es la *única* consideración a tomar en cuenta. Esto se corresponde con las proposiciones (U), (I) y (O), respectivamente.

Quizá sea plausible aceptar la primera e incluso la segunda de estas proposiciones antes de haber amasado una gran cantidad de información biológica. Éste, supongo, es el punto en el que Dawkins hace hincapié cuando pretende que no hay alternativa seria a

la hipótesis de que el ojo es «adaptativo». Sin embargo, yo sugeriría que esto no es suficiente para reivindicar la tesis del adaptacio*nismo*. Aun cuando la selección natural haya sido importante, ¿es verdad también que la selección natural ha ahogado virtualmente el impacto de todas las demás fuerzas evolutivas? La respuesta no es en absoluto obvia, sino que requiere la construcción de modelos detallados y datos concretos.

Adviértase que yo no construyo el adaptacion*ismo* como la tesis de que el rasgo en cuestión sea una *adaptación* (Apartado 3.7). Si el ojo ha evolucionado porque ha habido selección para tener un ojo, entonces el ojo es una adaptación. Pero decir que ha sucedido esto no es, sin embargo, decir si *otros* procesos *no* selectivos han desempeñado también un papel significativo. Una causa no tiene por qué ser la única causa. Incluso si ha habido selección para los ojos, quizá la estructura óptima haya sido incapaz de evolucionar debido a diversas presiones. Aun cuando sea obvio *a priori* que está implicada la selección natural, la cuestión de la optimación sigue estando abierta.

5.5. Si los modelos de optimización son demasiado fáciles de producir, hagámoslos más difíciles

He hecho hincapié en que no hay nada en la lógica del adaptacionismo que impida su puesta a prueba. De todos modos, esto no significa que las hipótesis específicamente adaptacionistas hayan sido siempre puestas a prueba con el debido rigor. Ni significa tampoco que sea siempre fácil una comprobación rigurosa.

Más que avanzar a través de una serie de ejemplos deplorables, como si se tratara de un fichero de malhechores, quiero describir algunos casos de buenas explicaciones adaptacionistas. Cuando digo que estos modelos son «buenos», no quiero decir que sean intachables ni que proporcionen la última palabra acerca de los rasgos que describen. Quiero, más bien, hacer hincapié en que estos modelos no son triviales, pues proporcionan predicciones susceptibles de ser puestas a prueba, aunque no tengan por qué ser finalmente verdaderas.

No hay poco de verdad en la acusación de que el adaptacionismo es, a veces, «demasiado fácil». Esto es especialmente cierto

cuando la característica que se quiere explicar se mantiene en la vaguedad. Pero los adaptacionistas han encontrado modos útiles de agudizar los problemas con los que quieren enfrentarse. Al hacerlo así han hecho más difícil inventar hipótesis que se adecuen a las observaciones. Un problema bien planteado no tiene por qué ser fácil; los adaptacionistas pueden pretender que están haciendo progresos cuando plantean y resuelven problemas bien planteados.

El primer ejemplo a considerar se refiere a las diferencias de tamaño entre los sexos. Supongamos que nos centramos en alguna especie particular —nosotros mismos, por ejemplo— y que nos preguntamos por qué los machos son (por término medio) más grandes que las hembras. Hay dos hipótesis que podrían explicar esta observación: 1) machos y hembras explotan diferentes recursos alimentarios y esta división del trabajo conduce a diferencias de tamaño, y 2) los machos son más grandes que las hembras debido a la selección sexual: las hembras escogen parejas que son más grandes (o alternativamente, los machos más grandes tienen más éxito en su competencia con otros machos para aparearse). Con tal cantidad de prehistoria humana envuelta en la oscuridad puede resultar difícil saber cómo distinguir entre estas y otras posibilidades.

El problema se hace más abordable si incluimos esta especie particular en un contexto más amplio. Clutton-Brock y Harvey (1977) consideraron una serie de grupos de primates que varían en el grado en el cual los machos son mayores que las hembras. No encontraron ninguna correlación entre dimorfismo en el tamaño y separación del nicho. Sin embargo, descubrieron que la proporción sexual *socionómica* (la proporción sexual en los grupos reproductores no debe confundirse con la proporción sexual en la especie en general) correlaciona positivamente con el grado en el cual los machos son más grandes que las hembras. En los grupos monógamos, los machos y las hembras son aproximadamente del mismo tamaño. En los poligínicos, en los cuales uno o varios machos se reproducen con diversas hembras, los machos son mucho mayores que las hembras. Clutton-Brock y Harvey tomaron este descubrimiento como apoyo de la hipótesis de la selección sexual, ya que esta selección sería más intensa en las especies que son poligínicas.

la hipótesis de que el ojo es «adaptativo». Sin embargo, yo sugeriría que esto no es suficiente para reivindicar la tesis del adaptacio*nismo*. Aun cuando la selección natural haya sido importante, ¿es verdad también que la selección natural ha ahogado virtualmente el impacto de todas las demás fuerzas evolutivas? La respuesta no es en absoluto obvia, sino que requiere la construcción de modelos detallados y datos concretos.

Adviértase que yo no construyo el adaptacion*ismo* como la tesis de que el rasgo en cuestión sea una *adaptación* (Apartado 3.7). Si el ojo ha evolucionado porque ha habido selección para tener un ojo, entonces el ojo es una adaptación. Pero decir que ha sucedido esto no es, sin embargo, decir si *otros* procesos *no* selectivos han desempeñado también un papel significativo. Una causa no tiene por qué ser la única causa. Incluso si ha habido selección para los ojos, quizá la estructura óptima haya sido incapaz de evolucionar debido a diversas presiones. Aun cuando sea obvio *a priori* que está implicada la selección natural, la cuestión de la optimación sigue estando abierta.

5.5. Si los modelos de optimización son demasiado fáciles de producir, hagámoslos más difíciles

He hecho hincapié en que no hay nada en la lógica del adaptacionismo que impida su puesta a prueba. De todos modos, esto no significa que las hipótesis específicamente adaptacionistas hayan sido siempre puestas a prueba con el debido rigor. Ni significa tampoco que sea siempre fácil una comprobación rigurosa.

Más que avanzar a través de una serie de ejemplos deplorables, como si se tratara de un fichero de malhechores, quiero describir algunos casos de buenas explicaciones adaptacionistas. Cuando digo que estos modelos son «buenos», no quiero decir que sean intachables ni que proporcionen la última palabra acerca de los rasgos que describen. Quiero, más bien, hacer hincapié en que estos modelos no son triviales, pues proporcionan predicciones susceptibles de ser puestas a prueba, aunque no tengan por qué ser finalmente verdaderas.

No hay poco de verdad en la acusación de que el adaptacionismo es, a veces, «demasiado fácil». Esto es especialmente cierto

cuando la característica que se quiere explicar se mantiene en la vaguedad. Pero los adaptacionistas han encontrado modos útiles de agudizar los problemas con los que quieren enfrentarse. Al hacerlo así han hecho más difícil inventar hipótesis que se adecuen a las observaciones. Un problema bien planteado no tiene por qué ser fácil; los adaptacionistas pueden pretender que están haciendo progresos cuando plantean y resuelven problemas bien planteados.

El primer ejemplo a considerar se refiere a las diferencias de tamaño entre los sexos. Supongamos que nos centramos en alguna especie particular —nosotros mismos, por ejemplo— y que nos preguntamos por qué los machos son (por término medio) más grandes que las hembras. Hay dos hipótesis que podrían explicar esta observación: 1) machos y hembras explotan diferentes recursos alimentarios y esta división del trabajo conduce a diferencias de tamaño, y 2) los machos son más grandes que las hembras debido a la selección sexual: las hembras escogen parejas que son más grandes (o alternativamente, los machos más grandes tienen más éxito en su competencia con otros machos para aparearse). Con tal cantidad de prehistoria humana envuelta en la oscuridad puede resultar difícil saber cómo distinguir entre estas y otras posibilidades.

El problema se hace más abordable si incluimos esta especie particular en un contexto más amplio. Clutton-Brock y Harvey (1977) consideraron una serie de grupos de primates que varían en el grado en el cual los machos son mayores que las hembras. No encontraron ninguna correlación entre dimorfismo en el tamaño y separación del nicho. Sin embargo, descubrieron que la proporción sexual *socionómica* (la proporción sexual en los grupos reproductores no debe confundirse con la proporción sexual en la especie en general) correlaciona positivamente con el grado en el cual los machos son más grandes que las hembras. En los grupos monógamos, los machos y las hembras son aproximadamente del mismo tamaño. En los poligínicos, en los cuales uno o varios machos se reproducen con diversas hembras, los machos son mucho mayores que las hembras. Clutton-Brock y Harvey tomaron este descubrimiento como apoyo de la hipótesis de la selección sexual, ya que esta selección sería más intensa en las especies que son poligínicas.

Al decir que la correlación observada sustenta la hipótesis de la selección sexual, quedan abiertas varias cuestiones. En primer lugar, los datos revelan una correlación y la correlación no garantiza la causación (Cuadro 3.3). Quizás pueda desarrollarse alguna otra explicación de la correlación distinta a la hipótesis que se acaba de mencionar. Si puede formularse tal alternativa, planteará un nuevo problema de comprobación, para la cual se requerirán nuevos datos.

Aun cuando aceptásemos tentativamente la conclusión de que la selección sexual ha contribuido causalmente al dimorfismo sexual en los primates, no habríamos aún identificado qué otros factores han contribuido a este resultado. La Figura 5.4 muestra los datos que recogieron Clutton-Brock y Harvey. Si trazamos una curva suavizada que vaya todo lo cerca posible de los puntos de estos datos, la línea de regresión que mejor se adecue tendrá una pendiente positiva. Adviértase que las especies individuales en absoluto caerán exactamente en esta curva. ¿Por qué hay algunas especies por encima de la línea, mientras que otras quedan por debajo? Hay una varianza residual, varianza que la hipótesis de la selección sexual no explica.

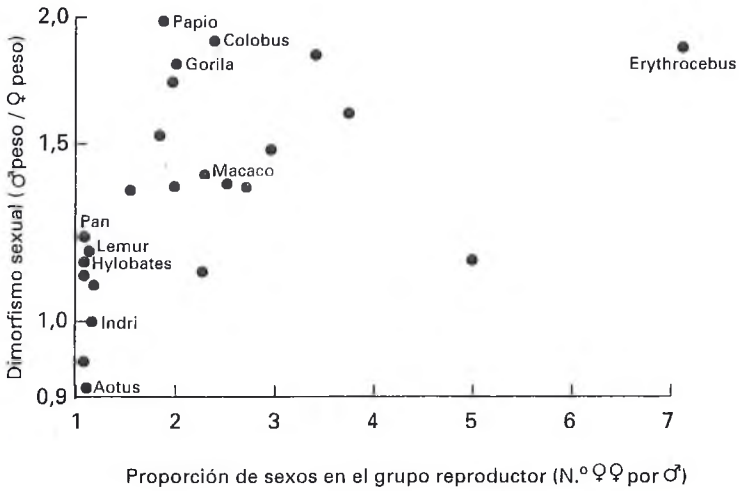


FIGURA 5.4. Clutton-Brock y Harvey (1997) encontraron que en especies de primates existe una asociación positiva entre el grado en que los machos son mayores que las hembras y el grado en que las hembras son más numerosas que los machos en los grupos reproductores.

Si los datos hubieran mostrado muy poca dispersión en torno a la línea de regresión, podríamos haber concluido que la selección sexual es la única causa importante de dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Pero, de hecho, hay una dispersión considerable, lo cual sugiere que la selección es, en el mejor de los casos, una de las causas importantes de la distribución de esta característica.

¿Dónde deja esto la cuestión de si el adaptacionismo es la perspectiva correcta a adoptar respecto a las diferencias de tamaño entre machos y hembras en los primates? Sería prematuro declarar la victoria o aceptar la derrota. Después de todo, es posible que la selección natural influya en las diferencias sexuales del tamaño corporal de una forma que vaya más allá del impacto de la selección sexual sobre este rasgo. No podemos concluir a partir de los datos que (O) sea falsa. Tal conclusión sería correcta si una explicación plausible *no* selectiva fuera capaz de dar cuenta de la varianza residual, pero esto está por ver. Por otro lado, tampoco podemos concluir, a partir del éxito de la hipótesis de la selección sexual, que el adaptacionismo sea la perspectiva adecuada sobre el dimorfismo sexual en los primates.

Una vez más, debemos ser cuidadosos para no confundir la cuestión de si hay una explicación *adaptativa* del dimorfismo en el tamaño con la cuestión de si las diferencias de tamaño son *óptimas*. La selección sexual es, evidentemente, una parte importante de la explicación de los datos, de modo que una explicación adaptativa es relevante. Sin embargo, esto no responde a la cuestión de si algún factor *no* selectivo es también importante. Este último aspecto debe decidirse antes de poder concluir que las diferencias de tamaño encontradas en una especie diferente son óptimas.

Este ejemplo ilustra la idea de que el adaptacionismo es una conclusión que sólo a la larga seremos capaces de evaluar. Clutton-Brock y Harvey estudiaron una sola característica en un único grupo: el dimorfismo sexual en el tamaño corporal en primates. Ahora disponemos de una cierta comprensión de este problema, pero se necesitan más investigaciones, tanto para comprobar la hipótesis existente como para explicar aspectos de la variación que, por ahora, no comprendemos. A la larga, es posible que alcancemos un dominio más completo de este fenómeno. Entonces, y sólo entonces, estaremos en condiciones de decir si el punto

de vista correcto que hay que adoptar con respecto a esta característica de los primates es (U), (I) u (O). Y, por supuesto, se trata simplemente de un rasgo en un grupo. El adaptacionismo es una tesis de un nivel de generalidad muy alto. La biología tiene un largo camino por recorrer antes de poder decidir si el adaptacionismo es verdadero.

El segundo ejemplo de explicación adaptacionista que quiero examinar se refiere a una característica en una especie particular. Se trata de la investigación de Parker (1978) sobre el tiempo de copulación de la mosca del estiércol *(Scatophaga stercoraria)*. Cuando aparece en el suelo una boñiga reciente, las moscas del estiércol la colonizan de inmediato. Los machos compiten por aparearse. Después de copular con una hembra, un macho dedicará un tiempo a vigilarla. Después se marcha volando en busca de nuevas hembras. ¿Cómo se explica la conducta de vigilancia del macho? Las hembras se aparean con múltiples machos. Parker descubrió que el segundo macho fertiliza bastantes más huevos que el primero. Lo descubrió radiando a los machos con cobalto. Aunque el esperma radiado puede fertilizar los huevos, éstos no se desarrollan. Si un macho radiado copula en primer lugar y un macho normal copula el segundo, se desarrolla aproximadamente el 80 % de los huevos. Si el orden de apareamiento se invierte, sólo se desarrolla el 20 %. Esto demuestra que, después de la copulación, el macho tiene un interés reproductivo en evitar que la hembra se vuelva a aparear.

El problema que Parker se planteaba era explicar la cantidad de tiempo que pasa copulando la mosca del estiércol. El valor observado al respecto es de 36 minutos, como promedio. También mediante un experimento, Parker descubrió que, al aumentar el tiempo de copulación, aumenta el número de huevos fertilizados. Si la copulación se mantiene durante unos 100 minutos, todos los huevos quedan fertilizados. Sin embargo, hay un rendimiento decreciente respecto al tiempo invertido: el tiempo de copulación adicional conlleva un aumento cada vez menor del número de huevos fertilizados. La curva que descubrió Parker aparece dibujada en la Figura 5.5.

Otro factor a considerar es que el tiempo que un macho dedica a una hembra es tiempo no disponible para otras cópulas. Quizás esto sugiera que los machos deberían copular durante

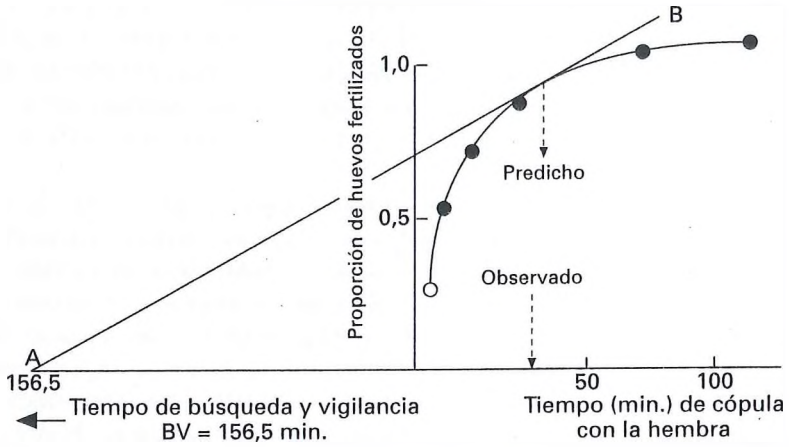


FIGURA 5.5. Parker (1978) pretendía explicar el tiempo de copulación observado en la mosca del estiércol calculando el tiempo que maximizaría la tasa de fertilización de huevos por parte de un macho.

una cantidad de tiempo algo menor de 100 minutos, después de lo cual deberían buscar una nueva pareja. ¿Qué tiempo de copulación sería el óptimo?

Parker midió la cantidad de tiempo que los machos dedican a buscar nuevas parejas y a vigilarlas después de la copulación. Descubrió que el promedio de tiempo de búsqueda + el de vigilancia es de 156 minutos. Dado que el ciclo total de la conducta reproductiva de un macho es búsqueda + cópula + vigilancia, este ciclo total durará $156 + c$ minutos (donde c es la cantidad de tiempo dedicado a copular). Para encontrar el valor óptimo de c necesitamos descubrir cuál es el valor de c que maximice el número de huevos fertilizados *por unidad de tiempo*.

Parker representó el problema gráficamente (Figura 5.5). El eje x representa el tiempo total dedicado a las tres tareas, y el eje y representa el número de huevos puestos. Para cualquier c que elijamos, podemos calcular el número de huevos que serán producidos. Para descubrir la tasa máxima de huevos fertilizados necesitamos descubrir el triángulo cuya hipotenusa tenga la pendiente más empinada. El extremo superior de esta hipotenusa debe encontrarse con la curva que representa la fertilización como una función del tiempo de copulación. Una vez que descubrimos esta

CUADRO 5.2. *El problema del mástil de la bandera*

El modelo de explicación *nomológico deductivo* de Hempel (1965a) afirma que podemos explicar por qué una proposición *P* es verdadera si podemos deducir *P* de una descripción (*I*) de condiciones iniciales combinada con una ley *L*. Bromberger (1996) argumenta que estas condiciones no son suficientes para explicar *P*. Consideremos dos ejemplos.

Un mástil de bandera proyecta una sombra. Podemos deducir la longitud de la sombra a partir de la altura del mástil y de la posición del sol, combinadas ambas cosas con las leyes que describen cómo se mueve la luz. Esta derivación de la longitud de la sombra *explica* por qué la sombra tiene la longitud que tiene.

Supongamos ahora que queremos explicar por qué el mástil de la bandera tiene la altura que tiene. Podemos deducir la altura del mástil a partir de la longitud de la sombra y de la posición del sol, combinadas ambas cosas con las leyes que describen cómo se mueve la luz. Sin embargo, esta derivación de la altura del mástil *no* explica por qué el mástil tiene la altura que tiene.

¿Por qué la primera derivación proporciona una explicación, pero la segunda no? ¿Cómo es posible que esta cuestión pueda relacionarse con la explicación de Parker del tiempo de copulación de la mosca del estiércol? ¿Cómo se relaciona esto con la diferencia entre causa y correlación (Cuadro 3.3)?

hipotenusa, podemos derivar de ella el valor óptimo de *c*. El valor óptimo así derivado es de 41 minutos, lo cual está bastante cerca de valor observado, que es de 35 minutos.

La investigación de Parker ejemplifica el lema que sirve de título a este apartado: *Si las explicaciones de optimización son demasiado fáciles de inventar, hagamos más difícil el problema.* Es fácil inventar respuestas para preguntas vagas acerca de los machos de la mosca del estiércol. ¿Por qué copulan? Respuesta: para maximizar el éxito reproductivo. No es tan fácil explicar por qué copulan *durante 35 minutos y no durante 5 minutos o durante 2 horas.* Si un modelo da respuesta a una pregunta difícil, será menos fácil construir otro modelo que también se adecúe a los hechos.

Sería fácil, pero vacío, decir que el valor observado de 35 minutos es la solución óptima a algún problema no especificado. La investigación de Parker va más allá de esta fácil afirmación en dos aspectos cruciales. En primer lugar, proporciona un *criterio de optimización* muy específico: el tiempo de copulación óptimo es

aquel que maximiza el número de huevos fertilizados por unidad de tiempo. En segundo lugar, proporciona un respaldo empírico independiente para algunos de los elementos cruciales de su explicación. Más que estar meramente afirmando que el tiempo de copulación está sujeto a rendimientos decrecientes, Parker midió exactamente cuál era el rendimiento de la inversión. El criterio de optimación, más ciertas medidas, le permitieron derivar una predicción específica acerca de cuál es el tiempo de copulación óptimo. Nos hallamos ante un modelo cuantitativo que pone la cabeza bajo el hacha.

Sin embargo, hay un problema que deseo plantear acerca del argumento de Parker. Toda explicación adaptacionista asume que el rasgo de interés evoluciona respecto a un trasfondo de rasgos que ya estaban fijados. Parker asume que el tiempo de copulación evoluciona en una población en la cual el tiempo de búsqueda + vigilancia estaba ya fijado en 156 minutos. Asumiendo que esto es verdad, él deriva un valor para *c* que maximiza la tasa de fertilización.

Por lo que yo sé, no hay razón para suponer que el tiempo de búsqueda + vigilancia estuviera fijado en 156 minutos *antes* de haber evolucionado el tiempo de copulación. Quizá el orden temporal fuera justo el contrario, o quizá las tres asignaciones de tiempo evolucionaran simultáneamente.

Si los tres tiempos han coevolucionado, podría haber diferentes compromisos óptimos entre ellos. La selección podría, de algún modo, constreñir la suma de búsqueda + copulación + vigilancia, pero dejar abierto, de algún modo, cómo serían cada uno de los sumandos. La selección sería capaz, entonces, de explicar por qué la mosca alcanza un conjunto óptimo de asignaciones de tiempo, *en vez de uno que fuera no óptimo.* Pero la selección no sería capaz de explicar por qué el que ha evolucionado es ese conjunto óptimo *en vez de otro conjunto óptimo.* Cuando la solución óptima a un problema de diseño no es única, la evolución neutral puede desempeñar un importante papel en la explicación de las características que realmente se observan.

Los machos de la mosca del estiércol pasan *ahora* unos 35 minutos copulando, y pasan *ahora* unos 156 minutos buscando y vigilando. Si queremos explicar uno de estos rasgos, debemos tomar como referencia una población ancestral. Pero, ¿qué carac-

terísticas deberíamos asignar a esa población? Si le asignásemos todos los *otros* rasgos que observamos actualmente, estaríamos asumiendo que el rasgo que deseamos explicar ha sido *el último* en evolucionar. Obviamente, este supuesto debe ser apoyado con pruebas. Así pues, ¿de qué modo *infieren* los biólogos las condiciones ancestrales de una población? Este problema se conoce en sistemática como problema de la *polarización de caracteres*, y será discutido en el Capítulo 6.

En su revisión de la teoría de la optimización, Parker y Maynard Smith (1990) afirman que desean «abandonar la idea de que la teoría de la optimización exige bien asumir, bien intentar probar que los organismos son óptimos». El ejemplo presente ilustra el núcleo de esta afirmación. Parker puso a prueba un modelo de optimación comprobando si el valor que él predecía era cercano al valor observado en la naturaleza. Si los valores son cercanos, uno tiene la prueba de que el tipo de selección descrita en el modelo es una causa importante (no necesariamente *la única causa*) del carácter en cuestión. Poner a prueba el modelo no requiere asumir que la tesis general del adaptacionismo sea verdadera ni que el rasgo específico de interés sea, de hecho, óptimo.

5.6. Teoría de juegos

En muchos modelos de optimación, la eficacia de un rasgo no depende de la frecuencia del mismo. Por ejemplo, en el análisis de Parker del tiempo de copulación de la mosca del estiércol, el valor obtenido de 41 minutos como tiempo óptimo de copulación no requiere de ningún supuesto acerca de si este rasgo es común o raro. Sin embargo, es característico de los modelos de la teoría evolucionista de juegos que la conducta óptima dependa de lo que hagan otros individujos de la población.

Un ejemplo muy simple de esta relatividad se presentó ya en la discusión del TOMA Y DACA (*TYD*) y del *SIDE* (siempre desentenderse) en el Apartado 4.6. La Figura 4.5 representa la relación de eficacia entre estos dos rasgos. Cuando *TYD* es común, este rasgo es más eficaz que *SIDE*. Sin embargo, cuando *SIDE* está casi fijado, *SIDE* es el rasgo más eficaz. Dadas estas relaciones (y el supuesto de que los rasgos más eficaces aumentan en frecuencia),

la población evoluciona, ya sea hacia el 100 % de *SIDE* o hacia el 100 % de *TYD*.

Cada una de estas configuraciones poblacionales es *imposible de invadir*. Si la población es 100 % *TYD* e introducimos algunos jugadores mutantes *SIDE*, la población volverá a su configuración inicial de 100 % *TYD*. Lo mismo vale para la configuración de 100 % *SIDE*; si añadimos unos pocos *TYD*eros, la población volverá al 100 % de *SIDE*. Una configuración poblacional que es imposible de invadir se denomina *estado evolutivo estable* (Maynard Smith, 1982). Adviértase que la imposibilidad de ser invadido es relativa a las alternativas que se consideren; el hecho de que *SIDE* no pueda invadir una población de *TYD*eros deja abierta la posibilidad de que algún otro rasgo pudiera ser capaz de hacerlo.

Un estado evolutivo estable es una propiedad de una población. El concepto más familiar en teoría de juegos —el de *estrategia evolutiva estable* (EEE)— es diferente. Una estrategia es la política que sigue un individuo y que determina cómo va a actuar. Es una propiedad de un individuo. Una estrategia *P* es una EEE cuando una población compuesta de 100 % *P* es imposible de invadir.

Puede parecer que estoy rizando el rizo en relación con la diferencia entre estado y estrategia. Después de todo, en el juego de *TYD* frente a *SIDE*, *TYD* es una EEE y 100 % de *TYD* es un estado evolutivo estable. Sin embargo, para ver que la distinción es real, consideremos el juego del *Halcón* y la *Paloma*.

Los animales se enzarzan frecuentemente en «combates ritualizados». Más que luchar hasta la muerte por algún recurso, los coespecíficos se enzarzan a menudo en exhibiciones o agresiones limitadas, tras las cuales uno de los contendientes se bate de repente en retirada. Lorenz (1966) y otros etólogos pensaban que esta conducta ha evolucionado por el bien de la especie. Maynard Smith y Price (1973) investigaron el juego *Halcón/Paloma* para mostrar cómo el retraimiento ante el combate sólo puede evolucionar por selección individual.

¿Qué podría suceder cuando dos contrincantes se encuentran para competir por un mismo recurso? Supongamos que la fuente vale 50 unidades de eficacia, de tal manera que, si dos individuos fueran capaces de establecer quién consigue el recurso sin daño o pérdida de tiempo, el ganador podría conseguir 50 y el perdedor

conseguiría 0. Supongamos además que el coste de un daño grave sea de -100 y que el tiempo perdido debido a una confrontación prolongada supusiera un coste de -10.

Debemos considerar ahora qué hacen *Halcones* y *Palomas* en confrontaciones por parejas. Cuando una *Paloma* se encuentra con otra *Paloma*, se enzarzan en un torneo ritual. Ninguno de los contendientes resulta herido y el azar determina quién de ellos gana. El ganador consigue el premio (valor $+50$), pero incurre en una penalización de -10 por el gasto de tiempo. Esto proporciona a la *Paloma* ganadora en un combate *Paloma* contra *Paloma* una puntuación de $+40$. La *Paloma* perdedora consigue 0 con una penalización por tiempo de -10, alcanzando en conjunto una puntuación de -10. Dado que una *Paloma* compitiendo contra otra *Paloma* tiene 50/50 posibilidades de ganar, la *Paloma* consigue $(0{,}5)(40)+(0{,}5)(-10)=15$ puntos, por término medio.

Consideremos a continuación lo que sucede cuando se encuentran un *Halcón* y una *Paloma*. El *Halcón* consigue el premio rápidamente, lo cual le proporciona una ganancia de 50. La *Paloma* pierde el recurso, pero lo hace muy rápidamente y sin daños graves. Así, su puntuación en los enfrentamientos contra un *Halcón* es 0.

Por último, debemos considerar *Halcón* contra *Halcón*. Un *Halcón* tiene 50/50 posibilidades de ganar, en cuyo caso consigue $+50$ puntos. Pero hay también una posibilidad igual de daño grave, lo cual cuesta -100. Así, el promedio de ganancia de un *Halcón* que compite contra otro *Halcón* es $(0{,}5)(50)+$ $+(0{,}5)(-100)=-25$.

He aquí un resumen de lo que usted ganaría en función de quién fuera su oponente:

		Usted juega contra	
		Halcón	*Paloma*
Usted es	*Halcón*	-25	50
	Paloma	0	15

¿Cómo podemos usar esta tabla para calcular las ganancias medias (eficacias) de los dos rasgos? Obviamente, a un *Halcón* le

va bastante bien cuando compite contra una *Paloma*, pero muy mal cuando compite contra otro *Halcón*. La eficacia de un *Halcón* será un promedio ponderado de los dos resultados, donde la ponderación refleja la frecuencia con que los *Halcones* se encuentran con un tipo de oponente y la frecuencia con que se encuentran con otro.

Las entradas de esta tabla representan los resultados de las estrategias en los dos casos extremos —cuando la población es (virtualmente) del 100 % de *Halcones* y cuando la población es (virtualmente) del 100 % de *Palomas*. Los resultados en las frecuencias intermedias no se presentan en la tabla, pero están representados en la Figura 5.6.

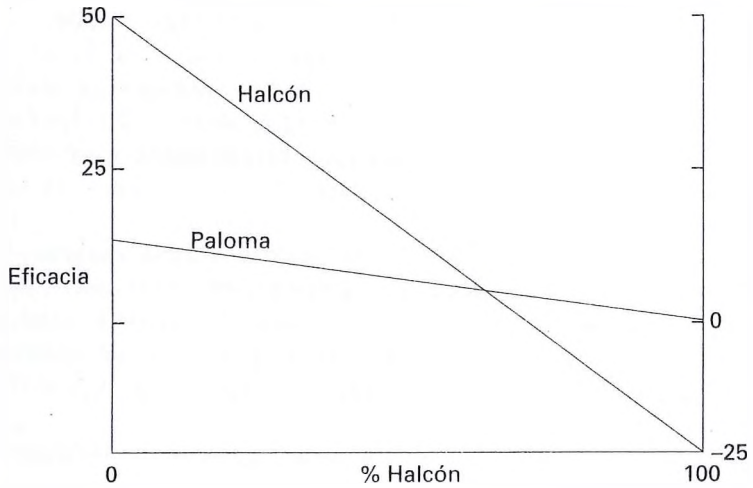


FIGURA 5.6. En la evolución de *Halcón* y *Paloma*, el rasgo escaso tiene ventaja. El resultado es que la población evoluciona hacia una frecuencia en la que ambas estrategias están representadas.

De la Figura 5.6 podemos inferir cuál será el destino último de la población. Si la población comienza con 100 % de *Palomas* y se introduce un *Halcón* mutante, éste lo hará mejor que los residentes, de modo que el rasgo *Halcón* aumentará de frecuencia. Por otro lado, si la población contiene 100 % de *Halcones* y aparece un mutante *Paloma*, ésta lo hará mejor que los *Halcones* residen-

tes, de modo que la «palomeidad» se hará más común. La Figura 5.6 muestra que la ventaja se va haciendo más escasa, de modo que el equilibrio estable es un polimorfismo. La población evolucionará hacia una mezcla estable de 7/12avos *Halcones* y 5/12avos *Palomas*.

En este ejemplo, una mezcla de 7:5 *Halcones-Palomas* es un *estado evolutivo estable*. Pero adviértase que ninguna *estrategia* es una EEE. Es falso que una población compuesta de 100 % *Halcones* no pueda ser invadida por *Palomas*. Y lo mismo respecto al 100 % *Palomas*. Esto ilustra la diferencia entre describir un estado evolutivo estable en una *población* y decir que alguna estrategia de un *individuo* es una EEE.

Un juego se define por las estrategias consideradas y los resultados que ellas consiguen. No hay EEE en el juego que acabamos de describir. Sin embargo, si modificamos las estrategias, podemos obtener un juego muy parecido al del *Halcón* contra la *Paloma* que tenga una EEE. Supongamos individuos que adopten *estrategias mezcladas*. Esto es, un individuo hace de *Halcón* x % de las veces y de *Paloma* $(100-x)$ % de las veces. Ahora tenemos un juego diferente: en vez de dos estrategias puras (hacer siempre de *Halcón* o hacer *siempre de Paloma*), tenemos un número infinito de estrategias mezcladas (definidas por diferentes valores de x).

En este nuevo juego *hay* una EEE. Es la estrategia mezclada de hacer de *Halcón* 7/12avos de las veces y de *Paloma* los otros 5/12avos de las veces. Si todos adoptan esta estrategia, la población no podrá ser invadida por un mutante que adopte una estrategia mezclada diferente.

Los dos juegos que acabamos de describir tienen el mismo *estado* evolutivo estable, si hablamos de *conductas* más que de *individuos*. En cada caso el equilibrio estable es una configuración de la población en la cual 7/12avos de las conductas son *halconeras* y 5/12avos son *palomeras*. En el primer juego, el que encierra las dos estrategias puras, el estado evolutivo estable no puede ser alcanzado por ninguna EEE. En el segundo juego, sí puede.

Los modelos de teoría de juegos se suelen aplicar a ejemplos del mundo real determinando si la configuración poblacional observada es un estado evolutivo estable (o si alguna estrategia que se ha observado como una fijación es una EEE). Cuando la configuración observada es un estado evolutivo estable, llegamos a la

conclusión de que el modelo es una explicación plausible de por qué la población presenta la configuración que presenta.

Hay varios problemas por resolver antes de que estos modelos logren explicar las observaciones del mundo real. Ya he dicho que los modelos de selección requieren alguna idea de la variación ancestral sobre la que ha actuado la selección. Esto exige una inferencia relativa al pasado de la población, inferencia que puede resultar difícil cuando la selección ha destruido aquella variación que existió en el pasado.

Otra dificultad más es que quien elabore el modelo debe tener la posibilidad de medir las eficacias de las distintas estrategias que describa el modelo. Aun cuando uno piense que una determinada población contiene *Halcones* y *Palomas* (y nada más), hay que asignar números a la matriz de ganancias y pérdidas. En la práctica, esto suele ser difícil de conseguir. Por ejemplo, ¿cómo calcular el coste en eficacia en el que se incurre por una exhibición prolongada en un combate ritualizado? Sólo cuando se conocen esos valores puede calcularse cuál será la frecuencia de equilibrio de los dos rasgos.

Es fácil caer en la tentación de quitar importancia a los valores exactos de eficacia y centrarse en las tendencias cualitativas que predice el modelo. En el juego del *Halcón* y la *Paloma*, las desigualdades de la matriz de pagos predicen un polimorfismo estable, con bastante independencia de cuáles resulten ser los valores de eficacia exactos. ¿No basta eso para explicar el retraimiento del combate que observamos en algunas poblaciones naturales? El problema de este enfoque cualitativo es que hace imposible determinar *lo bien* que se ajusta el modelo a los datos. Un importante aspecto positivo de los modelos de optimización descritos en el apartado anterior es que permiten plantear y dar respuesta a preguntas de tipo cuantitativo. Cuando queremos saber lo bien adaptados que están los organismos de una población (en relación con algún modelo que nos dice lo que deberían estar haciendo), no podemos eludir la cuestión de la adecuación cuantitativa del modelo a los datos.

Por ejemplo, las eficacias especificadas antes para el *Halcón* y la *Paloma* predicen que la población evolucionará hacia un equilibrio de 7/12 *Halcones* y 5/12 *Palomas*. Pero supongamos que vamos a la naturaleza y nos encontramos con que las frecuencias

de hecho son 11/12 y 1/12. Algo está mal, y hay varias alternativas a considerar. Una es que el modelo sea totalmente correcto en lo concerniente a la selección natural, pero que exista alguna fuerza no selectiva que haya desempeñado un papel importante. Otra posibilidad es que el modelo sea totalmente correcto, pero que la población esté evolucionando aún hacia el equilibrio predicho. Una tercera posibilidad es que los valores de eficacia del modelo se hayan especificado incorrectamente y que, una vez corregidos, podrían predecir adecuadamente la frecuencia observada. Estas y otras opciones merecen, sin duda, ser exploradas. Sin embargo, todas esas cuestiones adicionales serían indetectables si mantuviéramos que el modelo sólo hace la predicción *cualitativa* de que evolucionará un polimorfismo *Halcón/Paloma*. Los modelos de teoría de juegos son cuantitativos y merecen ser sometidos a prueba cuantitativamente.

Cuando hablamos de «someter a prueba» un modelo de optimación son varias las proposiciones acerca del modelo que podríamos desear investigar. Una de ellas es que el proceso de selección representado en el modelo haya tenido una influencia importante en el rasgo que se está estudiando. Ésta es la proposición (I) descrita antes. Una segunda posibilidad es que el modelo de optimación tenga en cuenta todos los factores que han tenido un impacto claro en el rasgo en cuestión. Esta propuesta más fuerte es la proposición (O). Estemos hablando de dimorfismo sexual en primates, de tiempo de copulación en el macho de la mosca del estiércol o de conducta de combate de alguna especie a la que se haya aplicado el modelo del *Halcón* y la *Paloma*, es importante mantener estas cuestiones claramente separadas.

Quiero ahora considerar otro asunto que también es relevante para la puesta a prueba de modelos de teoría evolucionista de juegos. Es importante recordar que el concepto de EEE describe lo que los organismos de una población deben hacer; no se limita a describir alguna condición promedio de la población en su conjunto. Esto es algo que, por lo general, la teoría de juegos tiene en común con los modelos de optimación. Si un modelo de optimación predice que la longitud óptima para el ala de un cierto pájaro es de 6,4 pulgadas, querremos averiguar no sólo la media de la población, sino también la varianza en torno a esa media. Los organismos están adaptados óptimamente si cada uno de ellos

posee alas de longitud cercana a las 6,4 pulgadas. No podemos concluir que estén adaptados óptimamente a partir del mero hecho de que el ala media tenga esa longitud.

Este punto tiene consecuencias importantes cuando la EEE descrita en un modelo es una estrategia mezclada. Consideremos, por ejemplo, el estudio de Brockman, Grafen y Dawkins (1979) sobre la conducta de nidificación de la avispa excavadora *(Sphex ichneumoneus)*. La hembra excava una madriguera, la aprovisiona de saltamontes vivos que ha paralizado, pone un huevo sobre los saltamontes, y después sella la madriguera. También puede ocurrir que la hembra se meta en una madriguera ya existente, en vez de excavar una ella misma. Si la madriguera está vacía (abandonada por su ocupante anterior), sigue adelante. Si está ocupada por otra hembra, dedicada en esos momentos al aprovisionamiento, eventualmente se encontrarán (cuando ambas regresen a la madriguera) y lucharán para decidir quién se queda. La hembra media pasa por este ciclo unas doce veces a lo largo de sus seis semanas de vida.

Brockman *et al.* hicieron un modelo de la evolución de las dos conductas, Entrar y Excavar. Si la mayor parte de las hembras Excava, entonces Entrar será ventajoso, puesto que habrá muchas madrigueras vacías. Pero si la mayoría Entra, las madrigueras existentes estarán superpobladas, por lo que Excavar será ventajoso. La eficacia relativa es dependiente de la frecuencia, recayendo la ventaja en el rasgo más escaso. Brockman *et al.* consiguieron calcular, a partir de sus datos, la eficacia de cada una de las dos conductas y utilizarlas para predecir cuál sería el estado evolutivo estable (la frecuencia de equilibrio en la población).

Un interesante aspecto de este problema es que el *estado* evolutivo estable puede producirse de varias formas. Una consiste en que las avispas adopten una u otra de las dos estrategias puras: x % siempre Excavan, mientras que $(100-x)$ % siempre Entran. Ninguna de estas dos estrategias puras es una EEE. Otra manera de ocurrir las frecuencias de equilibrio en la población es que todos los individuos adopten la misma estrategia mezclada de Excavar x % de las veces y Entrar el $(100-x)$ % restante de las veces. En este caso, los individuos de la población muestran una EEE.

Por supuesto, la población tiene una tercera forma de alcanzar las frecuencias de equilibrio de las dos conductas. Distintos indivi-

duos podrían adoptar distintas estrategias mezcladas. ¿Cuál de estas tres configuraciones es la óptima? En el punto de equilibrio no hay diferencia: las dos conductas tienen la misma eficacia, de modo que un organismo con una determinada mezcla de Excavar y Entrar tendrá la misma eficacia que otro organismo con cualquier otra mezcla. Pero si los rasgos han sufrido evolución, no siempre habrán estado en equilibrio. En el camino hacia el equilibrio, la EEE siempre habrá resultado favorecida por la selección, pero no puede decirse lo mismo de otras estrategias alternativas. Por tanto, el modelo de este proceso no sólo predice cuál va a ser el estado evolutivo estable, sino también que la población evolucionará hacia una determinada EEE. No sólo predice la mezcla de Excavar y Entrar encontrada *en la población*, sino también que *cada individuo mostrará esa mezcla óptima.*

Para comprobar esta predicción, Brockman *et al.* tuvieron que hacer un seguimiento de las avispas individuales, pues no podían limitarse sólo a contar con qué frecuencia ocurrían las dos conductas en la población. Brockman consiguió llevar a cabo esta empresa tan increíblemente laboriosa. Las avispas de una de las poblaciones que ella estudió se ajustaban a la predicción de la EEE, pero no así las de otra población. La hipótesis de la optimización resultó ser verdadera en un caso, pero no en el otro.

Esta investigación es ejemplar por la forma como atiende a la variación individual. Desgraciadamente, los modelos de EEE raramente se han sometido a prueba de este modo. Orzack y Sober (en prensa) discuten este punto en relación con la teoría de la proporción de sexos. Con frecuencia, se toman medidas que indican que la media de la población se acerca al valor predicho por el *estado* evolutivo estable, llegándose a la conclusión de que los organismos están óptimamente adaptados. En realidad, este punto es aplicable a los modelos de optimización en general. Por ejemplo, el estudio de Parker sobre las moscas del estiércol (Apartado 5.5) proporciona tiempos de copulación *medios*, pero no da indicación alguna de cuál es la variación existente entre los machos individuales. Los modelos de optimización, en general, y los basados en teoría de juegos, en particular, describen lo que deberían hacer los individuos, y no meramente cuáles son las propiedades medias que debe presentar la población. Las pruebas deben atender a las diferencias individuales.

Confío en que, a partir del tratamiento que he hecho del adaptacionismo, esté claro que los modelos de optimización son importantes en teoría de la evolución *tanto si el adaptacionismo resulta ser correcto como si no.* Dichos modelos predicen qué características van a poseer los organismos cuando la selección natural ha sido la única causa importante de la evolución del carácter. Los modelos de este tipo y biológicamente bien fundamentados son esenciales cuando se quiere someter el adaptacionismo a una comprobación empírica. Aunque los críticos del adaptacionismo suelen pensar que los modelos de optimización son inútiles e irrelevantes, lo cierto es justamente lo contrario. Sólo si averiguamos qué es lo que los organismos *deberían* hacer en el caso de estar óptimamente adaptados, podremos descubrir si la naturaleza se aparta *realmente* del paradigma adaptacionista.

Sugerencias para futuras lecturas

Los ensayos de Gould y Lewontin (1979) y de Maynard Smith (1978b) establecieron los parámetros para el debate posterior acerca del adaptacionismo. El capítulo 8 de Oster y Wilson (1978) describe los componentes de un modelo de optimación e identifica los errores que pueden surgir en cada uno. Krebs y Davies (1981) constituye una introducción útil para llevar a cabo el programa de investigación del adaptacionismo en ecología de la conducta. Maynard Smith (1982) sistematiza los fundamentos del enfoque de la evolución basado en la teoría de juegos. Cain (1989) adopta una forma fuerte de la tesis adaptacionista; Beatty (1980) aporta un tratamiento filosófico de los modelos de optimización; y Horan (1989) evalúa el valor de los datos comparativos y de los modelos de optimización para comprender la adaptación. Mitchell y Valone (1990) discuten el asunto de la falsabilidad en relación con las ideas de Lakatos (1978) acerca de programas de investigación progresivos y degenerativos.

Capítulo 6
SISTEMÁTICA

Aunque Darwin tituló su libro más influyente *El origen de las especies por medio de la selección natural*, a menudo expresó sus dudas acerca del concepto de especie. Dice así: «No se ha fijado todavía una línea clara de demarcación entre especies y subespecies» (pág. 103 de la traducción castellana, 1963, vol. 1). A continuación hace notar que considera «el término especie como palabra dada arbitrariamente, por razones de conveniencia, a una serie de individuos que se parecen íntimamente unos a otros» (pág. 104 de la traducción castellana). Un título tal vez menos elegante, pero más apropiado para el libro de Darwin, hubiera sido *Sobre la irrealidad de las especies tal como lo muestra la selección natural.*

Si las especies son irreales, ¿cómo puede una teoría tener como objetivo el explicar su origen? Ningún libro podría explicar el origen de los centauros, por ejemplo, puesto que no existen. Por supuesto, Darwin pudo quitar importancia a este problema, y así lo hizo. Su teoría pretendía explicar la diversidad de la vida. El resultado del proceso de ramificación que él describe es una multitud de organismos que son semejantes en algunos aspectos y diferentes en otros. La selección natural actúa sobre las diferencias entre los organismos y da lugar a diferencias entre poblaciones. El resultado de este proceso, según Darwin, es que

no va a haber un solo modo correcto de clasificar los organismos en especies.

La sistemática es la rama de la biología que tiene como objetivo la identificación de especies y su organización en taxones superiores, como los géneros, familias, órdenes y reinos. Podría parecer que, si las especies son irreales, también lo serán los taxones a los que se supone pertenecen las especies. Pero curiosamente no fue ésta la conclusión a la que llegó Darwin. El único diagrama del *Origen* muestra cómo el proceso de descendencia con modificación genera un *árbol de la vida*. Darwin pensaba que este proceso de ramificación filogenético proporciona *la* base objetiva para la taxonomía:

> «Toda verdadera clasificación es genealógica; y esa comunidad en la descendencia es el lazo oculto que los naturalistas han estado buscando inconscientemente, y no algún desconocido plan de creación, ni el enunciado de proposiciones generales, ni el mero hecho de poner juntos o separar objetos más o menos parecidos» (pág. 158 de la traducción castellana, 1963, vol. 2).

Estas citas de Darwin plantean una serie de interesantes cuestiones. ¿Qué es una especie? ¿Qué es lo que distingue los grandes taxones? En cada caso, nos gustaría saber si existe una única definición correcta o si hay un elemento de convención en el criterio que uno adopte.

Un *convencionalista extremo*, con respecto a una categoría taxonómica determinada (las especies, por ejemplo), afirmaría que toda agrupación de organismos tiene el mismo derecho a ser considerada como especie. Pocos biólogos, probablemente ninguno, estarían dispuestos a adoptar esta posición extrema. Sería absurdo colocar a todos los organismos verdes, o a todos aquellos que pesen menos de 35 libras, dentro de una misma especie. Pero, si rechazamos esta posición extrema, sigue presente el problema de cuánta libertad tenemos en la elección de un concepto de especie. Lo opuesto diametralmente al convencionalismo extremo es el *realismo extremo*, que afirma que solamente hay una elección correcta del concepto de especie. Entre estos dos extremos hay posiciones que consisten en distintas combinaciones de realismo y convencionalismo. ¿En qué lugar de este continuo se encuentra la posición más defendible?

Con el fin de no provocar un cortocircuito en nuestro examen sobre la realidad de las especies y los taxones superiores, debemos distinguir entre el convencionalismo aquí en cuestión y otra tesis bastante diferente, a la que denominaré *convencionalismo semántico trivial.* Esta clase de convencionalismo sostiene que depende de nosotros el significado que queramos asignar a la terminología que utilizamos. Por ejemplo, no hay nada inherente a las rocas que nos obligue a nombrarlas con la palabra «roca» y no con la palabra «puré». Esto es cierto para todas las palabras que usamos, incluidas «especies» y «géneros». El convencionalismo semántico es una tesis universal y, por consiguiente, trivial acerca de cómo emparejamos palabras con significados. El convencionalismo es una tesis que sólo tiene interés filosófico cuando difiere del convencionalismo semántico trivial.

El convencionalismo ha sido un tema importante en la filosofía de la física, en relación con el problema de si el espacio es euclidiano. La teoría newtoniana adopta la perspectiva euclidiana, pero la relatividad general dice que el espacio (o, más apropiadamente, el espacio-tiempo) es no-euclidiano (*i.e.*, curvo). La cuestión es si hay alguna prueba para decidir entre estas dos posiciones sobre la geometría del espacio. El convencionalismo geométrico expresa que no puede haber pruebas que indiquen qué geometría es la verdadera; debemos elegir una sobre la base de la conveniencia. Adviértase que esta tesis convencionalista es bastante distinta de la poco interesante afirmación del convencionalismo semántico trivial.

Aunque este ejemplo tomado de la filosofía de la física nos ofrece un paradigma útil de lo que afirma el convencionalismo filosófico, no podemos asumir que la disputa entre realismo y convencionalismo en sistemática sea una réplica exacta del mismo. Parece que existe una sutil pero importante diferencia entre los dos casos. Hay un acuerdo general en que tanto el objetivo de la geometría euclidiana como el de la no-euclidiana es describir la geometría del espacio. La cuestión es determinar si una de ellas lo hace mejor que la otra. Por el contrario, los desacuerdos en el seno de la sistemática se sitúan muchas veces a un nivel más profundo: a menudo, los sistemáticos no se ponen de acuerdo con respecto a cuál es el objetivo de la clasificación. Como veremos, la tesis de Darwin de que «toda verdadera clasifica-

ción resulta genealógica» es controvertida. Algunos la rechazan de plano; otros no se ponen de acuerdo en cuanto a su significado.

6.1. La muerte del esencialismo

Una razón por la que la ciencia tiene interés para la filosofía es que a veces da al traste con categorías de pensamiento heredadas y las sustituye por otras. Sin ir más lejos, en este mismo siglo la teoría de la relatividad y la mecánica cuántica se establecen como amonestaciones a las generaciones de filósofos anteriores que atribuían a una serie de principios el estatuto de verdades a priori. Kant no sólo sostenía que el espacio es euclidiano y que el determinismo es verdadero; también pensaba que tales principios son *necesarios para la posibilidad de la experiencia*. Defendía que una teoría física sistemática y coherente no puede contradecir esas doctrinas fundamentales. Puesto que esos principios se usan para organizar la experiencia, se sigue que ninguna experiencia podría contradecirlos. La física del siglo XX ha mostrado que hay más en la ciencia de lo que soñaba la filosofía de Kant. Lejos de ser verdaderos y *a priori*, esos principios han resultado ser empíricos y falsos. Resulta difícil imaginar un vuelco más decisivo para la perspectiva kantiana.

En la biología, los sistemáticos tradicionalmente han pensado que lo que estaban haciendo era describir las clases fundamentales de objetos que pueblan el mundo de la vida. Tan arraigada estaba esta visión que el término biológico «especie» ha sido durante mucho tiempo un sinónimo de «clase». Sin embargo, se ha defendido que la teoría de la evolución muestra que las especies no son clases en absoluto, sino que son *individuos* (Ghiselin, 1974; Hull, 1978).

¿Cuál es la diferencia entre decir que las especies son clases naturales y decir que son individuos? La distinción fundamental que tenemos que establecer es entre una *propiedad* y los *objetos* que caen bajo esa propiedad. La «cualidad de rojo» no debe confundirse con las distintas bocas de incendios y manzanas que ejemplifican esa propiedad. Una clase de cosas es diferente de las cosas de esa clase.

Una clase puede tener cero, uno, o más miembros. Lo que convierte a esas cosas en miembros de la misma clase es que comparten las propiedades que definen la clase. Consideremos el ejemplo del *oro*. Se trata de una clase de sustancia. Tanto mi anillo de boda como la cúpula de la State House de Boston pertenecen a esa clase porque ambos están hechos de átomos que tienen el número atómico 79. Lo importante es que no hay ninguna necesidad de pensar que mi anillo y la cúpula tengan un antepasado común o que alguna vez hayan interactuado causalmente. De hecho, puede haber oro en galaxias distantes que nunca haya interactuado causalmente con el oro de la Tierra. Dos individuos pertenecen a la misma clase natural en virtud de su *semejanza*, no en virtud de su *historia*.

El *esencialismo* es un enfoque filosófico estándar acerca de las clases naturales. Sostiene que todas las clases naturales pueden definirse en términos de las propiedades que poseen todos los miembros de esa clase y sólo ellos. Todo oro tiene el número atómico 79, y sólo el oro tiene ese número atómico. También es verdad que todos los objetos de oro tienen masa, pero *tener masa* no es una propiedad única del oro. Una clase natural ha de caracterizarse por una propiedad que sea tanto necesaria *como* suficiente para la pertenencia a dicha clase.

Los esencialistas consideran que la siguiente generalización describe la esencia del oro:

> Para todo objeto x, x es un espécimen de oro si y sólo si x está hecho de átomos que tengan el número atómico 79.

Para ver por qué esta generalización satisface las exigencias esencialistas, comparémosla con otra. Imaginemos que el universo (pasado, presente y futuro) sólo contiene un número finito de objetos de oro, y que podemos hacer una lista de las localizaciones espaciotemporales (L_1, L_2, ..., L_n) que ocupa cada uno de los objetos de oro. Esto nos permite formular la siguiente generalización sobre el oro:

> Para todo objeto x, x es oro si y sólo si x se encuentra en L_1 o L_2 o ... o L_n.

Aunque las dos generalizaciones sean verdad, los esencialistas considerarían que sólo la primera especifica la esencia del oro.

Y ello por varias razones. Primera, la esencia del oro debe estar dada por una generalización que sea *no accidental*. Los objetos de oro no tienen por qué encontrarse exactamente en las localizaciones listadas, pero sí tienen que poseer el número atómico 79. Segunda, las esencias deben ser *explicativas*. El número atómico ayuda a explicar muchas de las otras propiedades que tienen los objetos de oro, pero las localizaciones no explican mucho de ninguna cosa. Y por último, una definición esencialista del oro debe citar una propiedad que sea *intrínseca* de los objetos de oro; la citada propiedad no exige que se dé ninguna relación entre los objetos de oro.

El esencialismo puede defenderse como una doctrina plausible acerca de los elementos químicos. ¿Es también una concepción plausible de las especies biológicas? Es decir, ¿podemos tomar una especie (el *Homo sapiens*, por ejemplo) y llenar con ella el hueco de la siguiente estructura?

Para todo objeto *x*, *x* es un miembro de *H. sapiens* si y sólo si *x* es _____.

Lo que se exige no es sólo una generalización verdadera, sino una generalización necesaria y explicativa que especifique las propiedades intrínsecas que convierten a un objeto en miembro de *H. sapiens*. ¿Ha de conceptualizarse la naturaleza humana del mismo modo que el esencialista conceptualiza la naturaleza del oro?

Ahora podemos examinar la idea de que la teoría de la evolución refuta el esencialismo en tanto que concepción acerca de las especies. Tal pretensión ha sido defendida de muchas formas (Hull, 1965). Uno de los argumentos es de este tipo:

Las clases naturales son inmutables.
Las especies evolucionan.

Por tanto, las especies no son clases naturales.

¿Qué significa la primera premisa? La idea es que, aunque los miembros de una clase natural puedan cambiar, la clase misma posee una naturaleza (una esencia) que no cambia nunca. Mi anillo de boda ha cambiado en varios aspectos, pero la naturaleza del oro ha sido siempre la misma.

Una vez así aclarada la primera premisa, podemos ver que el argumento tiene defectos. La transmutación de los elementos es posible; un bombardeo de átomos puede transformar (muestras de) plomo en (muestras de) oro. Sin embargo, ello no socava la idea de que los elementos químicos poseen una esencia inmutable. Del mismo modo, el hecho de que una población perteneciente a una especie pueda dar lugar a una población que pertenezca a otra especie no refuta el esencialismo relativo a las especies. Los esencialistas consideran las especies como categorías perennes ocupadas por organismos individuales; la evolución sólo significa que un antepasado y sus descendientes pertenecen en ocasiones a categorías distintas.

Otro argumento en contra del esencialismo apela al hecho de que la evolución es un proceso gradual. Si la especie *A* evoluciona gradualmente hacia la especie *B*, ¿en qué momento de ese proceso se ha de dibujar la línea que delimita dónde termina *A* y comienza *B*? Cualquier línea será arbitraria. Se aduce que el esencialismo exige límites precisos y no arbitrarios entre las clases naturales y, por consiguiente, la evolución gradual supone un problema para él.

Si bien los defectos de este argumento son menos obvios que los del anterior, tampoco puede decirse que carezca de problemas. Lo primero es que el argumento presupone una visión del proceso de especiación que ya no es la estándar. Consideremos un único linaje que se inicia con una serie de caracteres, varios de los cuales son sustituidos gradualmente por otros alternativos. Al final del proceso, el linaje difiere notablemente de cómo era al principio. Si la diferencia es lo suficientemente grande, uno podría verse tentado a considerar la población descendiente como perteneciente a una especie diferente de aquella a la que pertenecían sus antepasados. Los cambios como éste, que tienen lugar dentro de un único linaje que sigue existiendo, constituyen ejemplos de *anagénesis* (Figura 1.2).

Adviértase que el número de especies existentes en un determinado momento no resulta alterado por la anagénesis. Una especie existía al inicio del proceso y una, aunque quizá una distinta, es la que existe al final. Pero la idea del árbol de la vida requiere que sea posible que el número de especies aumente. Esto introduce una idea nueva: que la especiación tiene lugar cuando *hay ramificación (cladogénesis)*.

La especiación *alopátrica* tiene lugar cuando una barrera geográfica se interpone entre dos poblaciones pertenecientes a la misma especie. Si las presiones selectivas son diferentes en las dos poblaciones resultantes, las características de ambas pueden irse haciendo diferentes. Esta divergencia puede llegar a ser tan drástica que las dos poblaciones resultantes ya no podrían cruzarse aun cuando la barrera geográfica desapareciese.

La especiación *simpátrica* es también una forma de cladogénesis, sólo que en este caso los mecanismos que provocan el aislamiento evolucionan sin que una barrera geográfica separe inicialmente a las dos poblaciones. Un ejemplo es el proceso de *poliploidía*. Un accidente cromosómico puede causar que la descendencia de una planta tenga doble (o triple o cuádruple) número de cromosomas que su progenitor. Si ocurre esto en varios miembros de la generación de descendientes, los poliploides pueden formar una población reproductora que quede aislada de la de sus progenitores.

Muchos sistemáticos actuales rechazan la idea de que la especiación pueda tener lugar anagenéticamente. Una especie, como un organismo, puede modificar sus características, pero seguir siendo numéricamente la misma especie (Ghiselin, 1974; Hull, 1978). Paulatinamente, los sistemáticos van abrazando la idea de que *la especiación requiere cladogénesis* (idea que discutiré más en detalle en el siguiente apartado).

Esta conclusión socava una de las objeciones que poníamos antes al esencialismo, la que sostiene que el esencialismo falla porque la evolución gradual plantea problemas insalvables acerca de dónde trazar las líneas de demarcación. Si la especiación tuviese lugar anagenéticamente, separar una especie de otra sería imposible. Pero si la especiación implica cladogénesis, cabe defender que pueda trazarse una línea *suficientemente nítida*.

Consideremos un ejemplo de especiación alopátrica. Un pequeño grupo de conejos queda aislado de la población de sus progenitores debido al cambio del curso de un río. La selección hace que esta población aislada se vaya diferenciando de la población parental; los conejos aislados acaban siendo fundadores de una nueva especie. Podríamos fechar el nacimiento de la nueva especie en el momento de la separación inicial de las dos poblaciones, o en el momento posterior de la fijación de los rasgos que

impiden el cruce reproductivo entre los dos linajes. La cuestión es que, sea cual sea la propuesta que adoptemos, el punto de corte es bastante preciso. Con toda seguridad, no hay una fecha exacta (llevada hasta el último microsegundo) de cuándo tuvo lugar tal acontecimiento, pero tampoco es necesario ese grado de precisión.

A la misma conclusión puede llegarse con respecto a los casos de especiación simpátrica. Cuando la poliploidía da lugar a una nueva especie, es posible dar una respuesta satisfactoria a la pregunta de cuándo empezó a existir la nueva especie. Nuevamente, tampoco es necesario precisar el microsegundo exacto. Los acontecimientos, incluidos los acontecimientos de especiación, se expanden en el tiempo. La Revolución Americana constituyó el principio de una nueva nación; tal acontecimiento puede fecharse con *suficiente* precisión, pero no con una precisión *absoluta*.

En general, el esencialismo es una doctrina compatible con ciertos tipos de vaguedad. El esencialista sostiene que la esencia del oro es su número atómico. El esencialismo no tendría por qué ponerse en duda por el hecho de que, en el proceso de la transmutación de plomo en oro, hubiera etapas en que no pudiera determinarse si la sustancia procesada pertenece a un elemento o al otro. Sospecho que ningún concepto científico es *absolutamente* preciso; es decir, para cualquier concepto, es posible describir una situación en la que la aplicación del mismo sea indeterminada. El esencialismo puede soportar imprecisiones de este tipo.

Para ver por qué el esencialismo es una concepción equivocada de las especies biológicas, debemos examinar la práctica de los propios sistemáticos. A excepción de los feneticistas (cuya posición se discutirá después), los biólogos no piensan que las especies estén definidas en términos de semejanzas fenotípicas ni genéticas. Los tigres tienen rayas y son carnívoros, pero un tigre mutante que no presentara esos rasgos seguiría siendo un tigre. Salvo que tenga lugar un acontecimiento de especiación, los descendientes de tigres son también tigres, independientemente de cuánto se parezcan a sus progenitores. Paralelamente, si descubriéramos que otros planetas poseen formas de vida que surgieron independientemente de la vida en la Tierra, esos organismos alienígenas serían clasificados bajo nuevas especies, independientemente de cuánto se parecieran a las formas de la Tierra. Los tigres marcianos no serían tigres, aun cuando también tuvieran rayas y fueran carnívoros. Las

semejanzas y diferencias entre organismos constituyen *datos* que se usan para determinar si pertenecen o no a la misma especie, pero una especie no se *define* por un conjunto de rasgos. En pocas palabras, los biólogos tratan las especies como *entidades históricas* (Wiley, 1981). No conceptualizan las especies como clases naturales.

Si la biología se hubiera desarrollado de otra manera, tal vez ahora estuviéramos utilizando el término «especie» para etiquetar las distintas clases en que pueden ejemplificarse las formas de vida. La tabla periódica proporciona una lista de elementos químicos; la esencia de cada elemento viene dada por su número atómico. No hay ninguna razón *a priori* por la que no pudiera haber una taxonomía de clases biológicas en el sentido estrictamente esencialista. De hecho, algunos evolucionistas se toman en serio la idea de que la diversidad de la vida consiste en variaciones sobre los temas que proporciona un conjunto de formas fundamentales, o *Baupläne* (véase, por ejemplo, Gould, 1980a). Las ventajas de esta idea, enraizada en la tradición europea de la morfología ideal, están siendo exploradas en la actualidad. Pero el término «especie» ha sido ocupado previamente por otra opción.

No es accidental que «especie» se utilice para referirse a entidades históricas y no a clases naturales. La lista de los elementos químicos puede generarse enumerando los distintos números atómicos posibles. Esa lista no es un batiburrillo heterogéneo y *ad hoc*, sino una consecuencia fundamentada de la teoría atómica. La situación con respecto a las especies biológicas es bastante diferente. La teoría de la evolución neo-darwiniana sostiene que la especiación es el resultado de una confluencia fortuita de circunstancias biológicas y extrabiológicas. No hay ningún principio teórico que caracterice cuál debe ser el conjunto de especies posibles. No es extraño, pues, que el concepto de especie se haya apartado de su asociación con la idea de clases naturales.

El carácter «fortuito» de los productos de la evolución es una propuesta específica del darwinismo; no es inherente a la idea misma de evolución. Lamarck pensaba que cada linaje se desplaza a lo largo de una secuencia de formas preprogramada: la vida comienza siendo simple y después va ascendiendo a lo largo de una escala definida de complejidad. Ésta es una hipótesis evolucionista en la que las diferencias principales no se deben a la casuali-

dad. Dentro del marco lamarckiano, la idea de que las especies son clases naturales podía haber encontrado un hogar feliz.

Aun cuando las *especies* no sean clases naturales, podría merecer la pena desarrollar la idea de un sistema básico de clases naturales para las formas de la vida dentro de un esquema darwiniano amplio. Si visitáramos otra galaxia en la que la vida se las hubiera arreglado para evolucionar, ¿qué formas de vida esperaríamos encontrar? Si esa galaxia está desconectada causalmente de la Tierra, no contendrá ninguna de las *especies* que se encuentran aquí. Pero quizá sería esperable encontrar criaturas que volasen, nadasen y caminasen. Tal vez habría criaturas que extrajeran energía de la estrella más cercana, y otras que la obtuvieran comiéndose a otras criaturas. Lo que acabo de decir es muy esquemático; más aún, ni siquiera está basado en ninguna teoría, sino que describe meramente lo que podría ser intuitivamente plausible. Una *teoría* de las clases naturales biológicas en sentido estricto ofrecería más detalles, y lo haría apoyándose en principios, más que en presentimientos.

Este problema puede plantearse sin necesidad de pensar en la vida en otros sistemas solares. Si la vida sobre la Tierra fuese destruida y después evolucionase otra vez desde cero, ¿qué propiedades de las formas de vida actuales podríamos esperar ver repetidas? Gran parte de la historia de la vida es radicalmente contingente; otras características pueden ser más sólidas (Gould, 1989). Los modelos que elaboren esta distinción constituirán una parte importante de la biología teórica.

6.2. La individualidad y el problema de las especies

El esencialismo sostiene que dos cosas son oro en virtud de que comparten alguna propiedad intrínseca y explicativa que define qué es el oro. Aun cuando el esencialismo tenga sentido en tanto que concepción de los elementos químicos, de ello no se sigue necesariamente que debamos adoptar una interpretación esencialista de las especies biológicas. He sugerido, como alternativa al esencialismo, que las especies son *entidades históricas*; esto significa que dos organismos pertenecen a una misma especie en virtud de su conexión histórica mutua, no en virtud de su semejanza.

En este apartado voy a considerar una propuesta más en relación con las especies: la idea de que las especies son *individuos*. Como vamos a ver, los individuos son entidades históricas, pero no todas las entidades históricas son individuos. Pero antes de discutir si las *especies* son individuos, quiero decir algo sobre el problema filosófico más amplio de la individualidad. ¿Qué es lo que convierte a un coche, una nación, una corporación, o un organismo en un individuo? En el caso de objetos complejos como éstos, el problema de la individuación suele afrontarse preguntando qué es lo que hace que dos cosas sean parte del mismo organismo (o coche, o nación, o ...) individual.

Una característica que tienen en común todos estos ejemplos es que la semejanza no es ni necesaria ni suficiente para que las dos partes pertenezcan al mismo individuo. Para ver por qué vamos a centrarnos en los organismos. Consideremos dos gemelos idénticos, Jed y Fred. Una célula de uno de ellos y una célula del otro pueden ser genética y fenotípicamente tan semejantes como queramos, pero no forman parte del mismo organismo. Y dos células de Fred pueden diferir tanto fenotípica como genéticamente (debido a una mutación, por ejemplo), pero seguirán siendo partes del mismo individuo.

Si la clave no es la semejanza, ¿cuál es, entonces? En el caso de los organismos individuales podemos encontrar un inicio de respuesta en el concepto de causalidad. Dos partes del mismo organismo interactúan causalmente de determinadas maneras. Las células del cuerpo de Fred se influyen mutuamente; por supuesto, también puede ser que las células del cuerpo de Jed influyan sobre las de Fred, pero, sin embargo, los tipos de interacción causal serían diferentes en cada caso.

La individualidad de los organismos implica una distinción entre yo y lo otro (entre dentro y fuera). Esta distinción se define por determinadas relaciones causales. Las partes de un mismo organismo se influyen mutuamente de un modo que es distinto del modo como otras entidades externas influyen sobre las partes del organismo. Esto mismo es aplicable a los objetos que no son organismos. Por ejemplo, las partes de un coche interactúan de formas características. Y las partes de una nación o de una corporación también tienen sus formas características de influencia causal intra- e interindividual.

En el caso de organismos grandes, como nosotros mismos, las partes de un organismo están en contigüidad espacial. Si Fred y Jed están uno en cada extremo de una habitación, las células de Fred estarán adosadas las unas a las otras, pero no tocarán las de Jed. Aunque ésta es una disposición común para muchos organismos, no define el concepto de individualidad en general. Las partes de una nación o de una corporación no tienen por qué estar necesariamente en contigüidad espacial. Alaska forma parte de Estados Unidos en virtud del nexo de interacciones políticas que une a los 50 estados; el hecho de que Alaska no toque espacialmente los 48 estados al sur no es pertinente (Ghiselin, 1987).

Las partes de un organismo están unidas por relaciones de dependencia biológica mutua. Las células de nuestro cuerpo se ayudan unas a otras a realizar distintas tareas, y están unidas por un destino común; una enfermedad que dañe la función de una de ellas bien puede impedir también la función de otras. Sin embargo, una vez más, no debemos confundir una peculiaridad de organismos tales como nosotros mismos con una característica necesaria de todos los objetos vivos. Los organismos difieren ampliamente en el *grado de interdependencia funcional* que une sus partes. Por ejemplo, las partes de un tigre están interconectadas más funcionalmente que las de una hiedra. Cortemos al azar un 20 % de un tigre y éste probablemente morirá; cortemos al azar un 20 % de una hiedra y es fácil que ésta siga viviendo. La individualidad no es una cuestión de todo o nada, sino de grados (Guyot, 1987; Ereshefsky, 1991b).

Cuando un conjunto de partes muestra poca interdependencia funcional pueden surgir dudas acerca de si las partes pertenecen a un mismo organismo. Una colonia de álamos temblones conectados por estolones subterráneos puede verse como un solo organismo (Harper, 1977; Janzen, 1977; Dawkins, 1982a). Pero separar los estolones no afecta demasiado a la viabilidad de las partes. Por esta razón nos veríamos tentados a considerar la colonia como un conjunto de muchos organismos, y no como uno solo. En vez de seguir buscando una solución definitiva, tal vez sea mejor que admitamos que la individuación de los organismos presenta casos problemáticos. A medida que la interdependencia funcional es menor, un conjunto de partes va dejando de ser paulatinamente un individuo. ¿Cuándo pertenecen las partes a un mismo organis-

mo y cuándo son organismos por sí mismas? No hay una frontera precisa.

Hasta aquí me he centrado fundamentalmente en el problema *sincrónico* de la individuación de los organismos. Dado que dos partes existen durante *el mismo periodo de tiempo*, ¿qué es lo que las convierte en partes del mismo organismo? Pero también debemos considerar el aspecto diacrónico de este problema. Cuando dos partes existen durante *periodos de tiempo diferentes*, ¿cuándo serán partes del mismo organismo?

Una vez más, podemos comenzar por atenuar la importancia de las consideraciones basadas en la semejanza. Fred es ahora muy diferente de cómo era de niño, pero eso no pone en tela de juicio la afirmación de que esos dos estadios temporales son periodos del mismo individuo. Muchas de las células que tenía antes han desaparecido, y algunas de las que ahora posee son genéticamente diferentes de las que tenía siendo niño. De hecho, es posible que el Fred adulto se parezca más a Jed cuando tenía cinco años que a sí mismo a esa edad. Pero aquí tampoco nos vemos inclinados a ver al Jed de cinco años como un estadio anterior del Fred adulto.

Lo mismo que antes, parece que las relaciones causales son relevantes para el problema. La influencia del Fred de cinco años sobre el Fred adulto es distinta de la influencia del Jed de cinco años sobre cómo es Fred en la actualidad. Son los procesos causales de la ontogenia, y no las cuestiones de semejanza, los que unen un estadio anterior y otro posterior como dos partes del mismo individuo (Shoemaker, 1984).

En el caso de muchos organismos sexuales, existe una divisoria bastante precisa entre un organismo y su prole. El organismo crece durante su propio tiempo de vida; también *se reproduce*. La división celular (mitosis) asegura el primero de estos procesos; la formación de gametos (meiosis) garantiza el segundo. Una vez que un descendiente existe, la dependencia fisiológica de sus padres disminuye. Es completamente natural fechar el comienzo del nuevo organismo en el momento de la unión entre el huevo y el esperma. Por supuesto, la fertilización es un proceso que ocurre a lo largo de un tiempo; sólo por el hecho de que seamos tan grandes y vivamos durante bastante tiempo nos vemos tentados a describir el «momento» de la fertilización como si fuera instantáneo. Tal vez, si examinásemos la fertilización en el microscopio,

seríamos incapaces de determinar el momento preciso en que da comienzo el nuevo organismo.

Lo mismo puede decirse del momento en el que un organismo deja de estar vivo. La muerte no es instantánea; es un proceso. La integración funcional de un organismo puede deteriorarse gradualmente. Hay etapas en el ciclo de un organismo en las que claramente está vivo y otras en las que claramente está muerto. Entremedias puede haber zonas grises.

Estas consideraciones relativas al nacimiento y a la muerte no demuestran que sea defectuoso nuestro concepto ordinario de lo que es un organismo. Es cierto que el concepto de organismo no es *absolutamente* preciso, pero, para la mayoría de los propósitos, el origen y fallecimiento de un organismo sexual están *suficientemente* bien definidos.

Un interesante hecho acerca de los organismos complejos es que el organismo pueda dejar de existir, pero sus partes permanezcan vivas. Consideremos un ejemplo horripilante. Descuartizamos un organismo y conservamos sus órganos para trasplantes. Lo dispersamos, enviando su corazón a un sitio, su piel a otro, etc. Cada uno de los órganos pasa a formar parte de un receptor diferente. El organismo donante ya no existe, pero no porque sus partes hayan dejado de existir, sino porque ya no forman un todo funcionalmente integrado. (Lo mismo es aplicable a nuestro concepto de un *coche*.)

Cuando consideramos a aquellos que se reproducen asexualmente, surgen todavía más cuestiones relativas a la individuación de los organismos. La hidra desprende un brote de sí misma, el cual acaba convirtiéndose en una hidra hija numéricamente distinta. La madre y la hija son dos organismos, no uno. Aunque genéticamente idénticos, son fisiológicamente independientes el uno del otro. Llamemos a la madre Mami y a la hija Nena. Es natural pensar que Mami sigue existiendo después de haber hecho brotar a Nena. Ahora consideremos dos estadios en el ciclo de Mami; tenemos a Mami-antes (= Mami antes del acontecimiento de desprendimiento del brote) y a Mami-después. ¿Por qué consideramos que Mami-antes y Mami-después son dos estadios del ciclo de un mismo organismo? ¿Por qué no decir que Mami-antes y Nena son partes del mismo organismo y que es Mami-después lo que constituye un nuevo organismo? Puesto que la reproducción

es clónica, no hay diferencias genéticas entre los tres estadios. Y Mami-antes es tan contigua con Nena como lo es con Mami-después.

La respuesta implica consideraciones acerca del *tamaño*. Cuando nos enfrentamos al problema de identificar a Mami-antes con Mami-después o bien con Nena, la identificamos con la pieza de mayor tamaño. No podemos identificar a Mami-antes con Mami-después y con Nena porque Mami-después y Nena son organismos distintos. Si identificásemos a Mami-antes con ambas, caeríamos en contradicción. Tendríamos tres objetos, a, d y n, y nos encontraríamos diciendo que $a=d$, $a=n$, y que $d \neq n$.

De esta forma de pensar en el problema de la diacronía se sigue que la fisión binaria plantea una interesante dificultad. Si Mami se divide exactamente por la mitad y cada mitad se desarrolla en una hidra completa, ¿cuál de las dos mitades es la continuación de Mami? Por la razón que acabamos de mencionar, no podemos identificar las dos mitades con Mami-antes. Y puesto que hay una simetría perfecta entre la mitad izquierda y la derecha, tampoco podemos justificar la identificación de Mami-antes con una mitad y no con la otra. Así pues, la decisión natural es no identificarla con ninguna de ellas. En caso de fisión binaria, el viejo organismo deja de existir, y ven la luz un par de organismos nuevos.

Una complicación más surge cuando partes del viejo organismo se escinden e inmediatamente se destruyen. Cuando una pieza de Mami se destruye, Mami regenera la pieza perdida y continúa existiendo. De hecho, si destruimos trozos cada vez más grandes, el viejo organismo sigue existiendo si regenera la parte perdida. Una característica peculiar de nuestro concepto de organismo es que nuestro juicio sobre si el trozo remanente es una continuación del viejo organismo o es un organismo totalmente nuevo depende de lo que suceda con los trozos grandes que se han escindido. Si resultan destruidos, el viejo organismo continúa existiendo bajo la forma del pequeño trozo que sobrevive. Pero si el trozo grande escindido se regenera, entonces la pieza pequeña cuenta como un organismo enteramente nuevo. (Las hidras son como el ejemplo de Thomas Hobbes sobre el barco de Teseo.)

Menciono estos problemas para dar una idea de cuán intrincado es nuestro concepto ordinario de organismo permanente. En la mayor parte de los contextos cotidianos, nos sirve, pero no me

cabe duda de que es fácil imaginar situaciones en las que está poco claro cómo ejercer el concepto. La moraleja, por supuesto, no es que debamos rechazar el concepto, sino que hemos de reconocer que nuestros conceptos no son lógicamente perfectos. Los conceptos, como los propios organismos, se las arreglan razonablemente bien en sus hábitats normales, pero pueden resultar claramente poco aptos para enfrentarse a circunstancias inusuales.

He defendido que los organismos son individuos por una serie de hechos sincrónicos y diacrónicos. Primero, en un momento determinado, las partes de un organismo interactúan causalmente de modos característicos. Segundo, las partes existentes en distintos momentos están, en su mayoría, relacionadas unas con otras por una relación del tipo antepasado/descendiente. Las células que están ahora en nuestro corazón descienden en su mayoría de otras células que había en nuestro cuerpo en un momento anterior. (Naturalmente, esto no quiere decir que las células trasplantadas desde otro organismo no puedan *llegar a ser* parte de nuestro cuerpo.) Y por último, debido a la drástica diferencia entre *crecimiento* y *reproducción*, el tiempo de vida de un organismo tiene un principio y un fin razonablemente precisos (Dawkins, 1982a). Tomadas en conjunto, estas consideraciones nos permiten enfrentarnos a un conjunto de partes y decir si pertenecen a un mismo organismo que permanece temporalmente.

Ahora hemos de aplicar estas ideas a la cuestión de si las especies son individuos. Los defensores de esta idea sostienen que su postura es una interpretación natural del ampliamente utilizado *concepto de especie biológica*, de Ernst Mayr. Mayr (1963) sostiene que una especie es un grupo de poblaciones que real o potencialmente se cruzan entre sí y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones. Posteriormente, Mayr ha prescindido del término «potencialmente» (p. ej., Mayr y Ashlock, 1991); ésta es la versión del concepto de especie biológica que la tesis de la individualidad ha adoptado. Los organismos pertenecientes a una especie se reproducen entre sí, pero raramente —si es que alguna vez lo hacen— se reproducen con organismos ajenos (Hull, 1978; Ghiselin, 1987).

Para averiguar si las especies son individuos, considero que lo mejor es proceder en dos pasos. Inicialmente, voy a considerar la idea de que una *población reproductora* es un individuo. Después

consideraré si una especie puede y debe pensarse como una población reproductora.

Utilizaré la expresión «población reproductora» para referirme a un conjunto de demos locales ligados entre sí por vínculos reproductivos, pero no ligados de ese modo a demos externos al conjunto. Por ejemplo, la manada de ciervos que vive en un valle determinado constituye un mismo demo. Dentro de la manada hay reproducción. Además, esta manada está ligada reproductivamente a otras manadas debido a la entrada y salida de organismos individuales. Una población reproductora constituye así un *acervo de genes* cuyas partes se integran por medio de interacciones reproductivas.

Los distintos criterios de individualidad señalados antes para los organismos son también aplicables a las poblaciones reproductoras. La causalidad, y no la semejanza, es la clave de la unidad. Una población reproductora nace cuando se escinde de una población parental, del mismo modo que una hidra hija nace cuando se escinde de Mami. Una nueva población se forma cuando progenitores y descendientes quedan aislados unos de otros. Aislamiento no significa que tenga que haber un espacio entre ellos, sino que el flujo genético resulte impedido. Lo que hace que progenitores y descendientes sean dos individuos en vez de uno solo es que sean, de hecho, causalmente independientes los unos de los otros. En el caso de los organismos, hay una frontera fisiológica entre el yo y los otros; en el caso de las poblaciones reproductoras, hay una frontera reproductiva.

¿Cuándo deja de existir una población reproductora? Si ninguno de los miembros consigue reproducirse y finalmente muere, ello es suficiente para que el todo abandone la escena. Pero supongamos que la unidad reproductora se mantiene, aunque cambien sus características. En tal caso, la población reproductora sigue existiendo, lo mismo que ocurre con los organismos. El Fred adulto tiene rasgos diferentes del Fred de cinco años, pero ambos son dos estadios del mismo individuo. Las poblaciones reproductoras persisten en el tiempo del mismo modo.

He señalado antes que un organismo puede dejar de existir aun cuando todas sus partes permanezcan vivas. Eso era lo que mostraba el ejemplo del trasplante de órganos. Lo mismo es aplicable a la población reproductora. Supongamos que las truchas de

Black Earth Creek se reproducen entre sí, pero no con las truchas de otros lugares de Wisconsin. Si cogemos las truchas de Black Earth Creek y las dispersamos hacia otros lugares, la población reproductora de Black Earth Creek habrá dejado de existir. Las poblaciones reproductoras son, a este respecto, igual que las naciones y los clubes: pueden dejar de existir como entidades distintas aun cuando los organismos que pertenecen a ellas sigan teniendo hijos.

Una diferencia aparente entre las poblaciones reproductoras y los organismos es que los organismos de una población reproductora son a menudo menos interdependientes funcionalmente de lo que lo son las células de un organismo. Las células de un tigre dependen unas de otras más de lo que dependen unas de otras las truchas de Black Earth Creek. Pero, con toda seguridad, esto no distingue a *todos* los organismos de *todas* las poblaciones reproductoras. Ya he mencionado que hay muchos organismos (p. ej., las plantas de hiedra) cuyas partes son funcionalmente menos interdependientes que las partes de un tigre. Por el contrario, hay algunas poblaciones reproductoras cuyos organismos componentes presentan un alto grado de interdependencia funcional. Los nidos de insectos sociales han recibido el nombre de *supraorganismos* precisamente por esta razón (Capítulo 4). El grado de individualidad de las poblaciones puede ser diferente, lo mismo que ocurre entre los organismos.

Vamos a considerar con más detalle lo que significa decir que hay interacción reproductiva dentro de una población reproductora. No significa que cada organismo se reproduzca de hecho con todos los demás en todo momento. Por ejemplo, en las especies biparentales, la unidad de interacción reproductiva en un momento determinado es una *pareja* de apareamiento. Supongamos que los organismos *A* y *B* se aparean al mismo tiempo que lo hacen *C* y *D*. ¿Por qué decimos que estos cuatro organismos pertenecen a la misma población reproductora? La respuesta es doble. Primero, el proceso de apareamiento es tal que *A pudo* haberse apareado con *C*, y *B pudo* haberlo hecho con *D*. Segundo, supongamos que los descendientes de la primera pareja se aparean con los de la segunda. En tal caso, los cuatro organismos iniciales forman parte de la misma población reproductora en virtud de lo que va a suceder después (Sober, 1984c; O'Hara, en prensa). Una población repro-

ductora no está integrada internamente en una escala temporal de *microsegundos*, sino en una escala temporal de *generaciones*.

¿Constituye esto una diferencia entre las partes de los organismos y las partes de las poblaciones reproductoras? No de un modo fundamental. Cuando decimos que las células de un organismo están integradas causalmente, eso no significa que cada célula esté afectando a todas las demás en todo momento. La integración funcional no tiene por qué ser *tan* completa. Lo importante es que exista el potencial para la interacción y que realmente tengan lugar interacciones en una escala temporal apropiada para el tipo de individuo que sea el organismo.

En biología de poblaciones, los organismos tienden a verse como átomos. Se destacan sus interacciones mutuas y se resta importancia a sus actividades internas. Cuando un biólogo de poblaciones dice que los organismos son individuos, no está negando que internamente sean heterogéneos. Desde el punto de vista de otra ciencia, puede tener sentido considerar a un organismo como una población de células en interacción. Por lo mismo, la idea de que las poblaciones reproductoras son individuos no implica que internamente estén desestructuradas. El que un conjunto se considere como un individuo o como varios dependerá de los aumentos que tenga la lente que estemos usando.

Tras haber defendido la idea de que las poblaciones reproductoras son individuos, paso ahora al problema de si las especies pueden considerarse como poblaciones reproductoras. No voy a intentar dar una respuesta plena a esta cuestión; más bien me propongo detallar algunos de los costes y beneficios que entraña. Tenemos que identificar de qué modo cambiaría la práctica de la biología si se adoptara este enfoque.

Lo primero y más claro de todo es que tendríamos que abandonar la idea de que existen especies asexuales. Los organismos asexuales que existen en un momento dado no componen una población reproductora. Pueden remontarse hasta un antepasado común que se parece a todos ellos, pero los organismos existentes en un determinado momento siguen sus propios caminos. Un linaje de organismos asexuales constituye una entidad histórica, pero no es un individuo biológico. Los defensores de la tesis de la individualidad han adoptado la idea de que no puede haber especies asexuales (Hull, 1978; Ghiselin, 1987).

Una segunda consecuencia es más controvertida. Supongamos que un río separa a algunos conejos de la población de sus progenitores y que las dos poblaciones permanecen igual, fenotípica y genéticamente, durante toda su existencia (que, imaginemos, es muy larga). La tesis de la individualidad afirma que estas poblaciones no pertenecen a la misma especie, puesto que nunca se reproducen, *de hecho*, entre sí. Esta conclusión es contraria a la práctica de la mayoría de los biólogos, que requiere que distintas especies manifiesten características distintivas.

¿Hasta dónde alcanza la importancia de este problema? Los defensores de la tesis de la individualidad podrían replicar que si las dos poblaciones permanecen separadas durante un tiempo suficientemente largo, sus rasgos *acabarán por* divergir. De ser así, la extraña consecuencia que acabamos de comentar no surgirá en la práctica. Alternativamente, los partidarios de esta tesis podrían responder mordiendo el anzuelo, al decir que se trata de una consecuencia sorprendente de su propuesta, la cual, de todos modos, debería ser aceptada, puesto que, por lo demás, está bien fundamentada teóricamente.

¿Con qué frecuencia surgen *de hecho* situaciones de este tipo en la naturaleza? Ehrlich y Raven (1969) señalan que muchas especies sexuales comúnmente reconocidas como tales tienen subpoblaciones entre las cuales no hay intercambio genético. Al evaluar esta afirmación, debemos tener cuidado con la elección de la escala temporal que vamos a usar. Como se ha dicho antes, el requisito de cruce reproductivo real no exige que éste se dé durante intervalos de tiempo muy breves. Tal vez Ehrlich y Raven estén en lo cierto con respecto a lo que sucede en un corto espacio de tiempo; en tal caso, su observación no supone una amenaza para la tesis de la individualidad. Esta tesis sólo entra en conflicto con la práctica que es estándar en este caso, es decir, cuando las subpoblaciones de una misma especie están aisladas reproductivamente *en la escala temporal apropiada.*

Ehrlich y Raven (1969) y Van Valen (1976) también señalan que hay muchas especies comúnmente reconocidas que forman de manera habitual híbridos interespecíficos en estado salvaje. Entre los ejemplos figuran algunas especies de robles de América del Norte y la *Drosophila* de Hawaii. ¿Está obligada la tesis de la individualidad a afirmar que estas aplicaciones del concepto de

especie deben ser rechazadas? Yo pienso que no. Consideremos dos poblaciones, cada una de ellas con sus propios fenotipos y genotipos distintivos, que viven en diferentes localizaciones. Supongamos que entre las dos hay una *zona híbrida* razonablemente bien definida; los organismos híbridos presentan características que los distinguen de sus progenitores. No veo dificultad alguna en decir que estamos ante dos poblaciones reproductoras. Resulta que se solapan, pero, de todas formas, cada una de ellas conserva su individualidad. La tesis de la individualidad podría concluir, entonces, que hay dos especies, y no una.

La idea de que individuos distintos pueden compartir partes no es del todo descabellada. Consideramos que los «gemelos siameses» son dos organismos, no uno solo. Y es un hecho familiar que dos naciones individuales puedan solaparse en sus áreas de control político. Tras la Segunda Guerra Mundial, Estados Unidos, Francia, Inglaterra y la Unión Soviética controlaron Berlín conjuntamente. Por un razonamiento paralelo, puede estar justificado distinguir dos poblaciones reproductoras a pesar de que exista una zona híbrida entre ellas. En tal caso, la existencia de zonas híbridas no constituye, *por sí misma*, una objeción a la tesis de la individualidad.

Otra consecuencia de la tesis de la individualidad es que la especiación anagenética queda proscrita. Un linaje que cambie sus características a lo largo del tiempo seguirá contando como una misma población reproductora, lo mismo que el Fred de cinco años y el Fred adulto son dos estadios en el ciclo de un mismo organismo. No está claro que este rechazo de la especiación anagenética suponga una diferencia tan grande para la práctica biológica, puesto que las pruebas relativas al pasado distante de un linaje nos llegan a menudo en forma de fósiles y, en general, no podemos decir si un fósil es un antepasado de una población actual o un pariente cercano. No está claro si el *Australopitecus* es nuestro ancestro o nuestro primo.

He detallado hasta aquí algunos de los cambios conceptuales que exige la tesis de la individualidad. La cuestión que ahora tenemos que abordar es si deben adoptarse tales cambios. ¿Constituyen esas implicaciones objeciones a la propuesta, o son sólo consecuencias sorprendentes a las que deberíamos acomodarnos? Esta pregunta nos lleva a examinar cuáles son las alternativas. Si

rechazamos el concepto de especie biológica, ¿qué otro concepto de especie podemos adoptar en su lugar?

El problema de las especies es una cuestión conceptual en la que hay tres consideraciones que están potencialmente reñidas. La solución propuesta debe ser evaluada por su *claridad*, por su *fundamento teórico* y por su *conservadurismo*. Es fácil inventar conceptos de especie que sean perfectamente claros, pero que se vengan abajo en los otros dos aspectos. Por ejemplo, si agrupamos a los organismos en función de su peso (la especie 1 incluye los organismos que pesan entre 0 y 1 libras; la especie 2, a los que pesan entre 1 y 2 libras, etc.), surgirán pocos problemas de demarcación. Pero, desde el punto de vista teórico, es absurdo agrupar a los organismos de este modo. Además, esta propuesta es totalmente ortogonal a la práctica biológica: constituye una estipulación arbitraria, no un refinamiento de lo que los biólogos están tratando de describir. (Véase Cuadro 1.1.)

También es posible que un concepto de especie obtenga buenas calificaciones en los dos primeros aspectos, pero suspenda en el tercero. Consideremos alguna característica de los organismos que sea tanto razonablemente clara en su aplicación como biológicamente importante. Por ejemplo, algunos organismos siempre se reproducen sexualmente, otros siempre lo hacen asexualmente, y otros, de las dos formas. Esta tricotomía nos permite dividir el mundo de la vida. Aunque esta división es al mismo tiempo (razonablemente) clara e importante, nadie propondría que sólo hay tres especies. La razón es que esta forma de agrupar y separar no tiene nada que ver con el uso que los biólogos han hecho del concepto de especie.

He apuntado varios aspectos en los que la tesis de que las especies son poblaciones reproductoras individuales supone cambios para la práctica. Aunque la propuesta es bastante conservadora, ciertamente no deja todas las cosas como estaban. También he sugerido que la propuesta es razonablemente clara y que se centra en consideraciones biológicas que tienen importancia teórica. Ahora debemos evaluar otras propuestas a la luz de las tres consideraciones mencionadas.

Como se ha dicho antes, Ehrlich y Raven (1969) y Van Valen (1976) defienden que algunas especies comúnmente reconocidas no quedan individualizadas por consideraciones de flujo genético.

Como alternativa a la propuesta de Mayr, Ehrlich y Raven sugieren que una especie se compone de organismos que son semejantes entre sí en virtud de un régimen de selección común. Y Van Valen (1976, pág. 235) propone un *concepto de especie ecológica*: «Una especie es un linaje... que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente de la de cualquier otro linaje de su rango y que evoluciona separadamente de todos los linajes externos a su rango.»

La principal dificultad que deben afrontar estas propuestas es que no está claro cuándo se enfrentan dos poblaciones «al mismo» régimen de selección o cuándo viven en «la misma» zona adaptativa. Los organismos de una misma especie viven en hábitats ligeramente distintos y se enfrentan a problemas adaptativos ligeramente diferentes. Si admitimos que una cierta diversidad en el hábitat es compatible con la pertenencia a una misma especie, ¿dónde trazamos la línea? Paralelamente, hay muchas especies estrechamente relacionadas que ocupan hábitats *similares*. La diferencia entre variedades subespecíficas, especies y taxones superiores requiere una clarificación.

Una objeción bastante diferente al concepto de especie de Mayr es la que plantean Sokal y Crovello (1970). Estos autores critican el concepto de Mayr por no ser operativo. Los biólogos generalmente basan sus juicios acerca de la pertenencia a una especie en las características fenotípicas de los organismos; muchas veces, los científicos no observan si los organismos que estudian se reproducen satisfactoriamente unos con otros. Esto resulta especialmente claro en el caso de los fósiles. Además, Sokal y Crovello sugieren que el concepto de aislamiento reproductivo entraña una «descripción sesgada», puesto que está cargado de teoría; rechazan, por tanto, la propuesta de Mayr y adoptan un *concepto fenético de especie*. Éste consiste en la idea de que las especies son grupos de organismos con un alto grado de semejanza general.

Una característica llamativa de esta propuesta es que la diferencia entre especies y taxones a niveles inferiores y superiores se deja sin aclarar. Los organismos de una variedad subespecífica son más semejantes entre sí de lo que lo son los organismos de una especie, y los organismos de un género serán menos semejantes entre sí que los de una misma especie. El concepto fenético

sostiene que no hay nada especial en las especies, en comparación con estas otras categorías. Por el contrario, el concepto de especie biológica mantiene que las especies poseen un estatuto único dentro de la jerarquía taxonómica. Los defensores del concepto de especie biológica pueden considerar que la diferencia entre géneros y familias es un problema de convención. Pero las especies son diferentes: poseen una realidad biológica única.

Cabe también plantear preguntas relativas al grado en que la propuesta fenética se aparta de la práctica biológica estándar. Los biólogos consideran comúnmente a los machos y hembras que procrean juntos como pertenecientes a la misma especie, con independencia de cuánto se asemejen fenotípicamente. Consideremos, por ejemplo, una especie sexual de lagartos y una especie asexual que descienda de la primera (Ereshefsky, 1992). La especie asexual se compone de hembras partenogenéticas. Tal vez, desde el punto de vista de la semejanza general, debiéramos agrupar juntas a las hembras sexuales y a las asexuales, tratando a ambas como distintas de los machos. Prácticamente ningún biólogo estaría dispuesto a hacerlo así.

Una cuestión más que debe plantearse en relación con el concepto fenético de especie tiene que ver con la idea misma de la semejanza general. Pero, dado que esta propuesta sobre el problema de las especies forma parte de una perspectiva de la sistemática mucho más amplia, voy a posponer su discusión hasta el apartado siguiente.

He mencionado sólo algunas de las alternativas propuestas al concepto de especie biológica, y tampoco las he explorado todas en detalle. Por esta razón, no puedo decir que haya alcanzado ninguna conclusión definitiva con respecto a qué concepto de especie adoptar. Solamente he pretendido apuntar algunas de las cuestiones filosóficas pertinentes.

Por supuesto, la idea de que debamos usar un único concepto de especie en todos los contextos biológicos no es algo que debamos asumir dogmáticamente. Tal vez sea correcta alguna forma de *pluralismo* (Mishler y Donoghue, 1982; Kitcher, 1984). No hay que confundir el pluralismo con el *convencionalismo*, según el cual nuestra decisión de qué concepto de especie adoptar para describir una determinada situación biológica es arbitraria. Los pluralistas mantienen que debemos usar el concepto de especie *X* en

ciertas situaciones, pero el concepto *Y* en otras. Lo que sugieren los convencionalistas es que el que usemos el concepto *X* o el concepto *Y* en una situación dada es arbitrario.

Para concluir, quiero volver al paralelismo entre el problema de la individuación de los organismos y el de la individuación de las especies. En nuestra discusión sobre las hidras, los álamos, los tigres y los trasplantes de órganos he descrito varios principios que parecen regir nuestra forma de usar el concepto de organismo con una duración temporal. No pretendo haber proporcionado un tratamiento completo y adecuado de este problema; la identidad a lo largo del tiempo es un problema filosófico complejo, y yo tan sólo he rozado su superficie. No obstante, merece la pena recordar que nos parece bastante razonable utilizar el concepto de organismo, aun cuando los filósofos todavía no hayan proporcionado una teoría completa y adecuada sobre la lógica de ese concepto.

Muchos biólogos manifiestan una actitud bastante distinta respecto al concepto de especie. La teoría relativa a cómo usar este concepto resulta bastante indecisa. Lo que yo pretendo plantear es si esto debe llevarnos a vacilar en el uso del concepto de especie. ¿Por qué había de esperar nuestro discurso sobre las especies hasta que tengamos adecuadamente solucionado el problema de las especies, cuando nuestro discurso sobre los organismos no ha tenido que esperar una solución adecuada para el problema de los organismos?

¿Forma parte de la respuesta el que nosotros mismos seamos organismos y que el discurso sobre los organismos nos parezca, por tanto, bastante natural? Acaso el concepto de «organismo» forme parte del sentido común, mientras que el de «especie» sea un concepto de la teoría biológica y deba, por tanto, someterse a una norma superior. Una tercera posibilidad se relaciona con la frecuencia con que realmente surgen casos problemáticos en nuestra experiencia. Aunque nos puede producir confusión el saber si una colonia de álamos es un organismo o son varios, es raro que nos topemos con enigmas de este tipo. En la práctica, lo normal es que podamos aplicar el concepto de organismo sin dificultad, a pesar de que nuestra teoría sobre ese concepto aún no esté completamente desarrollada. Vale la pena ponderar hasta qué punto puede decirse lo mismo respecto al concepto de especie.

Aunque es importante considerar los paralelismos conceptuales entre especies y organismos, no quiero eludir una posible diferencia. Tiene que ver con la cuestión de la interdependencia funcional de las partes. Si la selección natural normalmente favorece características que son buenas para el organismo individual, pero raramente favorece características que sean buenas para el grupo (Capítulo 4), no es ninguna casualidad que nos cueste más decidir la individuación de las especies que la de los organismos. La selección natural ha hecho muchas veces de los organismos objetos funcionalmente integrados, cuyas partes interactúan de forma que benefician al conjunto. No sería sorprendente que una selección puramente organísmica produjese a menudo poblaciones que mostrasen un grado de individualidad mucho menor. La evolución puede ser responsable del hecho de que la frontera entre el yo y lo otro suela ser clara en el caso de los organismos, pero resulte más oscura cuando consideramos las especies. Si la teoría de Darwin tiene el mérito de haber resuelto el problema del origen de las especies, entonces el proceso que dicha teoría describe puede ser el culpable de haber dado lugar a la dificultad conceptual que denominamos *problema de las especies*.

6.3. Tres filosofías sistemáticas

Supongamos que tenemos ante nosotros un conjunto de especies bien definidas. ¿Como hemos de organizarlas en una clasificación? En la práctica, este problema exige la formulación de principios que digan cómo organizar las especies *jerárquicamente*. Las clasificaciones no jerárquicas no son imposibles. De hecho, fueron defendidas por algunos biólogos predarwinianos (véase, por ejemplo, la clasificación quinaria de William MacLeay, discutida en Ospovat, 1981); fuera de la biología, un ejemplo vivo y válido es la tabla *periódica* de los elementos. Sin embargo, llama la atención que, a pesar de las disputas de fundamento tan en boga dentro de la sistemática, el supuesto de la jerarquía no sea controvertido en absoluto.

¿Qué es una clasificación jerárquica? Una determinada especie es miembro de varios taxones superiores. Por ejemplo, el *Homo sapiens* pertenece a *Mammalia*, a *Vertebrata* y a *Animalia*.

Cada uno de estos grupos contiene propiamente al inmediatamente anterior. Otras especies —por ejemplo, el lagópodo escandinavo *Lagopus lagopus*— pertenecen a *Aves*, a *Vertebrata* y a *Animalia*; y éstas también mantienen relaciones parte/todo. Aunque *H. sapiens* y *L. lagopus* pertenecen a distintos taxones, también hay taxones que los incluyen a ambos. A medida que ascendemos en la jerarquía —de las especies a los géneros, familias, órdenes, y así hacia arriba— hay una cierta regla que siempre se cumple. Dos especies pueden pertenecer a distintos taxones de bajo nivel, pero si eventualmente ambas quedan subsumidas en algún taxón de nivel superior, permanerán ya unidas en todos los niveles superiores subsiguientes. Puesto que tanto el ser humano como el lagópodo escandinavo son vertebrados, cualquier taxón por encima de *Vertebrata*, o bien incluirá a ambos, o bien los excluirá a los dos.

En toda clasificación jerárquica sólo hay dos relaciones posibles entre un par de taxones: inclusión estricta y exclusión mutua. Por ejemplo, *Aves* y *Mammalia* son mutuamente excluyentes, pero cada uno de ellos está contenido dentro de *Vertebrata*. Lo que no está permitido en una organización jerárquica es que dos taxones puedan *solaparse parcialmente*.

¿Por qué debe ser jerárquica la clasificación biológica? Si la evolución es un proceso de ramificación, y si la clasificación debe reflejar estrictamente ese proceso de ramificación, ahí tenemos una respuesta. Pero ambos condicionales requieren una aclaración. La Figura 6.1 ilustra lo que significa *proceso de ramificación*. Un ancestro, *A*, da lugar a dos hijos, *B* y *C*. Estos dos objetos, a su vez, producen la descendencia indicada. De entre los descendientes, *D* tiene dos hijos, *G* tiene uno y el resto no tiene ninguno. Los objetos representados podrían ser especies o podrían ser organismos asexuales que se reproducen desprendiendo por brote la progenie.

En esta figura, los nodos representan los objetos cuya relación se muestra; las ramas representan la relación de engendrar. Esta interpretación difiere de otra que suele ser habitual en sistemática, según la cual las ramas son especies y los nodos acontecimientos de especiación. La razón por la que no me gusta la interpretación más habitual es que le exige a uno pensar que una especie madre deja de existir cuando produce hijas. Sin embargo, no hay necesi-

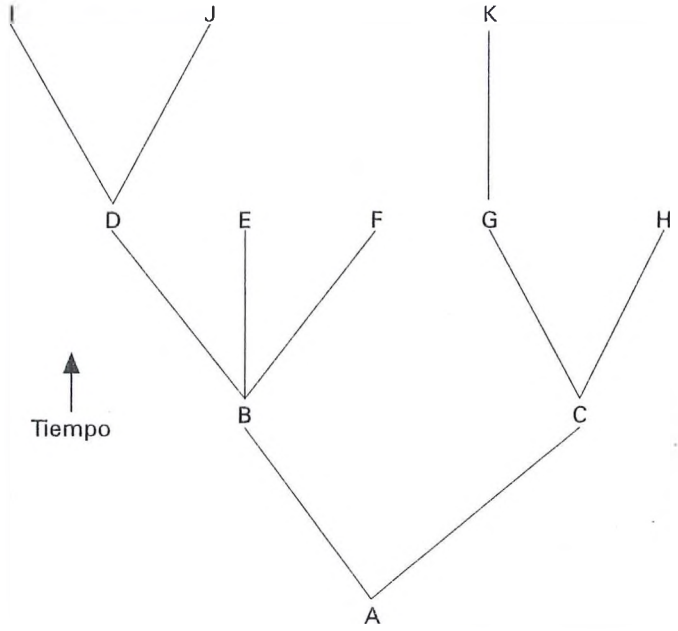


FIGURA 6.1. En un proceso de ramificación pura, los linajes se separan, pero nunca se juntan.

dad de suponer esto: lo mismo que un organismo puede continuar existiendo después de desprender por brote otro organismo-hijo, también una especie puede seguir existiendo después de desprender una especie-hija.

¿Qué es lo que define la idea de proceso de ramificación? Para cada uno de los objetos de la Figura 6.1, hay un solo camino de vuelta hacia la raíz del árbol. En otras palabras, cada objeto posee un único antepasado inmediato. A medida que avanzamos en el tiempo, las ramas se separan, pero nunca se juntan.

Esto no es así para objetos biológicos que formen una retícula, más que un conjunto de ramas (Figura 6.2). Los organismos sexuales poseen *dos* padres. Si dibuja usted su árbol genealógico, habrá más de una vía antepasado/descendiente desde usted hacia las generaciones anteriores. De modo similar, cuando la especiación tiene lugar por hibridación, el patrón resultante entraña tanto uniones como separaciones.

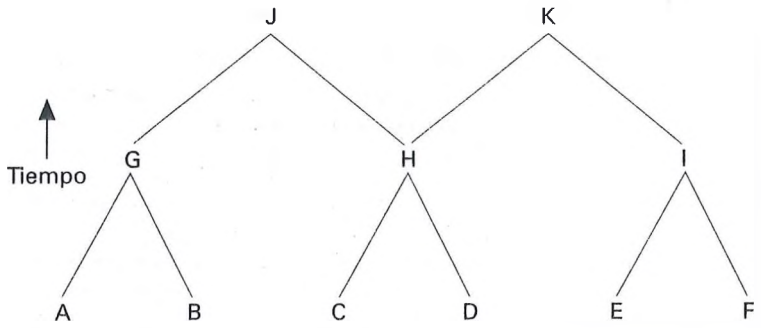


FIGURA 6.2. En un proceso reticulado puro, los linajes se juntan, pero nunca se separan.

¿De qué modo es relevante la diferencia entre *estructuras* ramificadas y reticulares para el problema de la *clasificación* jerárquica? Hay una forma sencilla de definir qué es lo que cuenta como unidad taxonómica, utilizando la idea de estructura de ramificación. Antes de verlo, debemos definir el concepto de *monofilia*:

> Un *grupo monofilético* es un grupo compuesto por un antepasado y toda su descendencia.

Este concepto puede aplicarse a la estructura ramificada de la Figura 6.1 a través de lo que yo denomino *el método del corte*. Tracemos un corte en una rama cualquiera. Los nodos inmediatamente por encima de él componen un grupo monofilético: *B, D, E, F, I* y *J* componen un grupo monofilético, lo mismo que *D, I* y *J*.

Un hecho importante acerca de la monofilia es que el complemento de un grupo monofilético no es, él mismo, un grupo monofilético; si «sustraemos» *D, I* y *J* de los taxones indicados, las especies restantes no constituyen un grupo formado por un antepasado y *toda* su descendencia. Otra consecuencia del concepto es que los grupos monofiléticos en una estructura ramificada pueden mantener entre sí una u otra de dos relaciones, pero no una tercera. O bien son mutuamente excluyentes, o bien uno está contenido en el otro; no pueden solaparse parcialmente. En pocas palabras, *el conjunto de todos los grupos monofiléticos definidos en una estructura ramificada constituye una clasificación jerárquica.*

CUADRO 6.1. *La monofilia y el problema de las especies*

Si el criterio de realidad taxonómica es la monofilia, ¿puede usarse esta idea cladística para saldar el problema de las especies? Tal vez las especies, lo mismo que los taxones supraespecíficos, deban ser monofiléticas.

El problema de esta propuesta surge del hecho de que las especies son a veces antepasados de otras especies. Las especies ancestrales *pertenecen* a grupos monofiléticos, pero ellas mismas no pueden *ser* grupos monofiléticos. El método del corte no puede aislar una especie ancestral de las otras especies de un árbol. Aunque el requisito de monofilia claramente tiene sentido con respecto a los taxones supraespecíficos, no es un requisito apropiado en el caso del concepto de especie. Esta consideración va en contra del *concepto filogenético de especie* (Mishler y Donoghue, 1982).

El método del corte también define los grupos monofiléticos dentro de una estructura reticular como la representada en la Figura 6.2. Sin embargo, en este caso, los grupos pueden solaparse parcialmente. El método del corte propone que *G* y *J* componen un grupo monofilético, pero también *H* y *J* forman otro. El requisito de monofilia no genera una clasificación jerárquica en tales casos.

Esto no significa que no pueda haber clasificaciones jerárquicas para aquellas especies que llegan a existir por hibridación. Lo que quiere decir es que el requisito de monofilia no es *suficiente* para generar tal tipo de clasificación. Se necesita algún otro principio organizador.

Acabo de describir una condición de suficiencia para que una clasificación sea jerárquica. Si los objetos considerados forman una estructura ramificada y si los taxones tienen que ser monofiléticos, entonces la clasificación será jerárquica. Ésta es la filosofía taxonómica cladística, que tiene su origen en el trabajo de Willi Hennig (1965, 1966). Ahora me propongo explicar las otras dos filosofías taxonómicas que han sido tomadas en serio por parte de los biólogos. Éstas también consideran la clasificación jerárquica como el objetivo de la sistemática, pero intentan fundamentar la jerarquía en conceptualizaciones bastante diferentes.

El feneticismo define los taxones por la *semejanza general* entre sus miembros. Los organismos se agrupan en especies siguiendo un criterio de parecido, las especies se agrupan en géneros por el

mismo proceso, etc. El enfoque «de abajo hacia arriba» del feneticismo con respecto a los agrupamientos por semejanza garantiza que la clasificación resultante sea jerárquica.

Antes de considerar la adecuación de la fenética, cosa que haré en el apartado siguiente, es preciso que veamos de qué modo pueden entrar en conflicto los principios fenéticos y los cladísticos. La semejanza general no siempre refleja relaciones de monofilia.

Hay dos circunstancias en las que estos conceptos pueden entrar en desacuerdo; se ilustran en la Figura 6.3. En el patrón (a), las aves divergieron de sus ancestros, mientras que los cocodrilos y los lagartos fueron más conservadores, manteniendo muchas de las características de su antepasado común. El resultado es que los lagartos y los cocodrilos son más semejantes entre sí que cualquiera de ellos con respecto a las aves. No obstante, cocodrilos y aves tienen un antepasado común que no es ancestro de los lagartos. El agrupamiento fenético sería (Lagartos, Cocodrilos) Aves; el agrupamiento cladístico sería (Cocodrilos, Aves) Lagartos. El método del corte reúne Cocodrilos + Aves, no Lagartos + Cocodrilos, como grupo monofilético.

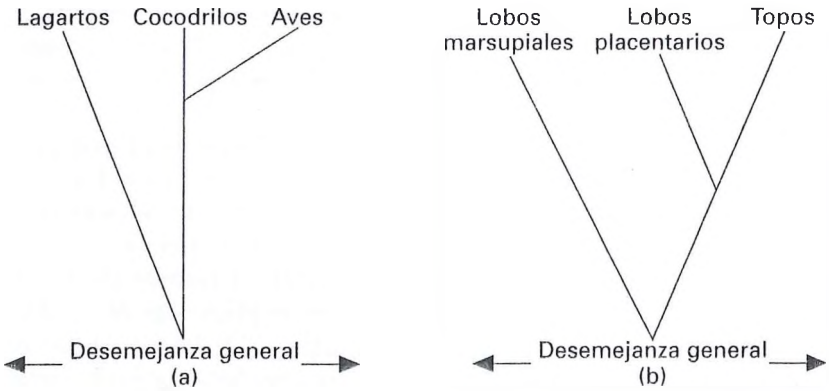


FIGURA 6.3. (a) Aunque Aves y Cocodrilos están *relacionados más estrechamente* entre sí de lo que lo está cada uno de ellos con Lagartos, Lagartos y Cocodrilos son *más semejantes* entre sí que cada uno de ellos con respecto a Aves. (b) Aunque Topos y Lobos placentarios están *relacionados más estrechamente* entre sí de lo que lo está cada uno de ellos con Lobos marsupiales, Lobos marsupiales y placentarios son *más semejantes* entre sí que cada uno de ellos con respecto a Topos.

En el patrón (b), los lobos placentarios y los lobos marsupiales desarrollaron cada uno independientemente un conjunto similar de novedades. En términos de su semejanza general, permanecen juntos. Pero en términos del grado de parentesco genealógico, son los lobos placentarios y los topos los que forman un grupo monofilético separado de los lobos marsupiales.

La Figura 6.4 es una abstracción a partir de los seis taxones utilizados como ejemplos en la Figura 6.3. Adviértase que la dimensión horizontal ya no representa la desemejanza general. Consideremos los tres taxones (*A*, *B* y *C*) que aparecen en (a). Su antepasado común más reciente se representa en la raíz de los dos árboles. El estado del carácter de este antepasado se indica por «0». En el patrón (a), los descendientes *A* y *B* mantienen la condición del antepasado, en tanto que *C* ha desarrollado una característica nueva (indicada por «1»). El agrupamiento monofilético es *A*(*BC*), aunque no se refleje en la semejanza general de los tres taxones. En el patrón (b), *D* y *E* han desarrollado independientemente la misma condición nueva, mientras que *F* ha conservado el estado del antepasado. De nuevo, la semejanza general es una guía engañosa para la consanguinidad de la descendencia.

Merece la pena mencionar otra manera de caracterizar la diferencia entre los patrones (a) y (b). Cuando dos especies comparten

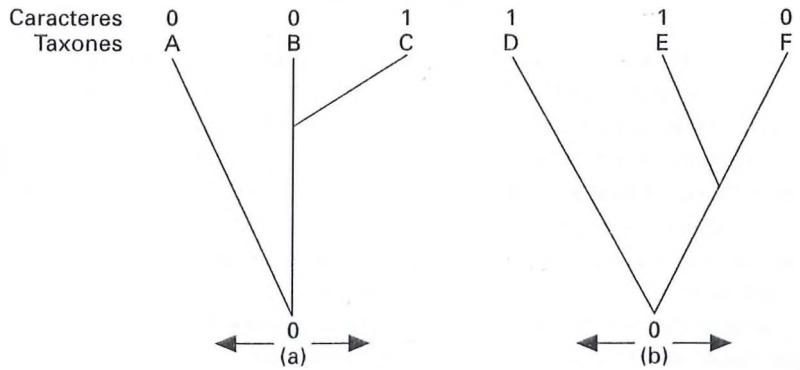


FIGURA 6.4. Dos contextos en los que la semejanza general puede no lograr reflejar la relación genealógica. En (a), *A* y *B* conservan caracteres ancestrales (0), mientras que *C* desarrolla un conjunto de novedades evolutivas (1). En (b), *D* y *E* desarrollan independientemente el mismo conjunto de novedades evolutivas (1), mientras que *F* conserva la condición ancestral (0).

una característica porque la han heredado sin modificación de un antepasado común, se dice que esa semejanza es una *homología*. Por el contrario, cuando dos especies manifiestan una misma característica, pero esa característica ha evolucionado independientemente en los linajes conducentes a la una y a la otra, se dice que la semejanza es una *homoplasia*.

Esta distinción es aplicable a la Figura 6.4 del siguiente modo. El parecido entre *A* y *B* en (a) podría muy bien ser una *homología*. La Figura 6.4(a) no dice que tenga que serlo; después de todo, es posible que en los linajes que llevan desde el antepasado hasta *A* y hasta *B* el rasgo haya saltado de 0 a 1 y haya vuelto atrás de nuevo. Pero el patrón (a) es bastante consistente con la hipótesis de que la semejanza de *A* y *B* sea una homología. No puede decirse lo mismo con respecto al patrón (b) de la Figura 6.4. Si *D* y *E* poseen el estado 1 y su antepasado común más reciente estaba en el estado 0, entonces el nuevo rasgo tiene que haberse originado dos veces. La semejanza de *D* y *E* no puede ser una homología, sino que tiene que ser una homoplasia.

A los feneticistas les tiene sin cuidado esta distinción. Basándose solamente en la semejanza general, clasifican juntos *A* y *B* y separados de *C* por la misma razón por la que clasifican juntos *D* y *E* y ambos aparte de *F*. Se guían por la semejanza general; que esa semejanza refleje homologías u homoplasias es algo que carece de interés para ellos.

Esto me lleva a la tercera filosofía taxonómica, la cual, conceptualmente, es una especie de compromiso entre la cladística y la fenética. Se trata del enfoque denominado *taxonomía evolucionista*. Los taxónomos evolucionistas permiten que la semejanza se imponga sobre la genealogía *algunas veces, pero no siempre*. Colocan a lagartos y cocodrilos juntos, y aparte de las aves. Pero se niegan a reunir a lobos marsupiales y lobos placentarios aparte de los topos. Las adaptaciones que comparten lagartos y cocodrilos son homólogas, y es por eso por lo que los taxónomos evolucionistas los ponen juntos, separándolos de las aves (que evolucionaron a un nuevo nicho adaptativo). Por el contrario, las semejanzas adaptativas de los lobos marsupiales y placentarios no son homologías; en este caso, se clasifica atendiendo a la genealogía, no a la semejanza.

Así pues, tanto cladistas y feneticistas como taxónomos evolucionistas opinan que la clasificación ha de ser jerárquica. No obs-

tante, las razones que tienen para exigir ese requisito son bastante distintas. Los cladistas defienden la jerarquía en un intento de que la clasificación refleje exactamente el proceso de ramificación evolutivo. Los feneticistas buscan clasificaciones jerárquicas porque es así como quieren describir las relaciones de semejanza que han quedado establecidas. Y los taxónomos evolucionistas quieren una clasificación jerárquica porque ésa es la estructura que mejor representa su combinación favorita de estructura de ramificación y semejanza adaptativa.

Estas diferencias de filosofía establecen una diferencia real en los taxones que cada una de las escuelas reconoce como biológicamente reales. Como ya hemos señalado, los cladistas rechazan *Reptilia*, en tanto que feneticistas y taxónomos evolucionistas lo consideran genuino. Los cladistas rechazan también *Invertebrata*, *Acrania, Pisces* y algunos otros taxones tradicionales. Es un error pensar que los sistemáticos, a lo largo de los tiempos, hayan identificado siempre el mismo patrón básico en el orden natural: el énfasis cladístico en el patrón de ramificación constituye una auténtica revolución.

Mi presentación de estas tres filosofías taxonómicas ha dejado la taxonomía evolucionista para el final, puesto que entraña un compromiso conceptual entre la cladística y la fenética. Sin embargo, este orden lógico no se corresponde con el orden histórico en que se han desarrollado las tres posiciones. La taxonomía evolucionista es la condición ancestral: es el más antiguo de los tres puntos de vista, un vástago de la Síntesis Moderna. Está ejemplificada en el trabajo de Mayr (1942) y de Simpson (1961). Los feneticistas se rebelaron contra la ortodoxia reinante en los años 60. Uno de los documentos centrales del feneticismo es la obra de Sneath y Sokal (1973). Los feneticistas defendieron que los contextos evolutivos de la adaptación sobre los cuales basaban sus clasificaciones los taxónomos evolucionistas no estaban suficientemente apoyados en pruebas empíricas. Los feneticistas intentaron hacer explícitos sus métodos, para que los ordenadores pudieran generar clasificaciones a partir de los datos sobre semejanzas y diferencias. Al empujar a la propia metodología más allá de su ámbito, resultaba ya imposible apelar a la «intuición», que, para los feneticistas, era un truco para defender una ortodoxia mal concebida. Ellos querían desterrar la teoría de la evolución del

proyecto de la sistemática porque pensaban que, al introducir teoría en la sistemática, lo único que se estaba haciendo era despojar a la ciencia de su objetividad (Hull, 1970).

El cladismo surgió como un revulsivo tanto en contra del feneticismo como de la vieja escuela de la taxonomía evolucionista. Esta rebelión adquirió su consistencia (al menos, en Estados Unidos) durante los años 70, tras la amplia difusión de la traducción inglesa, en 1966, del libro de Hennig (1950). Los cladistas compartían con los feneticistas la insatisfacción por lo que consideraban subjetividad de la taxonomía evolucionista. Sin embargo, su objetivo no fue desembarazarse de la teoría evolucionista *in toto*, sino considerar el patrón de ramificación de la evolución como el fundamento verdadero sobre el que debía construirse la sistemática.

6.4. Coherencia interna

En muchas situaciones en que hay que elegir una teoría científica, las teorías competidoras pretenden caracterizar (en líneas generales) la misma clase de fenómenos. Uno evalúa entonces las teorías examinando cuál de ellas hace mejor el trabajo. Por el contrario, cuando dos teorías se dirigen a problemas diferentes, no hay ninguna necesidad de elegir entre ellas. Sería absurdo, en definitiva, preguntarse si es preferible la economía keynesiana o la tectónica de placas. Estas teorías tienen objetivos distintos, así que, ¿por qué pensar que compiten entre sí?

Una peculiaridad de la disputa clasificatoria descrita en el apartado anterior es que las distintas filosofías sistemáticas tienen diferentes objetivos. Podríamos pasar por encima de esas diferencias afirmando que el objetivo es, en todos los casos, formular «la clasificación natural» o «sistematizar la diversidad de la vida». Pero, de hecho, la cladística se centra exclusivamente en el patrón de ramificación; la fenética, en la semejanza general, y la taxonomía evolucionista, en una combinación de patrón de ramificación y semejanza adaptativa. ¿Cómo resolver, pues, la disputa entre estas tres escuelas, si es que, de hecho, tienen objetivos fundamentales diferentes?

Una respuesta posible pasa por considerar la elección de una filosofía sistemática como una cuestión de convención. Muchos

científicos ajenos a la sistemática parecen tener esta actitud. Consideran las clasificaciones como formas más o menos arbitrarias de catalogar la diversidad de la vida. Lo mismo que es la conveniencia, y no la verdad, lo que determina la colocación de los libros de una biblioteca, también es posible que no exista una base factual para decir que una clasificación es verdadera y otra falsa.

Pero, antes de que podamos adoptar esta perspectiva convencionalista, hay una cuestión que debemos investigar: tenemos que ver si todos los enfoques son *internamente coherentes*. Solamente si lo son podría resultar el convencionalismo una posición viable.

Muchas de las defensas del feneticismo adoptan una actitud empírica muy estrecha ante la ciencia. Se afirma que una clasificación verdaderamente «objetiva» debe estar basada en la observación «pura» o «directa», no teñida por influencias de la teoría, especialmente de la teoría de la evolución. Hull (1970) defiende persuasivamente que una neutralidad de esta clase con respecto a la teoría no sólo no es deseable, sino, además, imposible de conseguir. Cuando un biólogo afirma que dos organismos muestran «la misma» característica, tal aseveración va más allá de los datos brutos de la experiencia, pues cualquier par de organismos muestra miles de semejanzas y miles de diferencias. La clasificación supone inevitablemente un etiquetado selectivo de algunas de las semejanzas, denominándolas «caracteres». Los datos observacionales están influidos por las consideraciones teóricas relativas a lo que cuenta como saliente.

Los feneticistas han defendido también que es imposible determinar las relaciones genealógicas, y que, por tanto, las clasificaciones no pueden basarse en información evolutiva fiable. Si realmente la evolución fuera incognoscible, ello eliminaría la sistemática cladística y la evolucionista. De hecho, como veremos en los dos apartados siguientes, hay una auténtica controversia dentro de la teoría de la evolución acerca de cómo deben inferirse las relaciones filogenéticas. De todas maneras, es exagerado afirmar que la genealogía sea incognoscible. Es verdad que nunca puede ser conocida *con certeza*. Y también es verdad que hay taxones cuyas relaciones filogenéticas son controvertidas. Pero existen muchos taxones acerca de cuyo patrón de ramificación

están de acuerdo prácticamente todos los biólogos. El feneticismo no puede ganar por defecto, pretendiendo que es el único juego en la ciudad.

Un tercer argumento que los feneticistas han desarrollado para apoyar su filosofía sostiene que clasificar en virtud de la semejanza general da lugar a una «clasificación de propósito general». Admiten que la taxonomía cladística y la evolucionista pueden ser útiles en determinados contextos evolutivos, pero insisten en que la clasificación puede y debe aspirar a una utilidad más general.

Es evidente que valorar los méritos de una clasificación después de haber descrito un propósito lo suficientemente específico es algo que tiene sentido. Pero hablar de una «clasificación de propósito general» es estar diciendo algo sobre los méritos de una clasificación en relación con *todos los propósitos posibles*. No está claro en absoluto cómo entender este abigarrado conjunto de objetivos y cómo habrían de espigarse los méritos generales de una clasificación de entre los méritos y deméritos que posea con respecto a cada uno de los propósitos posibles. Para cortar madera, es mejor una sierra que un martillo; para clavar clavos, es mejor el martillo que la sierra. Pero ¿cómo comparar la sierra y el martillo en tanto que «herramientas de propósito general»? Mientras no se aclare más, la idea de una «clasificación de propósito general» debe descartarse por ininteligible.

Hasta aquí he identificado tres malos argumentos a favor del feneticismo. Una vez dejados a un lado, ¿qué puede decirse directamente acerca de esa filosofía? ¿Pueden sustituirse esos malos argumentos por defensas sólidas, o acaso hay algo equivocado en el núcleo mismo del enfoque feneticista?

Voy a sugerir que existe una diferencia fundamental entre la cladística y el feneticismo. La clasificación cladística intenta registrar *el conjunto de los grupos monofiléticos*. Descubrir cuáles son los grupos monofiléticos es una tarea que puede resultar difícil o fácil; pero el caso es que ahí fuera, en la naturaleza, sólo existe una única estructura de ramificación en la que encajan los taxones. El objetivo de la clasificación cladística es bastante inteligible. Que ese objetivo sea alcanzable es, por supuesto, otro asunto.

La cuestión que quiero plantear en relación con la fenética es la de si existe en la naturaleza un hecho determinado que permita

decidir cuánta semejanza general presentan realmente distintos pares de taxones. El objetivo de la clasificación fenética es registrar la semejanza general, pero, por lo pronto, ¿existe realmente tal cosa? Yo me inclino a dudar de que ésta sea una característica objetiva de la realidad.

Si yo enumero un conjunto de propiedades a considerar y establezco el esquema de valoración a seguir, podríamos calcular en qué medida son semejantes distintos pares de objetos. Si le digo a usted que considere sólo el sexo y el color del pelo y que a ambos les atribuya igual valor, entonces usted podrá afirmar que la morena Alice y la morena Betty son más semejantes entre sí que cualquiera de las dos con respecto al pelirrojo Carl. Lo que yo dudo es que exista una cosa como la semejanza general que una a los pares de individuos. La idea de semejanza *general* pretende dar cuenta de *todas* las propiedades que posee un individuo. Yo no tengo ni idea de qué es lo que se supone que sea esa totalidad. La semejanza general también requiere algún criterio para valorar los caracteres con respecto a esa totalidad; que tengan igual valor es uno de los criterios posibles, pero, ¿por qué preferir igual valor y no otro procedimiento?

Consideremos, por ejemplo, a los seres humanos, a los chimpancés y a las serpientes. Un morfólogo puede señalar numerosos rasgos comunes a humanos y chimpancés, pero que no poseen las serpientes. No obstante, para cada una de esas características, pueden describirse también otras que supongan un agrupamiento por semejanza bastante distinto. Es verdad que humanos y chimpancés son de sangre caliente y las serpientes no. Por otro lado, los humanos hablan un lenguaje, pero no así los chimpancés y las serpientes. Y los chimpancés están cubiertos de pelo, mientras que los humanos y las serpientes no lo están. Si cada descripción que formulemos está destinada a extraer una característica, entonces será difícil resistirse a la conclusión de que hay tantas características que unen a uno de estos pares como características que unen a cualquier otro.

Así pues, el primer problema del feneticismo es el de determinar qué es lo que constituye un carácter. Pero hay una segunda dificultad, ésta expresada por los propios feneticistas. Su admirable pasión por la precisión los ha llevado a describir un gran número de medidas de semejanza. Tal y como ellos mismos admiten, no existe

nada que podamos considerar como *la* semejanza general para caracterizar los datos que se poseen sobre distintos pares de objetos. Un conjunto de especies puede ser organizado en taxonomías diferentes, en función de la medida de semejanza que apliquemos a los datos disponibles (Johnson, 1970; Ridley, 1986).

Paso ahora a la defensa de la taxonomía evolucionista. Mayr (1981) sostiene que las clasificaciones evolucionistas son preferibles a las clasificaciones cladísticas porque las primeras son *más informativas* que las segundas. La razón en la que se apoya para afirmar esto es que las taxonomías evolucionistas reflejan al mismo tiempo el patrón de ramificación *y* la divergencia de caracteres, en tanto que las taxonomías cladísticas sólo reflejan el patrón de ramificación. El problema de este argumento es que mezcla el *input* y el *output*; confunde la información que se tiene en cuenta al construir una clasificación con lo que la clasificación entraña, una vez formulada (Eldredge y Cracraft, 1980; Ridley, 1986). Las clasificaciones más informativas *dicen más*. Pero lo que no está claro en absoluto es por qué el agrupar conjuntamente a cocodrilos y lagartos, separados de las aves, proporciona más información que juntar a cocodrilos y aves, y separarlos de los lagartos.

¿Qué significa comparar dos enunciados por su «poder de información»? El poder de información es relativo a la pregunta planteada. Por ejemplo, «Sam es alto» dice más sobre la altura de Sam que «Sam tiene el pelo oscuro», pero este último enunciado dice más sobre el color de su pelo que el primero. Ninguna de las dos oraciones es más informativa, en sentido absoluto. Lo que sospecho es que las clasificaciones cladísticas son más informativas cuando lo que se pretende es saber sobre la monofilia. Sin embargo, las clasificaciones fenéticas serán las más informativas cuando lo que se pretende es saber sobre la semejanza general. Y si lo que se busca es la información combinada que proporcionan las taxonomías evolucionistas, entonces serán éstas las que más ofrezcan.

Para terminar, el defecto fatal de la taxonomía evolucionista es no haber sido nunca capaz de formular un criterio no arbitrario de cuándo es más importante la homología que la cercanía en la ascendencia. Los cocodrilos y los lagartos comparten una serie de homologías que las aves no poseen, pero también es cierto que los cocodrilos y las aves presentan homologías que los diferencian de los lagartos. ¿Por qué son mucho más importantes las primeras

homologías, tanto como para que descartemos la clasificación atendiendo a la cercanía en la ascendencia? Si lagartos y cocodrilos fueran menos semejantes entre sí, y lo fueran más los cocodrilos y las aves, los taxónomos evolucionistas habrían promulgado una propuesta diferente. ¿Cuál es el punto, en esta escala móvil, en que la semejanza debe dejar paso a la relación genealógica? Este problema fundamental de la taxonomía evolucionista parece irresoluble.

6.5. Inferencia filogenética basada en la semejanza general

En los dos últimos apartados he descrito las tres escuelas sistemáticas y he opinado que dan respuestas diferentes a la siguiente pregunta: Si usted conociera el árbol filogenético de un conjunto de especies, ¿cómo utilizaría esa información para construir una clasificación? Los cladistas considerarían que esa información es suficiente para la clasificación; los taxónomos evolucionistas la considerarían como relevante, pero incompleta; y los feneticistas dirían que se trata de una información de carácter erróneo.

Así pues, las tres escuelas están en desacuerdo con respecto a la relación entre el patrón de ramificación filogenético y la clasificación. Pero hay, sin embargo, una cuestión previa que ha sido de la mayor importancia en el seno de la sistemática: ¿Cómo inferir cuál es el árbol filogenético para un conjunto de taxones? Existen dos posiciones básicas, con una serie de variantes cada una. Se trata del enfoque fenético y del enfoque cladístico para la inferencia filogenética. Discutiré ahora el primero y dejaré la cladística para el apartado siguiente.

¿Están los seres humanos y los chimpancés más relacionados entre sí que cada uno de ellos con los leones? O sea, ¿tienen los seres humanos y los chimpancés un antepasado que no sea antepasado de los leones? En caso afirmativo, humanos y chimpancés pertenecen a un grupo monofilético en el que no están incluidos los leones. ¿Cómo decidir si el proceso de ramificación evolutiva ha procedido de este modo? El enfoque fenético ante este problema genealógico consiste en recoger datos de las tres especies y calcular qué par de ellas es más semejante. Se juzgará que los seres

humanos y los chimpancés forman un grupo aparte de los leones si resultan ser más semejantes entre sí que cada uno de ellos con respecto a los leones.

Aunque el uso de la semejanza general para inferir relaciones filogenéticas puede tener un cierto atractivo *prima facie*, hay un problema que los defensores de este procedimiento deben afrontar. Las Figuras 6.3 y 6.4 representan dos situaciones evolutivas en las que la semejanza general fracasa al reflejar la genealogía. Cuando los taxones estudiados evolucionan por un proceso de ramificación según el patrón (a) o según el patrón (b), la inferencia filogenética basada en la semejanza general conducirá a una idea falsa de la genealogía. ¿Cómo podemos asegurarnos de que el patrón de semejanza entre los taxones estudiados no es equívoco en uno de estos dos sentidos? La cuestión no es si tenemos derecho a estar absolutamente seguros de la genealogía. Tengamos presente que la certeza absoluta es imposible en la ciencia. La cuestión es por qué habríamos de pensar que la semejanza general es una guía razonable para las relaciones filogenéticas. Sneath y Sokal (1973, pág. 321) ofrecen la siguiente respuesta:

> «Aquellos que utilicen ampliamente la semejanza fenética como prueba de proximidad de ascendencia cladística deben asumir al menos una cierta uniformidad en las tasas de evolución de los distintos clados. ...Subrayamos aquí tasas uniformes, más que tasas constantes de evolución. En la medida en que las tasas de evolución cambien por igual en líneas paralelas, deja de ser importante el que esas tasas sean constantes a lo largo de una época evolutiva. Podemos usar la analogía de agrupamientos múltiples de fuegos artificiales, agrupamientos más pequeños estallando desde dentro de otros mayores, una visión familiar para la mayoría de los lectores. Aunque los rayos pequeños del cohete no han «evolucionado» en absoluto hasta que estalla el cohete pequeño, las tasas de divergencia desde el centro de su cohete son idénticas, pero no constantes, puesto que eran cero durante el periodo del ascenso inicial del cohete.»

La Figura 6.5 ilustra la idea de Sneath y Sokal. Supongamos que este árbol representa la relación filogenética realmente existente entre *A, B* y *C*. He dividido la evolución de los tres taxones en dos periodos temporales. El primero va desde la raíz del árbol hasta el punto en que divergen las líneas que llevan a *A* y a *B*; el segundo se extiende desde ese punto de ramificación hasta el presente.

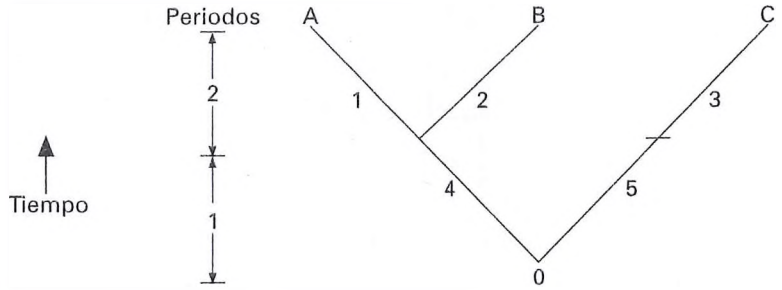


FIGURA 6.5. La evolución de un carácter se ajusta al supuesto de *tasas uniformes* si los linajes contemporáneos obedecen las mismas reglas de cambio.

Consideremos una sola característica que evolucione en este árbol; supongamos, por razones de simplicidad, que sólo puede darse en dos estados (0 y 1). Para cada una de las ramas representadas en la figura podemos definir dos *probabilidades transicionales*:

$e_i = P$(la i.ª rama acaba en el estado 1 / la i.ª rama comienza en el estado 0).

$r_i = P$(la i.ª rama acaba en el estado 0 / la i.ª rama comienza en el estado 1).

Las letras iniciales se han elegido como recordatorio de *evolución* y *regresión*.

¿Qué relaciones tienen que darse entre los distintos e_i y r_i para que sea probable que el método de la semejanza general recupere la verdadera genealogía? La respuesta de Sneath y Sokal es que las ramas 1, 2 y 3 deben caracterizarse aproximadamente por los mismos e_i y r_i, y que las ramas 4 y 5 también deben caracterizarse aproximadamente por las mismas probabilidades transicionales. Esto es lo que quieren decir con tasas *uniformes*: las reglas de evolución de la característica son las mismas para las ramas *pertenecientes al mismo periodo de tiempo*. La uniformidad no exige *constancia* (i. e., que las ramas de *periodos distintos* obedezcan a las mismas reglas de cambio).

Formulemos con más detalle el argumento de Sneath y Sokal. Como sólo hay tres taxones en el ejemplo considerado, hay ocho posibles distribuciones que podría presentar una determinada característica:

	A	*B*	*C*
1.	1	1	1
2.	1	1	0
3.	1	0	1
4.	0	1	1
5.	0	0	1
6.	0	1	0
7.	1	0	0
8.	0	0	0

Los patrones 1 y 8 son inútiles por lo que respecta al método de la semejanza general, puesto que no separan a dos de los taxones del tercero. Las características que se ajusten a los patrones 2 y 5 llevarían al método de la semejanza general a inferir correctamente que la genealogía verdadera es $(AB)C$. Los patrones 3 y 6 indican $(AC)B$, y los patrones 4 y 7 indican $A(BC)$. Adviértase que el método de la semejanza general inferirá correctamente que $(AB)C$ es la verdadera filogenia a partir de un conjunto de datos, sólo si el conjunto de datos contiene más características de los patrones 2 y 5 que características que se ajusten a los patrones 3 y 6.

Nos gustaría saber cuándo es racional utilizar el método de la semejanza general para inferir relaciones genealógicas. Para una mayor facilidad de exposición, llamaré al patrón 2 «110», al patrón 3, «101», etc. Suponiendo que $(AB)C$ sea la filogenia verdadera, podemos formular la propuesta de Sneath y Sokal en dos partes:

(1) Es racional usar el método de la semejanza general si y sólo si $P[110 \text{ o } 001/(AB)C] > P[101 \text{ o } 010/(AB)C]$, $P[011 \text{ o } 100/(AB)C]$.

(2) $P[110 \text{ o } 001/(AB)C] > P[101 \text{ o } 010/(AB)C]$, $P[011 \text{ o } 100/(AB)C]$ sólo si las tasas de evolución son aproximadamente uniformes.

La proposición (1) caracteriza la *condición de adecuación* que considero están imponiendo Sneath y Sokal. La proposición (2) afirma que es necesario que las tasas sean aproximadamente uniformes para que se cumpla la condición de adecuación. No me voy

a detener más en la proposición (2); dejo para el lector el averiguar si es verdadera.

Sneath y Sokal no formulan explícitamente una condición de adecuación. Pero no es implausible pensar que (1) está implícito en su argumentación. Supongamos que examinamos unos pocos caracteres sacados de los tres taxones que estamos considerando. Si la condición que se describe en (1) es verdadera para cada uno de esos caracteres, entonces *A* y *B* serán probablemente más semejantes entre sí que cualquiera de ellos con respecto a *C*. A medida que examinemos conjuntos de datos más y más amplios, la probabilidad de que *A* y *B* sean el par más semejante se aproximará a la unidad (por la Ley de los Grandes Números; véase Apartado 3.2).

La proposición (1) dice que es racional usar el método de la semejanza general exactamente cuando ese método *no sea engañoso a largo plazo*. Tenemos que evaluar el método de la inferencia en términos de esta propiedad asintótica. El argumento juzga que el método es racional cuando converja con la verdad, si el conjunto de datos se aumentara sin límite.

Una interesante cuestión filosófica es la de determinar si la convergencia (que los estadísticos denominan *consistencia*) es *necesaria* para que una regla de inferencia sea razonable (Sober, 1988). Pero no voy a considerar aquí este asunto, sino que me voy a centrar en descubrir si la convergencia *es suficiente* para justificar una regla de inferencia. Dicho de otra manera, supongamos que la semejanza general acabe convergiendo en la filogenia verdadera cuando se le suministran infinitos datos. ¿Basta eso para justificar la utilización de este método con los conjuntos de datos finitos con los que cuentan, de hecho, los sistemáticos?

Yo pienso que la respuesta es negativa. Existen otros métodos para inferir relaciones filogenéticas, aparte de la semejanza general. Uno de ellos, que discutiré en el siguiente apartado, es la parsimonia cladística. Estos dos métodos a menudo están en desacuerdo con respecto a cómo interpretar los conjuntos de datos *finitos* que los sistemáticos consideran en la vida real. El hecho de que la semejanza general acabe por convergir hacia la verdad llevándolo hasta el infinito deja sin respuesta la pregunta de si la parsimonia cladística es también capaz de hacerlo. Si el conjunto de datos fuera infinitamente grande, tal vez los dos métodos estu-

viesen de acuerdo. No obstante, esto no nos ayuda a decidir qué método utilizar cuando el conjunto de datos disponibles es finito y los métodos están en *des*acuerdo.

Esta situación no es hipotética. Dados tres taxones, la semejanza general tiende a la verdad con datos infinitos, si es que es correcto el supuesto de uniformidad; pero también la parsimonia cladística recupera la filogenia verdadera bajo tales circunstancias (Sober, 1988).

Por tanto, el hecho de que un método tienda a la verdad llevándolo al infinito no es suficiente para justificar su uso con conjuntos de datos finitos. Este punto es familiar en las argumentaciones estadísticas. Supongamos que queremos inferir la altura media de los individuos de una población en la cual la altura está distribuida normalmente. Muestreamos con reposición. Llevándolo al infinito, la *media* de la muestra debe coincidir con la media de la población. Pero también es cierto que, en el infinito, la *moda* de la muestra (la altura más frecuente) debe coincidir con la media de la población. Por tanto, con datos *infinitos*, usar la media y usar la moda nos llevará a la misma respuesta (verdadera). El problema es que, con datos *finitos*, usar la media puede llevar a una estimación diferente de la obtenida al usar la moda. El hecho de que un método converja a la larga no es suficiente para justificarlo.

El segundo problema de apelar a tasas uniformes lo mencionan Sneath y Sokal (1973, pág. 321): «Claramente, todos los datos disponibles indican que las tasas evolutivas en distintos clados no son uniformes. Las distintas líneas evolucionan con tasas distintas.» Si la racionalidad del uso de la semejanza general realmente *depende* de que las tasas sean aproximadamente uniformes, y si el supuesto de uniformidad de las tasas es falso, entonces es *ir*racional utilizar la semejanza general.

Aun cuando el supuesto de la uniformidad de las tasas no sea realista en general, puede haber casos especiales en los que tenga sentido. Por ejemplo, consideremos los caracteres moleculares que evolucionan por deriva al azar. La tasa de sustitución bajo la deriva está determinada por la tasa de mutación (no por el tamaño de la población). Si los distintos taxones de un clado tienen aproximadamente la misma tasa de mutación, la uniformidad de las tasas puede ser un supuesto razonable. De todos modos, es preciso subrayar que, incluso en este caso, la uniformidad sigue

sin ser suficiente. Aun cuando la semejanza general satisfaga el requisito de la convergencia, sigue estando la pregunta de si *otros métodos* (como la parsimonia cladística) también lo hacen.

Antes de pasar a considerar la parsimonia cladística, podemos traer dos conclusiones generales. La primera es que cualquier argumento sobre la racionalidad (o irracionalidad) de un método de inferencia filogenética debe incluir una condición de adecuación. Cuando la cuestión consiste en si es racional usar un método, debemos dejar claro qué queremos decir con «racional». En otro pasaje de este apartado he reconstruido la respuesta de Sneath y Sokal a esta pregunta bajo la forma de la proposición (1).

La segunda conclusión es que, una vez que se ha especificado una condición de adecuación, el que un método de inferencia satisfaga esa condición dependerá de hechos acerca del proceso evolutivo. La semejanza general puede llamarnos la atención como un indicio muy intuitivo de la proximidad de la ascendencia. Pero el atractivo de la intuición no es suficiente; una vez enunciado con claridad el argumento, se hace palpable la necesidad de hacer algún tipo de supuestos evolucionistas. La proposición (2) entra en escena en este punto.

Para comprender las cuestiones aquí planteadas es importante no confundir el problema de la inferencia filogenética con el problema de la clasificación (Felsenstein, 1984). Es concebible que alguien pueda usar métodos fenéticos para reconstruir los árboles filogenéticos y después utilizar métodos no fenéticos (p. ej., cladísticos) para construir una clasificación. La combinación contraria también es concebible, es decir, usar la parsimonia cladística para obtener un árbol y después utilizar métodos no cladísticos para la clasificación. De hecho, los taxónomos evolucionistas a menudo han defendido este segundo tipo de enfoque mixto (Mayr, 1981). Las filosofías de la sistemática tienen al menos dos partes, y ambas deben ser evaluadas por separado.

6.6. Parsimonia e inferencia filogenética

La idea de que el principio de parsimonia es relevante para el proyecto de la inferencia filogenética ha estado implícita en la

teorización evolucionista durante largo tiempo. Resulta defendible que el recurso a la parsimonia esté detrás de cualquier hipótesis sobre la homología; es más parsimonioso explicar (algunas) semejanzas entre especies postulando un ancestro común del cual se ha heredado el rasgo que postular dos orígenes independientes (Nelson y Platnick, 1981).

Consideremos el problema representado en la Figura 6.6. Tanto los petirrojos como los gorriones tienen alas. ¿Cómo podríamos explicar esa semejanza? Una posibilidad es postular un antepasado alado común del cual se haya heredado el rasgo. Esta hipótesis propone que la semejanza es una *homología*. Otra alternativa sería decir que el rasgo ha evolucionado dos veces: una en el linaje que lleva a los petirrojos y otra en el que conduce a los gorriones. Esta hipótesis trata la semejanza como una *homoplasia*. La primera hipótesis parece una explicación más parsimoniosa, puesto que postula menos acontecimientos para el origen.

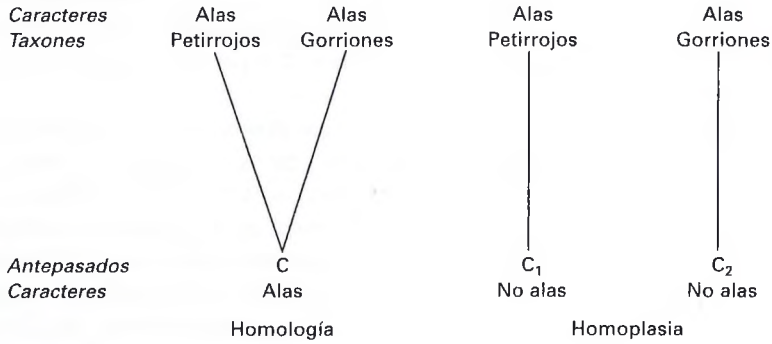


FIGURA 6.6. Dos explicaciones posibles de por qué tanto los petirrojos como los gorriones tienen alas. De acuerdo con la hipótesis de la *homología*, ambos han heredado el rasgo de un antepasado común. De acuerdo con la hipótesis de la *homoplasia*, el rasgo ha evolucionado independientemente en los dos linajes.

Este argumento de parsimonia parece tener su fundamento en la verosimilitud. Para ver por qué, consideremos un ejemplo no biológico. Dos estudiantes de un curso de filosofía presentan dos trabajos que son idénticos, palabra por palabra. Para explicar la semejanza, pueden considerarse dos hipótesis. La primera es una *explicación de causa común*; dice que los estudiantes copiaron de

un artículo que encontraron en el fichero de la residencia de estudiantes. La segunda es una *explicación de causas distintas*, según la cual los estudiantes hicieron el trabajo independientemente, con el resultado de que produjeron el mismo ensayo.

¿Cuál de estas dos explicaciones es más plausible? El Principio de Verosimilitud (Apartado 2.2) tiene una respuesta. ¿Cuál es la probabilidad de que los dos trabajos sean iguales si fuera verdadera la hipótesis de la causa común (*CC*)? ¿Cuál es la probabilidad de que sean iguales si la verdadera fuera la explicación de las causas distintas (*CD*)? Sean cuales resulten ser los valores exactos, parece claro que hay una diferencia drástica entre estas probabilidades: P(los ensayos coinciden/CC) $\gg P$(los ensayos coinciden/ CD). El Principio de Verosimilitud nos dice que los datos favorecen fuertemente la hipótesis de la causa común.

La hipótesis de la causa común postula una única causa. La hipótesis de las causas distintas postula dos procesos causales bastante distintos. La hipótesis de la causa común es más parsimoniosa porque postula menos procesos causales. En este ejemplo, el principio de parsimonia parece estar fundamentado en la verosimilitud.

A pesar de que las consideraciones sobre la parsimonia han estado implícitas desde hace mucho en las hipótesis evolucionistas sobre la homología, no se enunció de forma explícita un principio de parsimonia dirigido específicamente al problema de la inferencia filogenética hasta los años 60. El principio en cuestión recibió dos formulaciones bastante independientes. Primero fue el trabajo de Edwards y Cavalli-Sforza (1963, 1964), discípulos de R. A. Fisher, que enfocaron la inferencia filogenética como un problema estadístico. Ellos recomendaban la parsimonia como un principio de inferencia plausible *prima facie*, cuya justificación última consideraban como no inmediatamente evidente. Después, apareció el libro de Willi Hennig (1966) y sus elaboraciones posteriores a cargo de una generación de cladistas. Hennig no utilizaba el término «parsimonia», pero las ideas básicas que él desarrolló fueron ampliamente interpretadas en ese lenguaje.

Mientras que Edwards y Cavalli-Sforza fueron bastante comedidos respecto a la cuestión de si la parsimonia constituía una regla de inferencia razonable, y por qué, Hennig y sus seguidores formularon argumentos para mostrar cómo y por qué debía usarse

un principio de parsimonia en la inferencia filogenética. Describiré ahora la línea argumental básica de Hennig (1965, 1966); pueden encontrarse tratamientos más detallados en Eldredge y Cracraft (1980) y en Wiley (1981).

Un problema de inferencia filogenética adecuadamente formulado supone al menos tres taxones. Por ejemplo, la pregunta no es si los petirrojos y los gorriones están relacionados, sino averiguar si petirrojos (*P*) y gorriones (*G*) están relacionados más estrechamente entre sí que con los cocodrilos (*C*), pongamos por caso. Las tres hipótesis competidoras son (*GP*)*C*, *G*(*PC*) y (*GC*)*P*. Cada una de ellas implica que los dos taxones entre paréntesis pertenecen a un grupo monofilético que no incluye al tercero. Dos de estas hipótesis se ilustran en la Figura 6.7. Cada una de ellas asume que los tres taxones tienen un antepasado común si nos remontamos lo bastante atrás en el tiempo.

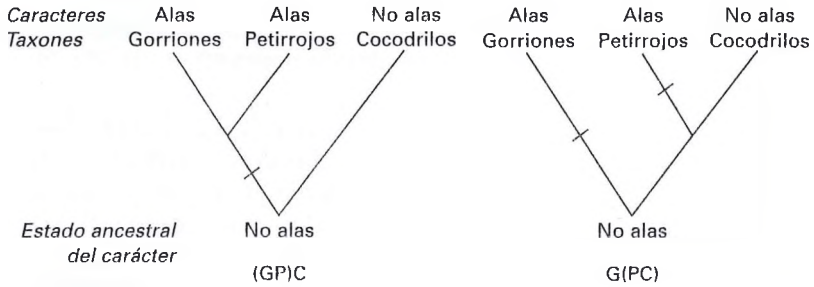


FIGURA 6.7. Los gorriones y los petirrojos tienen alas, mientras que los cocodrilos no las tienen. Si el no tener alas es la condición ancestral, entonces la hipótesis genealógica (GP)C requiere un solo cambio en el estado del carácter para explicar las observaciones, mientras que G(PC) requiere dos.

Consideremos de qué modo es relevante la distribución de una única característica para decidir qué hipótesis es la más plausible. Los gorriones y los petirrojos tienen alas; los cocodrilos, no. ¿Cuál es la explicación más parsimoniosa de este patrón? Supongamos, para los fines del argumento, que el antepasado más reciente común a los tres taxones carecía de alas. Esto es, supongamos que sabemos cómo *polarizar* la característica: no alado es la característica del antepasado (*plesiomórfica*) y alado es el estado de la característica derivada (*apomórfica*). Este supuesto se representa

en la Figura 6.7. Ahora podemos preguntarnos qué patrón de evolución de la característica habrá tenido lugar en el interior del árbol para que ese árbol produzca la distribución de la característica que observamos en sus extremos.

Para que el árbol *(GP)C* produzca la característica que vemos en los extremos, sólo es necesario que haya ocurrido un único cambio de estado de la característica. Un único cambio de «no alado» a «alado» en la rama de *(GP)C* sobre la que hemos trazado una raya es suficiente para generar el patrón que observamos en los extremos. Sin embargo, para que *G(PC)* genere lo que observamos, habrían tenido que ocurrir por lo menos dos cambios (cada uno de ellos está indicado por una raya). Como *(GP)C* requiere sólo un cambio, mientras que *G(PC)* requiere al menos dos, concluimos que *(GP)C* es la explicación más parsimoniosa de los datos. El principio de parsimonia lleva a la conclusión de que los datos favorecen *(GP)C* sobre *G(PC)*.

Confío en que la relación entre las Figuras 6.6 y 6.7 esté clara. *(GP)C* es la hipótesis más parsimoniosa, y es consistente con la idea de que el ala que comparten gorriones y petirrojos es una homología. *G(PC)* es la hipótesis menos parsimoniosa. Es *in*consistente con la hipótesis de la homología; si *G(PC)* fuera verdad, entonces la semejanza tendría que ser una homoplasia.

Hasta aquí parece que las consideraciones de la parsimonia y las de la semejanza general coinciden. *(GP)C* es la hipótesis más parsimoniosa en relación con la característica que hemos descrito; también es la hipótesis que resulta favorecida por las consideraciones en términos de semejanza general, en relación, por supuesto, con la característica considerada. Ahora vamos a ver cómo pueden entrar en conflicto la parsimonia y la semejanza general.

Examinemos la Figura 6.8. El problema es inferir el agrupamiento por pares respecto a lagartos, cocodrilos y gorriones, dada la distribución de la característica indicada. De nuevo, para determinar qué hipótesis es más parsimoniosa, es necesario un supuesto acerca de la polaridad de la característica. Suponiendo que el carácter no alado sea la condición del antepasado de estos tres taxones, podemos preguntarnos cuántos cambios han de ocurrir entre las raíces y los extremos para que cada uno de los árboles produzca la distribución observada de la característica. La respuesta es que *(LC)G* puede generar lo que observamos con un

solo cambio en el interior del árbol, *y lo mismo puede decirse con respecto a L(CG)*. Estos árboles son igualmente parsimoniosos; por consiguiente, el principio de parsimonia concluye que los datos no discriminan entre las dos hipótesis.

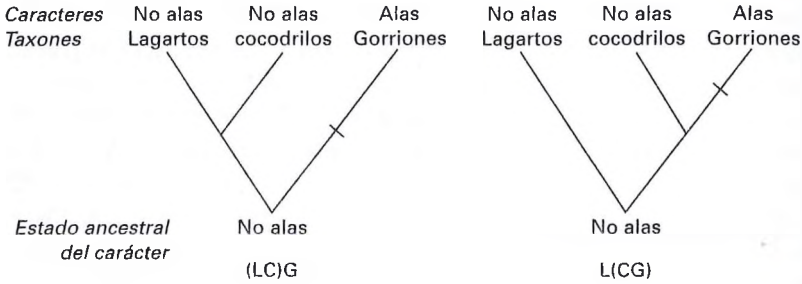


FIGURA 6.8. Los gorriones tienen alas, mientras que los lagartos y cocodrilos no las tienen. Si el no tener alas es la condición ancestral, entonces cada una de las hipótesis genealógicas (LC)G y L(CG) requiere un solo cambio en el estado del carácter para explicar las observaciones.

En la Figura 6.7, la semejanza que une a los gorriones y petirrojos es una *semejanza derivada* (una *sinapomorfía*). En la Figura 6.8, la semejanza que une a los lagartos y cocodrilos es una *semejanza ancestral* (una *simplesiomorfía*). Este par de ejemplos ilustra cómo difieren en significación estas dos clases de semejanza cuando se usa el principio de parsimonia para inferir relaciones filogenéticas. Las semejanzas derivadas cuentan como prueba de que existe relación porque establecen una diferencia en lo parsimoniosas que sean las hipótesis en competencia. Por el contrario, las semejanzas ancestrales muchas veces no consiguen ser prueba de que existe relación por el hecho de que muchas veces no logran establecer una diferencia entre la parsimonia relativa de las hipótesis en competencia. La parsimonia cladística es un método para hacer inferencias filogenéticas distinto de la semejanza general, ya que se niega a hacer valer como prueba *cualquier* semejanza.

Los cladistas, a diferencia de los feneticistas, sugieren que las semejanzas ancestrales y derivadas difieren en la importancia que tienen como pruebas. Pero ¿cómo saber cuándo una semejanza es

de un tipo o del otro? El procedimiento cladístico estándar para determinar la polaridad de la característica es *el método de comparación extragrupo.* Consideremos los taxones representados en la Figura 6.9. Lo que queremos inferir son las relaciones filogenéticas que se obtienen entre los taxones en el *intragrupo.* La característica que estamos considerando puede encontrarse en dos estados, 0 y 1. ¿Cómo se polarizaría esta característica? He asumido arbitrariamente que 0 = ancestral y 1 = derivada, pero ¿cómo podemos averiguar cuál es cuál, de hecho? El método de la comparación extragrupo nos obliga a encontrar un taxón que esté fuera del grupo de interés. Según este método la mejor estimación de la condición del antepasado es el estado de la característica en este extragrupo. Puesto que el extragrupo está en el estado 0, tenemos que inferir que 0 es la condición ancestral en el intragrupo. (Ésta es una interpretación simplificada del procedimiento; véase Maddison, Donoghue y Maddison, 1984, para una discusión más detallada.)

Existe una conexión intuitiva entre el método de la comparación extragrupo y la parsimonia. Si decimos que el antepasado *A* está en el estado 0, no se requiere ningún cambio en la línea que

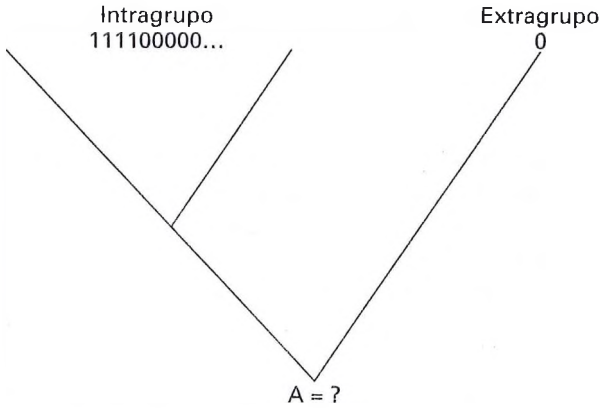


FIGURA 6.9. Para inferir la genealogía de los taxones en un grupo particular (el «intragrupo») usando el método de la parsimonia cladística, se deben *polarizar* los caracteres, es decir, inferir para cada carácter cuál de sus estados es ancestral y cuál es derivado. El *método de la comparación extragrupo* dice, a grandes rasgos, que se debe buscar un taxón fuera del grupo de interés y usar el estado del carácter en este «extragrupo» como la mejor estimación del estado del carácter en el ancestro.

CUADRO 6.2. *«Definición» de grupos monofiléticos*

El esencialismo afirma que un taxón puede definirse mediante la descripción de los rasgos que poseen todos sus miembros, y sólo ellos (Apartado 6.1). ¿No constituye una prueba a favor del esencialismo el que los taxones superiores se definan en términos de una serie de características? Los organismos pertenecientes a *Vertebrata* poseen espina dorsal; los pertenecientes a *Aves* tienen plumas. ¿No describen tales afirmaciones la esencia de los taxones mencionados?

No. Cuando un taxón es monofilético, incluye a *todos* los descendientes de alguna especie ancestral. Un descendiente de una especie perteneciente a *Vertebrata* tiene que ser un miembro de *Vertebrata*, tenga o no espina dorsal. Y un descendiente de una especie de aves será un ave aunque carezca de plumas, si es que «ave» es el nombre de un grupo monofilético. Al exigir que los taxones sean monofiléticos, la cladística tiene consecuencias antiesencialistas.

Las características no «definen» a los taxones biológicos (si es que una definición debe proporcionar condiciones necesarias y suficientes). Un trilátero se define como una figura plana y cerrada que tiene tres lados rectos. Si una cosa carece de alguna de las características definitorias, es que no es un trilátero. Las características *son indicios de* la existencia de un grupo monofilético. El hecho de que los gorriones y los petirrojos tengan alas, pero las serpientes no, es un indicio de que gorriones y petirrojos pertenecen a un grupo monofilético que no incluye a las serpientes. Además, las características *señalan el origen* de nuevos grupos monofiléticos. Cuando la evolución dio lugar a las primeras aves, las plumas fueron un rasgo nuevo.

lleva desde *A* hasta el extragrupo. Por el contrario, si decimos que *A* está en el estado 1, debe tener lugar un cambio en dicha rama. Pero, con independencia de cómo polaricemos la característica, tiene que producirse al menos un cambio de estado de la característica dentro del intragrupo. Por tanto, la hipótesis de que *A* está en el estado 0 es más parsimoniosa que la de que *A* se encuentra en el estado 1.

Hasta aquí he descrito algunos de los contenidos básicos de la parsimonia cladística, centrándome en lo que el método dice sobre la distribución de una única característica. Pero la inferencia filogenética se basa típicamente en conjuntos de datos que se refieren a un amplio número de características. Cuando la tarea es descubrir el mejor árbol para los tres taxones *A, B* y *C*, algunas de las características pueden ser sinapomorfías con el patrón 110; éstas

favorecerán $(AB)C$. Mientras que otras pueden mostrar el patrón 011; éstas serán más parsimoniosamente explicadas por la hipótesis $A(BC)$. La hipótesis más parsimoniosa en general será la que minimice el número de homoplasias necesarias para explicar *todos* los datos. Los cladistas asignan con frecuencia, aunque no siempre, igual «peso» a todas las características. Se supone que cada una de las homoplasias necesarias reduce la plausibilidad de la hipótesis en igual medida.

Desde su formulación original, la justificación del uso de la parsimonia cladística para inferir relaciones filogenéticas ha sido controvertida. Hennig (1966, págs. 121-122), citándose en parte a sí mismo, se adhería al siguiente «principio auxiliar»:

> «que la presencia de características apomórficas en distintas especies "es siempre una razón para sospechar la existencia de parentesco (i. e., que las especies pertenecen a un grupo monofilético), y que su origen por convergencia no debe asumirse *a priori*." ... Esto se basaba en el convencimiento de que "la sistemática filogenética perdería todo el apoyo sobre el que se asienta" si la presencia de características apomórficas en diferentes especies se considerara ante todo como convergencia (o paralelismo), requiriéndose en cada caso la prueba en contrario. Más bien la carga de la prueba debe recaer en la pretensión de que "en casos particulares, la posesión de características apomórficas comunes puede estar basada sólo en la convergencia (o paralelismo)"».

Las consideraciones de Hennig plantean dos preguntas. Incluso si la inferencia filogenética fuera imposible sin el supuesto de que las características derivadas compartidas sean prueba de que existe relación, ¿por qué demostraría eso que el supuesto es un supuesto razonable? Además, aun cuando diéramos por sentado que las características *derivadas* compartidas son prueba de la existencia de relación, ¿por qué habríamos de pensar también que las características *ancestrales* compartidas carecen de valor como pruebas?

Más recientemente, varios cladistas han tratado de justificar la parsimonia mediante el uso de las ideas de Popper sobre la falsabilidad (Gaffney, 1979; Eldredge y Cracraft, 1980; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Farris, 1983). Han defendido que una hipótesis genealógica resulta falsada cada vez que se ve obligada a afirmar que una característica ha evolucionado más de una vez. Llegan a la conclusión de que la hipótesis menos falsada es la que exige menos homoplasias.

Para valorar esta idea, tenemos que considerar el concepto de falsación. Según una lectura de ese concepto (la de Popper), «*O* hace falsa a *H*» significa que, si *O* es verdadera, *H* debe ser falsa. Una observación hace falsa una hipótesis en este sentido cuando se puede *deducir* que la hipótesis es falsa a partir de la verdad del enunciado de observación (Apartado 2.7). Está bastante claro que las distribuciones de características no están relacionadas con las hipótesis genealógicas de esta manera. Por tanto, la hipótesis *(AB)C* es lógicamente consistente con todas las posibles observaciones. La distribución 011 de la característica *no* hace falsa a *(AB)C*, en el sentido de la falsación de Popper.

Otra razón para rechazar esta lectura deductivista del significado de la falsación es que hasta el árbol más parsimonioso construido a partir de un determinado dato requiere, por lo general, algunas homoplasias. Requiere menos que sus competidores, pero eso no significa que no requiera ninguna en absoluto. Si un árbol fuera literalmente falsado por las homoplasias que requiere, entonces incluso el más parsimonioso de los árboles tendría que ser falso.

Está clara la necesidad de una lectura *no* deductiva de la falsación. Lo que realmente se está diciendo es que una hipótesis resulta *desconfirmada* (*i. e.*, su plausibilidad se reduce) cada vez que requiere una homoplasia. La más parsimoniosa de las hipótesis requiere, por lo general, *algunas* homoplasias. Tiene algunos puntos en contra, pero menos que los que tienen las hipótesis que compiten con ella.

Ahora debemos volver a las cuestiones planteadas en relación con Hennig: ¿por qué se reduce la plausibilidad de una hipótesis cada vez que ésta requiere una homoplasia? Y, ¿por qué es ésta la única propiedad de los datos que es relevante para evaluar hipótesis competidoras? Después de todo, un feneticista podría estar de acuerdo en que una distribución 110 de una característica favorece *(AB)C* más que *A(BC)*. La pregunta es por qué una distribución 001 no tiene el mismo valor como prueba.

Popper defendía que algo intrínseco al método científico es considerar la parsimonia como una virtud de las hipótesis científicas. Según él, el principio de parsimonia forma parte de la lógica de la ciencia; se trata de un principio de razonamiento bastante general cuya justificación es independiente de los problemas con-

cretos a los que se aplique. Los cladistas siguen a Popper cuando defienden que es parte del método científico el que las hipótesis *genealógicas* más parsimoniosas sean preferibles a sus competidoras menos parsimoniosas. En los escritos de los cladistas, una idea central acerca de la parsimonia es la de que *el uso de la parsimonia para inferir patrones genealógicos no requiere supuestos sustantivos sobre el proceso de la evolución* (véase, por ejemplo, Farris, 1983).

La perspectiva contraria ha sido defendida por Felsenstein. Este autor ha mantenido que, cuando la parsimonia se evalúa a la luz de varios criterios estadísticos, lo adecuado del método depende de supuestos específicos acerca del proceso de la evolución. Por ejemplo, Felsenstein (1978) muestra que la parsimonia llegará a convergir con la verdad en un plazo infinito en muchas situaciones evolutivas, pero no en todas. Y Felsenstein (1983) defiende que la hipótesis más parsimoniosa será aquella que tenga máxima verosimilitud en ciertas circunstancias evolutivas, pero no en otras.

Los cladistas suelen desechar los argumentos de Felsenstein diciendo que los ejemplos que él discute no son realistas. Esta reacción sería legítima si la intención de Felsenstein fuera mostrar que la parsimonia no puede usarse para hacer inferencias filogenéticas. Pero, por el contrario, si lo que él pretende es demostrar que el uso de la parsimonia requiere supuestos evolucionistas, sus argumentos no pueden tacharse de defectuosos sobre esta base.

¿Qué significa evaluar las credenciales de la parsimonia cladista desde la óptica de la verosimilitud? Igual que en la discusión de la propuesta de Sneath y Sokal en el apartado anterior, hay dos afirmaciones que tendrían que defenderse:

(1) La explicación más parsimoniosa de los datos es la explicación más plausible si y sólo si esa explicación es la que tiene mayor verosimilitud.
(2) La explicación más parsimoniosa de los datos es la hipótesis que tenga mayor verosimilitud, sólo si la evolución tiene la propiedad *X*.

La proposición (1) dice que se ha adoptado la verosimilitud como criterio de adecuación; una vez que se ha especificado *X*, la proposición (2) describe cómo ha de ser la evolución para que la parsimonia tenga un fundamento verosímil.

No tengo nada en contra de la proposición (1). No pienso que el uso de la parsimonia cladista sea una exigencia de racionalidad *sui generis*. Si queremos resolver la disputa entre los métodos de inferencia filogenética o de fenéticos y cladistas, no es suficiente con insistir sin más en que la parsimonia es sinónimo de racionalidad. Más bien, se debe buscar algún criterio neutral que pueda ser admitido como legítimo por ambas partes. Es plausible considerar que la verosimilitud puede proporcionar esta especie de lugar de referencia.

¿Cómo se ha de especificar X en la proposición (2)? Felsenstein (1983) afirma que la parsimonia y la verosimilitud sólo coincidirán cuando se asuma que las homoplasias son muy escasas. Él hace notar que tal asunción es implausible muchas veces; para muchos conjuntos de datos reales, incluso la más parsimoniosa de las hipótesis requerirá un número considerable de homoplasias. Lo mismo que en nuestra discusión de la propuesta de Sneath y Sokal, es importante reconocer que si la parsimonia realmente *presupone* una condición que sabemos que ha de ser violada, entonces no puede ser racional usar ese método.

Mi propia visión del asunto es que Felsenstein no establece que la parsimonia *requiera* que las homoplasias sean escasas (Sober, 1988; Felsenstein lo reconocía así en Felsenstein y Sober, 1986). Lo que él ha demostrado es que la escasez de homoplasia (junto con otros supuestos) *es suficiente* para que la hipótesis más parsimoniosa sea la hipótesis de máxima verosimilitud.

En mi opinión, sigue aún abierta la cuestión de qué supuestos evolutivos se requieren para que la parsimonia cladista sea un principio de inferencia legítimo. Sin embargo, no me cabe duda de que ha de haber algún conjunto de supuestos. Ello deriva directamente de la idea de que la parsimonia cladista y otros métodos de inferencia filogenética deben ser evaluados desde el punto de vista de la verosimilitud.

No es difícil ver por qué adoptar la óptica de la verosimilitud supone de inmediato que se requieran supuestos evolutivos para que la parsimonia sea legítima. Examinemos los dos árboles representados en la Figura 6.10. Imaginemos que la hipótesis $(AB)C$ es la explicación más parsimoniosa de los datos en cuestión. Queremos ver si $(AB)C$ también resulta ser la hipótesis de mayor verosimilitud: $P[\text{Datos}/(AB)C] > P[\text{Datos}/A(BC)]$. ¿Cómo podemos comprobar que esta desigualdad es verdadera?

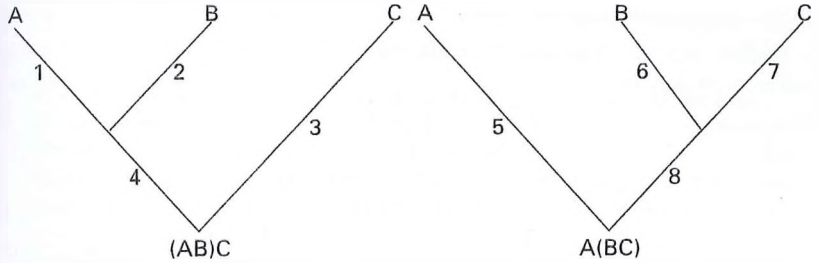


FIGURA 6.10. Para calcular la verosimilitud de (AB)C y de A(BC) debe asignarse *probabilidades transicionales* a cada uno de los caracteres para cada una de las ramas en las que evoluciona.

El conjunto de datos contiene una serie de características. Algunas pueden ajustarse al patrón 110; otras pueden estar distribuidas según 011. Y también puede haber características 001 y 100. Podemos descomponer la verosimilitud de una hipótesis relativa a este conjunto de datos de la manera siguiente: para cada característica, la probabilidad de obtener esa característica en un árbol determinado dependerá de las *probabilidades transicionales de las ramas* de la característica. Una vez que conocemos la verosimilitud de $(AB)C$ en relación con cada característica tenemos que encajar esa información para que nos diga lo verosímil que es $(AB)C$ en relación al conjunto de todos los datos. Si los rasgos R_1 y R_2 evolucionan independientemente uno del otro, entonces $P[R_1 \& R_2/(AB)C] = P[R_1/(AB)C]P[R_2/(AB)C]$. Pero si los rasgos no son independientes, esta ecuación no será verdadera.

Formulado de esta manera general, cada característica tiene su propia serie de probabilidades transicionales de las ramas. No hay ninguna razón *a priori* por la que distintas características deban tener el mismo conjunto de probabilidades transicionales de las ramas. Además, tampoco hay razón *a priori* por la que una determinada característica deba tener las mismas probabilidades transicionales en todas las ramas del árbol.

Ahora podemos escribir expresiones para la verosimilitud de cada hipótesis filogenética, respecto a todos los datos que poseamos. Se rellenarán con *e*s y *r*s, cada una de ellas, indicadas por las ramas *y* por las características. Esas expresiones dejarán completa-

CUADRO 6.3. *Cladismo de los patrones*

Aunque la corriente principal de la cladística tiene como objetivo la reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre taxones mediante la utilización del principio de parsimonia, el cladismo de los patrones sostiene que el método de la inferencia y el árbol que él establece no tienen por qué ser interpretados en términos evolucionistas. La cuestión es que las ideas evolucionistas *no son indispensables*; la parsimonia identifica patrones entre las igualdades y diferencias de las especies, los cuales existen con independencia de que se los considere o no como consecuencias de la evolución (Nelson, 1979; Patterson, 1980, 1988; Platnick, 1979).

En ocasiones, el cladismo de los patrones es criticado por ser una recaída en el feneticismo. De hecho, su búsqueda de una descripción del patrón que no haga supuestos acerca del proceso, y su escepticismo acerca de la objetividad de las ideas evolucionistas *son* similares a algunas de las propuestas feneticistas (Ridley, 1986). Sin embargo, sigue habiendo una diferencia: mientras que los feneticistas clasifican en función de la semejanza general, los cladistas de los patrones utilizan la parsimonia, según la cual sólo algunas semejanzas poseen valor de prueba.

Un problema muy serio para el cladismo de los patrones es la forma de dar sentido a la parsimonia sin apelar a conceptos evolucionistas. ¿Qué es lo que distingue las características ancestrales de las derivadas, sino los hechos de la evolución? Si la metodología de la parsimonia cladista está inextricablemente ligada a la idea de descendencia con modificación en un proceso de ramificación, el objetivo del cladismo de los patrones es imposible de alcanzar.

mente sin establecer si es correcta la desigualdad de verosimilitud antes enunciada. La parte izquierda de la desigualdad se expresará en términos de probabilidades indicadas por las ramas 1-4; la parte derecha se expresará en términos de probabilidades indicadas por las ramas 5-8. Para hacer conmensurables estas dos cantidades tenemos que introducir supuestos biológicos. Un modelo del proceso de la evolución nos permitirá restablecer las dos expresiones en una medida común. Entonces, y sólo entonces, estaremos en condiciones de saber qué hipótesis es la más verosímil.

Es comprensible que los cladistas se hayan visto seducidos por la idea de que el principio de parsimonia pueda defenderse sin necesidad de hacer supuestos detallados sobre el proceso de la evolución. Si se ignoran las relaciones genealógicas existentes entre un conjunto de taxones, probablemente se ignorarán también

los procesos ocurridos en la evolución de esos taxones. Si la ignorancia con respecto al patrón entraña ignorancia sobre el proceso, y si la inferencia sobre el patrón exige supuestos sobre el proceso, entonces la inferencia filogenética amenaza con ser un proyecto que no puede conseguir despegar.

Esta amenazadora conclusión es escurridiza; antes de caer en la desesperación, debemos examinar con más cuidado la conexión entre patrón y proceso. Con seguridad, si uno no sabe cómo están relacionados un conjunto de taxones, tampoco es probable que conozca *ciertos* hechos relativos a cómo han evolucionado varias características. Pero, de todos modos, puede haber *otros* hechos acerca del proceso evolutivo que estén a nuestro alcance. Consideremos el siguiente ejemplo. Sabemos que el código genético es muy redundante. La tercera posición en los codones no suele establecer diferencias de aminoácidos resultantes. Esto sugiere que los cambios en la tercera posición tienen lugar principalmente por deriva al azar. Esta línea de argumentación, bastante general, puede ser defendible aun cuando ignoremos las relaciones filogenéticas existentes entre un determinado conjunto de taxones. En tal caso, podríamos ser capaces de examinar un conjunto de datos de terceras posiciones en esos taxones y hacer una inferencia que suponga un modelo de evolución de tasa uniforme. Aquí podemos saber *lo suficiente* sobre el proceso como para llevar adelante una inferencia sobre el patrón. El conocimiento del patrón no puede ser completamente independiente del conocimiento del proceso, y la ignorancia del patrón normalmente comporta *cierta* ignorancia acerca de *algunas* facetas del proceso. Pero esto no es razón para alarmarse.

Esta misma línea de argumentación puede ayudarnos a determinar si el mejor método de inferencia es la parsimonia o la semejanza general. Si cada característica de cada rama evoluciona de acuerdo con sus propias reglas idiosincrásicas, pero desconocidas, entonces no podrá decirse nada sobre las relaciones genealógicas ni sobre los métodos que debamos usar para inferirlas. Pero si podemos decir algo lo suficientemente general sobre la evolución de la característica, o si podemos identificar un subconjunto de características que obedezcan a las mismas reglas de cambio, tales supuestos sobre el proceso podrán ayudarnos a resolver el conflicto entre parsimonia y semejanza general.

Sugerencias para futuras lecturas

Ridley (1986) constituye una introducción útil a las tres filosofías taxonómicas. Hull (1988) defiende la perspectiva de que las especies son individuos, y también presenta argumentos contrarios al esencialismo y al feneticismo. Además de los conceptos de especie explorados en este capítulo, es importante considerar también las ideas de Paterson (1985) acerca de *los sistemas de reconocimiento de la pareja,* el *concepto de cohesión de especie* de Templeton (1989) y el *concepto filogenético de especie* (Mishler y Donoghue, 1982; Dequeiroz y Donoghue, 1988). Ereshefsky (1992) es una antología útil de trabajos biológicos y filosóficos sobre el concepto de especie. Por último, Sober (1988) discute las explicaciones de la causa común y las causas separadas en relación con el Principio de la Causa Común de Reichenbach (1956).

Capítulo 7

LA SOCIOBIOLOGÍA Y LA EXTENSIÓN DE LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN

La sociobiología es un programa de investigación que pretende utilizar la teoría de la evolución para dar cuenta de características significativas de índole social, psicológica y conductual en distintas especies. Entendida de este modo, la sociobiología no da comienzo con la publicación en 1975 del controvertido libro de E. O. Wilson, *Sociobiología: la nueva síntesis*, sino que sólo constituye una fase reciente de los viejos intentos de los biólogos por teorizar acerca de la evolución de la conducta.

Lo que diferencia a la sociobiología de sus predecesores es el uso del vocabulario de la actual teoría de la evolución. Wilson anunció que el principal problema para la sociobiología es la evolución del altruismo. Es distintivo de la sociobiología el centrarse en este problema, así como la renuencia de muchos sociobiólogos (aunque no todos) a dejarse llevar por las hipótesis de la selección de grupo. La sociobiología no es solamente un programa de investigación interesado en la evolución de la conducta; su perspectiva característica es adaptacionista, con un fuerte énfasis en la hipótesis de la adaptación *del individuo*.

El furor inicial que surgió en torno al libro de Wilson concernía principalmente a su último capítulo, en el cual el autor aplicaba las ideas sociobiológicas a la mente y la cultura humanas. Se le criticó por producir un documento ideológico y por hacer un mal

uso de ideas científicas para justificar el *status quo* político. La sociobiología también fue criticada por no ser falsable; los sociobiólogos fueron acusados de inventar teorías amañadas que no estaban, y tal vez no podían llegar a estarlo, demostradas rigurosamente (Allen *et al.*, 1976).

Algunas de esas críticas no merecen que las tratemos aquí. Mi punto de vista en lo tocante a la acusación de infalsabilidad ya habrá quedado claro en los capítulos 2 y 5. La sociobiología, como el adaptacionismo, es un programa de investigación; los programas de investigación no se sostienen o caen por el éxito de un determinado modelo.

Al mismo tiempo, es bastante cierto que algunas formulaciones populares de las ideas sociobiológicas han extraído grandiosas conclusiones a partir de pruebas muy débiles. En el Capítulo 5 subrayé la importancia de especificar con cuidado la *proposición* a la que pretende dirigirse una explicación adaptacionista. Cuando un sociobiólogo intenta explicar por qué los seres humanos muestran xenofobia o agresividad, o resultan fáciles de adoctrinar (Wilson, 1975, 1978), la primera pregunta debería ser: ¿de qué hecho conductual estamos discutiendo realmente? ¿Se trata del hecho de que los seres humanos son *algunas veces* xenofóbos, de que lo son *siempre* o de que despliegan ese rasgo en ciertas circunstancias, pero no en otras? El primer problema es bastante trivial, en tanto que el segundo es ilusorio; los seres humanos no son *siempre* xenofóbos. Como suele ocurrir respecto a las explicaciones adaptacionistas, los problemas bien planteados no deben ser demasiado simples (Apartado 5.5).

Lo mismo que la sociobiología humana no puede rechazarse sobre la base de que algunas explicaciones sociobiológicas aisladas sean defectuosas, tampoco puede reivindicarse el programa recurriendo al simple hecho de que la mente/cerebro humano sea producto de la evolución. Lo que es innegable es que las teorías del comportamiento humano deben ser *consistentes* con los hechos de la evolución; como también han de ser consistentes con el hecho de que el cuerpo humano está hecho de materia. Sin embargo, de aquí no se sigue que la biología o la física puedan decirnos algo interesante acerca del comportamiento humano. En el Apartado 7.5 examinaré una idea que va en contra del programa de investigación de la sociobiología: la idea de que la mente/cerebro

humano, aunque producto de la evolución, ha dado lugar a comportamientos que no pueden entenderse en términos puramente evolucionistas.

Mi punto de vista es que no hay ninguna «prueba mágica» que demuestre que la sociobiología está y debe permanecer en bancarrota, ni tampoco ninguna que demuestre que debe tener éxito. Toda discusión sobre la adecuación de los modelos sociobiológicos debe tomar inevitablemente los modelos uno por uno y abordar los detalles (Kitcher, 1985). Evidentemente, un capítulo de un libro pequeño como es éste, no es espacio suficiente para desarrollar esa tarea. En cualquier caso, no voy a intentar llevar a cabo una valoración de amplio espectro sobre las promesas de la sociobiología. Mi interés reside en unos pocos temas filosóficos amplios que han sido importantes en el debate sociobiológico.

7.1. Determinismo biológico

La evolución por selección natural requiere que las diferencias fenotípicas sean heredables. Por ejemplo, la selección de la velocidad de carrera en una población de cebras hará que la velocidad de carrera media aumente solamente si los progenitores más-rápidos-que-la-media tienden a tener descendencia más-rápida-que-la-media (Apartado 1.4). ¿Qué podría producir esta correlación entre el fenotipo parental y el de la descendencia? El supuesto evolucionista habitual es que existen diferencias genéticas entre los progenitores que explican las diferencias en velocidad de carrera. Como la prole hereda sus genes de los padres, los padres más-rápidos-que-la-media tienden a tener descendientes más-rápidos-que-la-media.

Este esquema básico se mantiene sin cambios cuando un sociobiólogo intenta explicar alguna característica conductual sofisticada postulando que esa característica es resultado de la evolución por selección natural. Como se mencionó antes, Wilson (1975) sugirió que los seres humanos son xenófobos, fácilmente adoctrinables y agresivos, y que estos rasgos conductuales han evolucionado porque han sido seleccionados. Para que esto sea cierto, ha de postularse una población ancestral en la cual hubiera variación del fenotipo en cuestión. Los individuos debían variar en su grado

de xenofobia, y los más xenófobos debían ser más eficaces que los que lo fueran menos. Además, el rasgo debería ser heredable. Ha de postularse un gen (o un complejo de genes) para la xenofobia.

Tales explicaciones son a menudo criticadas sobre la base de que no hay pruebas acerca de la existencia de genes «para» la conducta en cuestión. Aun en el caso de que la objeción de las pruebas sea correcta, el considerarla como una objeción decisiva depende de hasta qué punto se esté también dispuesto a tirar por la borda el resto de la teoría de la evolución. Fisher (1930) elaboró su modelo de la evolución de la proporción de sexos (Cuadro 1.3) sin ninguna prueba de que hubiera genes para la proporción sexual. Lo mismo puede decirse prácticamente de todos los modelos fenotípicos de la evolución. El modelo de optimación de Parker (1978) acerca del tiempo de copulación de la mosca del estiércol (Apartado 5.5) tampoco aporta prueba alguna de que haya un gen para el tiempo de copulación, pero ello no ha impedido que muchos biólogos evolucionistas se lo hayan tomado en serio. No es que el descubrimiento del mecanismo genético sea *irrelevante* para la explicación, sino que tal descubrimiento no parece ser *necesario*, en sentido estricto, para que la explicación merezca ser tomada en serio.

Aun así, vale la pena considerar qué significa hablar de un «gen para la xenofobia», así como considerar más en general cuáles son los supuestos genéticos con los que se compromete la sociobiología. Podemos comenzar con una posición expresada por Gould (1980b, pág. 95 de la traducción castellana, 1983):

> «No existe gen alguno "para" piezas tan claras de la morfología como la rótula izquierda o la uña de un dedo. Los cuerpos no pueden ser atomizados en partes, construida cada una por un gen individual. Cientos de genes contribuyen a la construcción de la mayoría de las partes del cuerpo y su acción se canaliza a través de una caleidoscópica serie de influencias ambientales: embrionarias y postnatales, internas y externas.»

«Genética de saco de judías» es una expresión peyorativa para referirse a la idea de que existe una correspondencia uno-a-uno entre genes y fenotipos. La posición de Gould es que la genética del saco de judías es falsa. Pero los sociobiólogos, pese al hecho de que muchas veces hablan de un «gen para X», no se comprometen con la genética del saco de judías. Pueden estar de acuerdo en que

«cientos de genes» contribuyen a los fenotipos que estén discutiendo, y quedarse tan felices.

¿Qué significa afirmar que un gen (o un complejo de genes) es «para» un determinado fenotipo? Un gen *para* el fenotipo *X* es presumiblemente un gen que *causa* el fenotipo *X*. Pero ¿qué significa esta afirmación causal? Dawkins (1982a, pág. 12) ofrece la siguiente propuesta:

> «Entonces, si fuera cierto que la posesión de un cromosoma *Y* tiene una influencia causal en el talento musical o en la afición a tricotar, pongamos por caso, ¿qué significaría eso? Significaría que, en una determinada población y en un determinado medio, un observador que estuviera en posesión de información acerca del sexo de un individuo estaría en mejores condiciones que un observador ignorante del sexo de la persona para hacer una predicción estadísticamente más precisa acerca del talento musical de la persona. El énfasis está en la palabra "estadísticamente", y permítasenos añadir, como remate, un "permaneciendo iguales otras cosas". El observador podría disponer de alguna información adicional, relativa, por ejemplo, a la educación o crianza de la persona, lo que le permitiría revisar, o incluso invertir, su predicción basada en el sexo. Si es estadísticamente más probable que a las hembras les guste tricotar más que a los varones, esto no quiere decir que a todas ellas les guste, ni siquiera que le guste a la mayoría.»

Permítasenos formular más explícitamente la idea de Dawkins. Si pretendemos responder a la pregunta de si el ser hembra (*H*) es causa de que a una le guste tricotar (*T*), debemos especificar primero una población y un medio. Consideremos la población de seres humanos vivos en 1993, y tomemos como medio el conjunto de medios en los que la gente habita normalmente. Estoy asumiendo que Dawkins no insiste en que los individuos considerados deban vivir exactamente en el mismo medio, pues esto haría imposible proponer afirmaciones causales acerca del mundo real. Dadas estas especificaciones, entiendo que la propuesta de Dawkins es que «*H* causa *T*» significa que $P(T/H) > P(T)$; esta desigualdad es equivalente a $P(T/H) > P(T/\text{no-}H)$.

El problema de esta propuesta es que iguala causación y correlación. El hecho de que las mujeres hagan punto más a menudo que los hombres no significa que ser hembra sea un factor causal positivo de tricotar. Exactamente en el mismo sentido puede ser verdad que las gotas en las lecturas barométricas estén correlacionadas con las tormentas, pero eso no significa que las gotas del barómetro causen las tormentas (véase Cuadro 3.3).

Para aplicar este punto a la cuestión de qué significa «gen para *X*» consideremos el hecho de que existen diferencias genéticas entre los habitantes de Finlandia y los de Corea. Supongamos que el gen *a* está presente en el 20 % de los finlandeses, pero en el 75 % de los coreanos. Si yo elijo al azar a un individuo después de haber mezclado la población de estos dos países y encuentro que dicho individuo posee el gen *a*, tengo pruebas de que esa persona habla coreano más bien que finlandés. Pero sería absurdo concluir a partir de aquí que el gen *a* sea un gen para hablar coreano. El gen *a* puede ser simplemente un gen para el tipo de sangre; las frecuencias de tipos de sangre en los dos países pueden ser diferentes.

No existe un gen para hablar coreano. Pero esto no quiere decir que la población de hablantes coreanos tenga el mismo perfil genético que la población de hablantes de finlandés. Lo que significa es que dos personas *situadas exactamente en el mismo medio* terminarían por hablar el mismo idioma a pesar de cualquier diferencia genética que pudieran tener.

Esta idea puede representarse esquemáticamente como sigue. Supongamos que todos los individuos de las dos poblaciones poseen o bien el genotipo *G*1, o bien el genotipo *G*2. Supongamos también que cada individuo se ve expuesto al finlandés, o bien al coreano en las primeras etapas de su vida. En principio, hay cuatro «condiciones de tratamiento». Los fenotipos resultantes de estas cuatro combinaciones gen/medio figuran como entradas en la siguiente tabla de doble entrada:

		Medio *El sujeto es expuesto a*	
		Finlandés	*Coreano*
Genotipo	*G*1	habla finlandés	habla coreano
	*G*2	habla finlandés	habla coreano

En este ejemplo, el genotipo que se posea *no influye en absoluto en el idioma que se hable.* Evidentemente, un individuo no puede hablar un idioma si no tiene genes; un organismo no se desarrollará en absoluto si no tiene genes. Pero si preguntamos si los genes contribuyen causalmente al desarrollo de algún fenotipo, normalmente tenemos en mente una diferencia entre un genotipo

y otro; la contraposición entre tener genes de algún tipo y no tenerlos en absoluto no es la comparación relevante.

En esta tabla de doble entrada, la mayor parte de los individuos están en la parte superior izquierda o en la inferior derecha. La gente que crece oyendo finlandés tiende a poseer un genotipo *G*1, y los individuos que crecen escuchando coreano tienden a tener un genotipo *G*2. Es decir, en este caso hay una *correlación gen/medio*. Esta correlación nos permite predecir qué idioma habla la gente si conocemos bien su medio, o bien su genotipo. El genotipo puede ser un buen predictor del idioma que se hable, aunque el genotipo que se posea no establezca diferencias para la determinación del idioma que se hable.

He pasado a la ligera por algunas de las ideas básicas que los biólogos utilizan actualmente para entender la distinción entre *naturaleza* y *crianza*. Es una perogrullada decir que todo fenotipo que un organismo posee es resultado de un proceso causal en el que los factores genéticos y medioambientales interactúan. Pero, dado que estas dos clases de causas desempeñan un papel en la ontogenia de un individuo, ¿cómo podemos decir cuál de ellas ha «contribuido más» o ha sido «más importante»? Consideremos un fenotipo como puede ser la altura de una planta de maíz. Si la planta mide seis pies de alto, ¿cómo decir si fueron sus genes o su medio la causa más importante de su altura? Si los genes proporcionan cinco pies a la planta y el medio añade el otro restante, podríamos decir que los genes han contribuido más. Pero genes y medio no funcionan por separado (Lewontin, 1974). ¿Cómo podemos, entonces, comparar la importancia de los dos factores causales?

La intuición fundamental en la comprensión moderna de esta cuestión es que debe referirse a la *variación en una población*. No preguntamos si son los genes o el medio lo que importa más en el desarrollo de una planta de maíz individual, sino que tomamos un maizal en el que haya variación de altura y nos preguntamos qué parte de esa variación puede explicarse por variación genética y qué parte por variación del medio.

La idea estadística básica utilizada en esta empresa se denomina *análisis de varianza*. En aras nuevamente de la simplicidad, consideremos un maizal en el que cada planta posee o bien un genotipo *G*1, o bien un genotipo *G*2, y cada una de ellas recibe bien una unidad de agua (*A*1), o bien dos (*A*2). Supongamos que

las cuatro celdillas de tratamiento contienen el mismo número de plantas y que la altura media dentro de las celdillas es como sigue:

		Medio	
		A1	*A2*
Gen	G1	4	5
	G2	2	3

En este caso, el paso de *G2* a *G1* incrementa el fenotipo en dos unidades, con independencia de si las plantas reciben una o dos unidades de agua. También es cierto que el paso de una unidad de agua a dos incrementa la altura en una sola unidad, con independencia de si las plantas tienen el genotipo *G1* o el genotipo *G2*. En este ejemplo hay un *efecto principal positivo debido a los genes* y un *efecto principal positivo debido al medio*; un cambio en cualquiera de los dos introduce una diferencia en el fenotipo resultante. Además, adviértase que el efecto principal genético es mayor que el efecto principal medioambiental: cambiar los genes de una planta (por así decir) introduce una mayor diferencia en su altura que cambiar su medio.

Modificando los números de la tabla anterior puede construirse un conjunto de datos según el cual el efecto principal del medio fuese mayor que el efecto principal genético. También se pueden formar conjuntos de datos donde uno o los dos factores principales sean cero. Lo dejo como ejercicios para el lector.

En la tabla anterior, las influencias son puramente aditivas. Pasar de *G2* a *G1* supone «añadir» dos unidades de altura, con independencia del medio en que habite la planta; pasar de *A1* a *A2* supone «añadir» una unidad de altura, independientemente de qué genotipo posea la planta. El siguiente conjunto de datos no es aditivo, sino que implica una *interacción gen/medio*:

		Medio	
		A1	*A2*
Gen	G1	4	7
	G2	2	3

En este caso, la diferencia que supone un aumento de agua depende del genotipo de la planta. Simétricamente, también es cierto que la diferencia que supone un cambio en el genotipo depende del ambiente de la planta. Pero, lo mismo que antes, los efectos principales se calculan determinando qué diferencia *media* supone en el fenotipo resultante un cambio en los genes o un cambio en el medio.

Podemos ahora aclarar el sentido que tiene decir que los genes son más (o menos) importantes que el medio para explicar la variación de un determinado fenotipo en una determinada población. Esto significa simplemente que el efecto principal genético es mayor (o menor) que el efecto principal medioambiental. Hay un gen (o complejo de genes) «para» un fenotipo en una población determinada precisamente cuando la variación de ese fenotipo tiene un efecto principal genético.

Una consecuencia de esta idea es que un rasgo no tiene por qué ser puramente «naturaleza» (=genético) o puramente «crianza» (=medioambiental). *Decir que los genes influyen en un determinado fenotipo no significa que el medio carezca de influencia.* Que los genes supongan una diferencia no significa que el medio no lo haga.

Otra consecuencia es que carece de sentido decir que los genes son más importantes que el medio (o lo contrario) para un fenotipo que no varíe. Si todos los seres humanos tienen cabeza, no se puede decir que los genes sean más importantes que el medio para conformar este fenotipo en el ser humano.

Aun cuando no exista un efecto principal genético para el fenotipo que acabamos de mencionar, eso no quiere decir que los genes no cumplan ningún papel en los procesos ontogenéticos por los que los individuos desarrollan una cabeza. Una vez más, es esencial tener presente que «efecto principal genético» tiene que ver con que diferentes genes tiendan a producir diferentes fenotipos. Si todos los genes producen el mismo fenotipo (i.e., el rasgo está totalmente *canalizado*), no hay efecto principal genético.

Considérese otro rasgo que es (virtualmente) universal en nuestra especie: prácticamente todo ser humano puede hablar un idioma. Muchos lingüistas hablan de una «capacidad innata para el lenguaje», que todos los seres humanos comparten. ¿Qué puede significar esto, si el rasgo no varía? Para que esta idea tenga sentido,

debemos embutir la población humana, en la cual el rasgo es universal, dentro de una población más amplia. Consideremos, por ejemplo, a los seres humanos junto con los pollos. Algunos individuos de esta superpoblación hablan una lengua, en tanto que otros no lo hacen. ¿Cómo explicamos esta pauta de variación? ¿Se trata meramente de que los seres humanos y los pollos crecen en ambientes distintos? ¿O desempeñan un papel las diferencias genéticas?

Desgraciadamente, nos enfrentamos desde el principio con el problema de la correlación gen/medio. Los seres humanos son genéticamente distintos de los pollos, pero también es cierto que viven en ambientes distintos. Para averiguar cuáles son las respectivas contribuciones de los genes y del medio debemos romper esta correlación, o bien, dado que hay consideraciones éticas que nos impiden hacerlo, debemos intentar imaginar qué sucedería si la correlación se rompiera. Lo mismo que en el ejemplo de los coreanos y los finlandeses, necesitamos rellenar las cuatro celdillas de la siguiente tabla de doble entrada:

	Medio	
	Expuesto a un lenguaje humano	*No expuesto a un lenguaje humano*
Genes humanos	Sí	No
Genes de pollo	No	No

Las cuatro entradas describen si el individuo hablará o no una lengua. En este ejemplo, la contribución de los genes y la del medio son completamente simétricas. Poseer los genes adecuados es esencial, pero también lo es vivir en el ambiente adecuado.

Distribuir la responsabilidad causal entre los genes y el ambiente depende del conjunto de genes y de la gama de ambientes que se tomen en cuenta. Consideremos, por ejemplo, la enfermedad genética conocida como síndrome FCU (fenilcetonuria). Los individuos con dos copias del gen recesivo (llamémoslo «*f*») no pueden digerir la fenilalanina. Si su dieta contiene fenilalanina, desarrollarán un retraso severo. Sin embargo, los homozigóticos *ff* se desarrollarán con bastante normalidad si su dieta se controla con cuidado.

Vamos a considerar el síndrome FCU antes y después del descubrimiento de esos hechos acerca del control de la dieta. Antes de su descubrimiento, casi la totalidad seguía dietas que contenían fenilalanina. En este caso, la explicación de por qué algunos individuos, pero no otros, terminaban por desarrollar el síndrome es enteramente genética. Pero una vez que se controló la dieta de los homozigóticos *ff*, cambió el perfil causal del síndrome FCU. Actualmente, es cierto que tanto los genes *como* el medio establecen una diferencia; hoy en día, este síndrome no es más genético que ambiental (Burian, 1983).

Un ejemplo más sencillo ilustra el mismo punto. Supongamos que un conjunto de plantas de maíz genéticamente diferentes son criadas en el mismo ambiente; las diferencias de altura se deberán entonces solamente a las diferencias genéticas. Pero si se toma ese mismo grupo de plantas y se las cría en ambientes distintos, el efecto principal ambiental ya no será cero. De hecho, puede incluso superar al efecto principal genético. *El que un fenotipo sea o no principalmente genético no es una característica intrínseca suya, sino que es relativa a la gama de ambientes* (Lewontin, 1974).

La pregunta «¿Importan los genes más que el ambiente?» carece de sentido. El interrogante hay que restringirlo a un fenotipo. Qué lengua hable uno es una cuestión determinada por el ambiente, pero el color de los ojos está determinado por los genes. Además de especificar el fenotipo en cuestión, también debe determinarse la gama de genes y de ambientes que se va a considerar. Un rasgo puede ser principalmente genético en una gama de ambientes y no serlo en otra gama diferente.

Tras estas consideraciones acerca de lo que significa hablar sobre un gen (o genes) para *X* (donde *X* es algún fenotipo), paso ahora a considerar qué es lo que la sociobiología presupone acerca de la cuestión de la causación genética. Los sociobiólogos discuten a veces sobre rasgos que consideran universales (o casi universales) dentro de la especie de que se trate. En otras ocasiones tratan de rasgos que muestran variación intraespecífica. Permítaseme abordar por turnos ambos casos.

Ya he dicho que la evolución por selección natural requiere que el rasgo en evolución sea heredable (o «heredable en sentido estricto», lo que significa que existe un efecto principal genético en la explicación de la variación fenotípica). Debemos ahora con-

siderar el que la heredabilidad de un rasgo en evolución evolucione ella misma. El hecho de que un rasgo deba ser heredable mientras está evolucionando no significa que deba seguir siendo heredable una vez que haya dejado de evolucionar.

Considérese un marco simplificado para la evolución del pulgar oponible. Hubo una población ancestral en la que algunos individuos tenían pulgares oponibles y otros no, reflejando esta diferencia fenotípica diferencias genéticas entre las dos clases de individuos. La selección hizo entonces que aumentase la frecuencia de pulgares oponibles; eventualmente, el rasgo llegó a fijarse. En ese momento, el gen o los genes responsables del pulgar oponible también quedaron fijados. Puesto que ahora ya no hay variación fenotípica en la población, tampoco hay ya efecto principal genético. Por tanto, la heredabilidad es cero. Lo mismo que la selección natural típicamente destruye la variación (Apartados 1.4 y 5.2), también destruye la heredabilidad.

Naturalmente, es una simplificación excesiva decir que no hay en absoluto variación del fenotipo en las poblaciones actuales. Hace treinta años, un cierto número de mujeres ingirió la droga conocida como talidomida, sin saber que ello causaría el nacimiento de hijos sin brazos. Además, la gente pierde a veces los pulgares en accidentes industriales. Ejemplos como éstos muestran que fácilmente podría ser cierto que la variación actual del fenotipo de tener pulgares oponibles es principalmente ambiental, y no genética. Así, cuando un sociobiólogo postula un gen para *X* como forma de explicar por qué el fenotipo *X* evolucionó hasta llegar a la fijación, el efecto principal genético que esto exige debió de existir ancestralmente. No es necesario que exista en la actualidad.

Aunque tales explicaciones no implican un compromiso con la existencia de variación genética en la actualidad, supongamos que encontramos que tal variación genética existe. ¿Confiere esto automáticamente credibilidad a una explicación selectiva? Aquí debemos andar con cuidado. Si se dice que un rasgo ha evolucionado a causa de la fuerte ventaja selectiva que proporciona, entonces resulta sorprendente que todavía exista variación genética para ese rasgo. No es infrecuente que los sociobiólogos afirmen al mismo tiempo que un fenotipo (como la inteligencia) ha sido conformado por la selección y que el rasgo en la actualidad tiene un importante componente genético. Lejos de encajar armoniosamente, existe

una disonancia entre estas dos afirmaciones que debemos aprender a detectar.

Vamos a considerar ahora los rasgos que, según piensan los sociobiólogos, presentan actualmente variación intraespecífica. Un ejemplo prominente es el asunto de las diferencias comportamentales entre los sexos. Los sociobiólogos han sugerido en ocasiones que los hombres son más promiscuos que las mujeres (y que las mujeres son más «tímidas» que los hombres), y que la teoría de la evolución explica el porqué. También han abordado las diferencias en las pautas de crianza de los niños, haciendo comentarios sobre por qué las mujeres permanecen en casa con los hijos en mayor medida que los hombres.

Centrémonos en el cuidado parental. Supongamos que las mujeres, por término medio, cuidan a sus hijos más que los hombres, y esto en todos los distintos ambientes en que los seres humanos han habitado hasta la fecha. Esta diferencia entre los sexos podría obedecer a tres patrones distintos, esquematizados en la Figura 7.1.

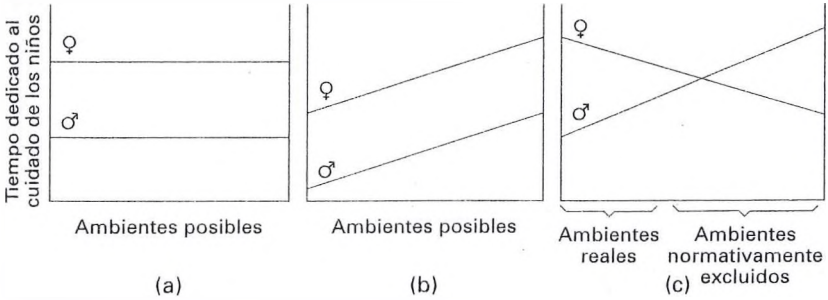


FIGURA 7.1. Tres posibles relaciones entre el tiempo medio que dedican las mujeres y los hombres al cuidado parental.

En la parte (a) de la figura, hombres y mujeres difieren en el tiempo medio que cada uno de ellos dedica a tareas de cuidado parental. Nótese que el tiempo medio dedicado por cada uno de los sexos no se ve afectado por el ambiente. En la parte (b), el tiempo *está* bajo la influencia de cambios en el ambiente, aunque la diferencia entre los sexos, no.

La parte (a) representa una forma más fuerte de «determinismo biológico» que la parte (b). Es un curioso hecho terminológico el que la expresión «determinismo biológico» se use tan a menudo para referirse al determinismo *genético* (como si causas ambientales tales como la nutrición no fuesen «biológicas»). La parte (a) dice que *ni* el valor absoluto *ni* la relación entre los sexos puede ser modificada por el ambiente; la parte (b) dice que un cambio en el ambiente puede modificar el valor absoluto para cada sexo, pero no la relación entre los sexos.

La sociobiología no se compromete con las ideas representadas ni en la parte (a) ni en la parte (b). Una explicación evolucionista de las diferencias conductuales entre los sexos no tiene por qué mantener que no hay *ningún ambiente posible* en el que la diferencia se anule o se invierta. Los sociobiólogos sostienen con frecuencia que sería muy difícil eliminar ciertas diferencias comportamentales entre los sexos (Wilson, 1975). Por ejemplo, sería necesario rehacer por completo las pautas de cuidados que los niños y las niñas experimentan durante su infancia. Tal vez debieran sustituirse los padres biológicos por expertos en crianza infantil entrenados por el Estado para comportarse de ciertas formas. En un ambiente así, radicalmente alterado, niñas y niños podrían crecer hasta llegar a convertirse en padres capaces de proporcionar cantidades iguales de cuidados parentales. Un sociobiólogo podría argumentar que tal organización, aunque no imposible, no sería deseable. La nueva organización exigiría sacrificar valores que son queridos para muchos (Kitcher, 1985).

Esta tercera posibilidad se ilustra en la Figura 7.1(c). En esta configuración, el ambiente afecta no sólo a la cantidad absoluta de cuidados infantiles, sino también a la cuestión de si las mujeres los ofrecen más que los hombres. Aunque las partes (a) y (b) representan versiones del determinismo biológico (i.e., genético), la parte (c) no puede interpretarse de ese modo.

En las tres figuras se puede decir que la diferencia comportamental entre los sexos dentro de la gama de los ambientes *reales* tiene una causa no ambiental. Si el eje x representa todas las causas ambientales, entonces se dice que la diferencia genética entre hombres y mujeres (presumiblemente el hecho de que las mujeres sean normalmente *XX* y los hombres *XY*) posee relevancia explicativa.

Como ya dejamos claro al discutir el ejemplo de Dawkins sobre el tricotar, es importante no dejarse confundir por las correlaciones gen/medio. El hecho de que los individuos *XX*, por término medio, proporcionen más cuidados infantiles que los individuos *XY* no implica, por sí mismo, que *XX* sea una configuración genética que codifique más cuidados infantiles. Sólo si controlásemos las causas ambientales y *siguiéramos* encontrando un efecto principal genético podríamos concluir que esta diferencia comportamental entre los sexos tiene una causa genética.

Los sociobiólogos han defendido, por lo general, la hipótesis de que las diferencias comportamentales importantes entre los sexos poseen un componente genético significativo. La selección ha favorecido comportamientos diferentes en cada sexo. *Entre las mujeres*, la selecc-ión ha favorecido un conjunto de comportamientos; *entre los hombres*, ha favorecido otro conjunto distinto. Por supuesto que esta hipótesis no excluye lo que es obviamente cierto, a saber, que algunos hombres proporcionan más cuidados parentales que otros, y que también se da variación del rasgo entre las mujeres. La hipótesis pretende dar cuenta de la variación *entre* los sexos, no de la variación *intrasexual*. La variación *dentro* de un sexo puede ser fundamentalmente ambiental, pero la variación *entre* sexos —y esto es lo que implica la explicación seleccionista— ha de tener un componente genético significativo.

Si bien muchos sociobiólogos se inclinan a explicar esta pauta de variación en términos genéticos, tampoco es que sea un compromiso inevitable de la teoría sociobiológica el que toda variación intraespecífica deba explicarse de este modo. Un ejemplo útil de por qué esto no es intrínseco al programa de investigación nos lo ofrece el trabajo de Richard Alexander (1979). Alexander estaba interesado en explicar la variación intraespecífica. Por ejemplo, abordó la cuestión de por qué sólo algunas sociedades se ajustan al sistema de parentesco conocido como avunculado. En esta organización, los hombres proporcionan más cuidados a los hijos de sus hermanas que a los de sus propias esposas. Alexander sugiere que este sistema acaece en sociedades en las que los hombres tienen muy escasa certeza con respecto a su paternidad. Si las mujeres son lo suficientemente promiscuas, un hombre tendrá más genes en común con los hijos de su hermana que con los hijos de su esposa. Por tanto, un hombre perteneciente a una

sociedad de tales características maximiza su éxito reproductivo al ayudar a los hijos de su hermana más que a los de su esposa.

No pretendo abordar los aspectos empíricos para ver si esta explicación es correcta. La cuestión es que Alexander no afirma que las sociedades que se ajustan al avunculado difieran genéticamente de las sociedades que no lo siguen. De acuerdo con Alexander, los seres humanos poseen una dotación genética que les permite una enorme flexibilidad comportamental. El genotipo humano ha evolucionado de tal forma que los individuos ajustan sus comportamientos de modo que se maximice la eficacia. La gente de distintas sociedades se comporta de manera diferente no porque sean genéticamente distintos, sino porque viven en ambientes distintos. El avunculado maximiza la eficacia en ciertos ambientes, pero no en otros.

De un modo curioso, Alexander es un «ambientalista radical» con respecto a la variación intraespecífica. Lejos de intentar explicar las diferencias comportamentales como algo que está «en nuestros genes», sostiene que la variación conductual ha de explicarse ambientalmente. Esto está todo lo lejos que se puede estar de un compromiso con el determinismo biológico (i.e., genético).

7.2. ¿Tiene la sociobiología una función ideológica?

Los críticos consideran la sociobiología como la última entrega de una larga serie de ideas biológicas, desde el darwinismo social, popular a finales del siglo XIX, pasando por el movimiento de los tests de CI en torno al periodo de la Primera Guerra Mundial, a la «biología racial» de los nazis y al debate sobre razas y CI durante la década de 1960 (Chorover, 1980; Lewontin, Rose y Kamin, 1984). La sociobiología, como sus predecesores en esta línea, ha recibido la acusación de ser ideológica.

¿Qué puede significar esta acusación de «ideológica»? Es preciso hacer algunas distinciones. En primer lugar, podría afirmarse que determinados autores o aquellos que deciden las ideas a difundir o la audiencia general de estos puntos de vista están movidos por consideraciones ideológicas. En segundo lugar, está la cuestión de la *magnitud* del papel que desempeñan las consideraciones ideológicas en ese triple proceso de creación, difusión y

CUADRO 7.1. *El principio de deber-implica-poder*

La sociobiología ha sido criticada por defender el *status quo*. Si la sociobiología entrañase una tesis fuerte de determinismo biológico, esa acusación tendría sentido. Si las desigualdades existentes entre los sexos, entre las razas o entre las clases sociales fuesen biológicamente inalterables, entonces este hecho dejaría sin base a las críticas al orden social existente. Sería desesperadamente utópico criticar la sociedad por ordenaciones que no pueden cambiarse.

El argumento que acabo de exponer está haciendo uso del *Principio de deber-implica-poder: Si una persona debe hacer X, entonces debe ser posible que la persona haga X*. Si yo no *puedo* salvar a una persona que se está ahogando (p. ej., porque no sé nadar o porque no tengo acceso a un salvavidas), entonces es falso que yo *deba* salvar a esa persona: no puedo ser criticado por no hacer lo imposible. De modo similar, si nuestra biología hace imposible que eliminemos ciertas desigualdades, entonces es falso que debamos eliminarlas.

Si el Principio de deber-implica-poder es correcto, entonces los resultados científicos pueden suponer que varios enunciados-debe son falsos. ¿Contradice esta relación de implicación la tesis de Hume (Apartado 7.4) acerca de la relación entre enunciados-es y enunciados-debe?

aceptación. Una versión radical de la tesis ideológica podría afirmar que no hay ni un retazo de pruebas científicas en apoyo de las ideas sociobiológicas; en ese sentido, las ideas serían formuladas, difundidas y aceptadas por razones totalmente acientíficas. Una tesis menos radical podría ser la de que el grado de convicción que tiene la gente con respecto a estas ideas sobrepasa con mucho las pruebas de que actualmente se dispone; lo que debería considerarse como especulativo resulta interpretado como verdad establecida.

Bajo cualquiera de sus presentaciones, la tesis de la ideología es una tesis de *sesgo*. Afirma que hay algo que está influyendo en el proceso de producción/difusión/aceptación más allá de las pruebas; ese «algo» es la intención de promover objetivos políticos. La tesis ideológica no implica que los sociobiólogos, individualmente, estén sesgados: la dirección del pensamiento de los autores individuales tiene que ver con la producción de las ideas sociobiológicas, no con su posterior difusión y aceptación por parte de una comunidad mayor. Supongamos que los medios de comunicación estuviesen sesgados para favorecer la publicación de aquellas ideas

científicas susceptibles de interpretarse como una justificación del *status quo* político. Si las ideas sociobiológicas estuviesen siendo difundidas porque pueden interpretarse de ese modo, la sociobiología estaría cumpliendo una función ideológica *aun cuando ningún sociobiólogo se estuviese apartando individualmente de las normas razonables de la objetividad científica*. Resultados científicos perfectamente objetivos pueden ponerse a disposición de un uso ideológico.

Estoy utilizando aquí una idea que ya exploramos en el Apartado 3.7 referente a lo que significa asignar una función a algo. ¿Qué quiere decir que el corazón tiene la función de bombear sangre, pero no la de hacer ruido? Una posibilidad es que el enunciado sobre la función haga una afirmación acerca de por qué está ahí el corazón: el corazón persiste porque bombea sangre, no porque haga ruido. Al atribuir una función ideológica a la sociobiología, los críticos están haciendo una afirmación acerca de por qué persiste esa clase de ideas.

Entendida de este modo, esa afirmación funcional no es una verdad evidente. Se necesita un argumento empírico que demuestre que alguna parte del proceso de producción/difusión/aceptación está sesgada, y que el sesgo se debe a la intención de promover ciertos objetivos políticos. Las afirmaciones elocuentes, pero poco sinceras, sobre los sesgos de los medios de comunicación lo tienen, no obstante, bastante difícil para reunir pruebas que apoyen pretensiones de este tipo.

Tomemos una explicación funcional de la persistencia de una idea que es bastante distinta, y posiblemente más sencilla. Malinowski (1922) quiso explicar por qué los habitantes de las islas de los mares del Sur contaban con elaborados rituales relacionados con la pesca en alta mar, pero no para la pesca en agua dulce. Su explicación fue que pescar en alta mar es mucho más peligroso que pescar en agua dulce, y que los rituales se desarrollaron con respecto a lo primero porque reducen el miedo.

Para comprobar la conjetura de Malinowski habría que investigar al menos dos hipótesis. La primera —los rituales realmente reducen el miedo— podría ser investigada mediante un experimento en el que sólo algunos individuos, pero no otros, fuesen expuestos a los rituales. Pretenderíamos saber si el primer grupo tiene menos miedo que el segundo. Si los rituales de alta mar

reducen verdaderamente el miedo, lo siguiente sería averiguar si los rituales persisten *porque* tienen ese efecto. En conexión con ello, nos gustaría saber si los rituales persistirían aun cuando no redujesen el miedo. Después de todo, es posible que los rituales simplemente fomenten la solidaridad del grupo y existan por eso, lo cual no tiene mucho que ver con sus efectos sobre el miedo. El que otros rituales pudieran persistir por razones que no guarden relación alguna con la reducción del miedo haría aún menos claro el que los rituales para la pesca en alta mar persistan porque reducen el miedo. Tal vez el experimento relevante consistiera, en este caso, en hacer más segura la pesca en alta mar. ¿Se marchitarían entonces los rituales?

Para documentar la afirmación de que la sociobiología tiene una función ideológica podemos plantear un par de preguntas similares. Las ideas sociobiológicas, ¿convencen realmente a la gente de que las desigualdades existentes son legítimas e inevitables? Esta cuestión no se resuelve simplemente viendo lo que los sociobiólogos *dicen*. El asunto es ver qué impacto tienen sobre el público distintas lecturas, libros y artículos. ¿Acepta la gente que lee sociobiología el *status quo* político más que los miembros de algún grupo de control? La respuesta no es evidente, pero podría ser que así fuera.

Si es que las ideas sociobiológicas tienen tal consecuencia, el segundo paso sería determinar si persisten *porque* tienen ese efecto. ¿Persistiría este tipo de teorías si dejasen de ser entendidas como una justificación del *status quo*? Lo mismo que en el caso de los rituales para la pesca en alta mar, la respuesta no es obvia. Pudiera ser que la teorización sociobiológica estuviese impulsada por una dinámica de investigación científica que promoviese ese programa de investigación aun cuando nadie lo interpretase como algo con implicaciones políticas. Después de todo, la evolución del comportamiento es un atractivo campo de problemas para los biólogos. Tal vez algunas ideas sociobiológicas persistan por razones puramente científicas.

He dicho antes que la cuestión de si la sociobiología tiene una función ideológica puede ser más complicada que la cuestión de si los rituales para la pesca en alta mar cumplen la función de reducir el miedo. Una razón es que la sociobiología no consiste en una idea única, sino que se trata de un entramado de varias ideas

laxamente conectadas entre sí, pero elaboradamente conectadas con diversos elementos del resto de la biología. Es posible que algunos temas de la sociobiología persistan por razones ideológicas, en tanto que otros se mantengan a flote por razones plenamente científicas. Del mismo modo que no hay una respuesta simple y global a la pregunta de si la sociobiología es *cierta*, tampoco la hay a la de si la sociobiología cumple la función de justificar determinados órdenes políticos. Una investigación seria de cualquiera de los dos asuntos debe proceder poco a poco.

Los críticos acusan a la sociobiología de ser una ideología y no una ciencia. Los sociobiólogos declaran que sus motivos son científicos y que son los críticos (algunos de ellos marxistas) los que tienen motivos ideológicos. Dejando de lado todas estas injurias, hay aquí una cuestión relativa a la sociología de las ideas que merece tomarse en consideración. No sería una tremenda sacudida para el talante científico el considerar la posibilidad de que las ideas *religiosas* pudieran persistir por razones que no tienen nada que ver con su verdad. Los habitantes de las islas de los mares del Sur llevan a cabo rituales para apaciguar a los dioses; los rituales persisten, pero no porque haya dioses que respondan a las plegarias de los nativos. Cuando este tipo de explicación se aplica al contenido de la ciencia, resulta más difícil para los científicos enfrentarse a la cuestión con objetividad. Con todo, merece explorarse científicamente la posibilidad de que ciertas ideas científicas se mantengan por razones distintas a la garantía de las pruebas. Esta sugerencia no debe aceptarse a la ligera, pero tampoco debe descartarse sin estudio.

7.3. Antropomorfismo *versus* puritanismo lingüístico

La siguiente crítica a la sociobiología que me propongo considerar tiene que ver con sugerencias como la que cito más abajo, que fue propuesta por David Barash en su libro *The Whispering Within* (1979, págs. 54, 55):

«Mucha gente puede ofenderse ante la idea de la violación en animales, pero el término parece totalmente apropiado cuando examinamos lo que sucede. Entre los patos, por ejemplo, es típica la formación temprana de las parejas en el sistema

reproductivo, y los dos compañeros se entregan a elaborados y predecibles intercambios conductuales. Cuando el rito culmina finalmente en la monta, macho y hembra están claramente de acuerdo. Pero a veces un macho extraño sorprende a una hembra ya emparejada e intenta forzarla a una cópula inmediata, sin pararse en ninguno de los rituales de cortejo habituales y en contra de las evidentes y vigorosas protestas de ella. Si es que esto no es una violación, ciertamente se le parece mucho.

»La violación entre los humanos no es en modo alguno tan simple, influida como está por una capa extremadamente compleja de actitudes culturales. No obstante, la violación en el ánade real y el adulterio del pájaro azul pueden tener un cierto grado de relevancia para el comportamiento humano. Tal vez los violadores humanos, en sus modos criminalmente desviados, estén haciendo lo mejor que pueden para maximizar su eficacia. De ser así, no son tan diferentes del ánade real soltero sexualmente excluido. Otra cuestión es que, estén o no dispuestos a admitirlo, a muchos machos humanos les resulta estimulante la idea de una violación. Eso no los convierte en violadores, pero les añade algo más en común con los ánades reales. Y una tercera cuestión: durante la guerra por Bangladesh entre India y Paquistán, varios millares de mujeres hindúes fueron violadas por soldados paquistaníes. Uno de los principales problemas con los que hubieron de enfrentarse estas mujeres fue el rechazo de sus esposos y familiares. Una pauta cultural, por supuesto, pero claramente coincidente con la biología.»

Los críticos mantienen que hay tres errores escondidos en ésta y otras explicaciones similares de la sociobiología. Primero, hay *antropomorfismo*: un término («violación») diseñado para ser aplicado al ser humano se extiende a otras especies. En segundo lugar, hay un *adaptacionismo* acrítico: se inventa una explicación para el comportamiento del ánade real que no está bien sustentada por los datos. En tercer lugar, la explicación adaptacionista del rasgo en los patos revierte de nuevo a nuestra propia especie.

No voy a abordar aquí la segunda crítica; quiero centrarme en la primera y en la tercera. ¿Por qué es un error pensar que un comportamiento humano sea «el mismo» que un rasgo observado en alguna especie no humana? ¿Y por qué habría de ser una equivocación el pensar que la explicación de un rasgo encontrado en una especie no humana sea también aplicable al caso humano?

Para abordar estas preguntas voy a pasar a otro ejemplo, que es uno de los favoritos de la sociobiología: el hecho de que exista la evitación del incesto. Prácticamente todas las culturas humanas restringen o prohíben a los individuos reproducirse con parientes cercanos. Ciertamente, los faraones del antiguo Egipto se comprometían en matrimonios de hermano y hermana, pero esto es, con

mucho, la excepción, y no la regla. La explicación sociobiológica de la evitación del incesto es que la endorreproducción incrementa la probabilidad de que la descendencia posea dos copias de genes deletéreos recesivos. En consecuencia, la selección natural ha sido la causa de nuestra exorreproducción.

Esta explicación sociobiológica es igualmente aplicable a humanos y no humanos. Pero esa explicación no niega que los seres humanos sean únicos; el ser humano evita ese comportamiento en parte porque tiene el tabú del incesto. Un tabú es un sistema de creencias y valores institucionalizado socialmente. El ser humano, a diferencia de otros organismos, evita el incesto (en la medida en que lo hace) a causa de las creencias y valores que posee.

La explicación sociobiológica de la evitación del incesto es, pues, que el ser humano es único en un aspecto, pero no lo es en otro. Desde un punto de vista evolucionista, los humanos evitamos el incesto por la misma razón que otras especies. Sin embargo, el mecanismo próximo que lleva al ser humano a evitar la endorreproducción es distinto del que lleva a esa evitación a miembros de otras especies.

Esta idea se representa en la Figura 7.2. Consideremos alguna especie de insectos *X* que tenga poca endorreproducción porque los individuos se dispersan del nido antes de aparearse al azar. Aunque el ser humano y la especie *X* eviten la endorreproducción por la misma razón evolutiva, los mecanismos próximos son diferentes. Estamos utilizando aquí la distinción de Mayr (1961) entre explicaciones próximas y últimas (Apartado 1.2). Cuando los sociobiólogos explican la evitación del incesto en el ser humano apelando a la ventaja selectiva de la exorreproducción, no pretenden describir qué es lo que ocurre en la mente del ser humano. Simplemente, tratan de describir causas evolutivas, no mecanismos psicológicos (próximos).

De aquí se sigue que la pregunta «¿Por qué el ser humano evita el incesto?» puede abordarse en dos niveles de análisis. Se podría intentar buscar una respuesta bien discutiendo la psicología humana, bien proporcionando una explicación evolucionista. Pero esto no significa adoptar el punto de vista de los sociobiólogos acerca del incesto. Lo que planteo es que *las respuestas psicológicas y las evolucionistas no están en conflicto.*

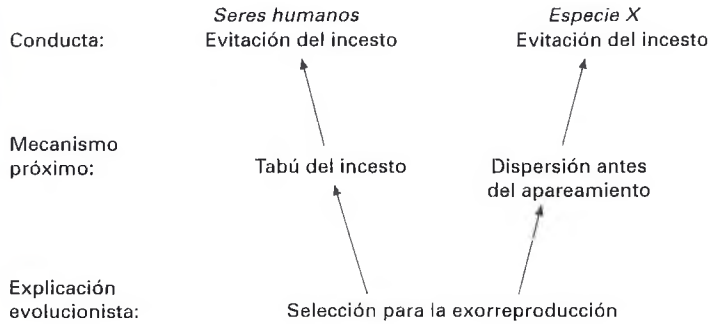


FIGURA 7.2. Aun cuando los seres humanos eviten aparearse con parientes cercanos por la misma razón *evolutiva* que los miembros de la especie *X*, de ello no se sigue que la conducta esté bajo el control del mismo *mecanismo próximo* en las dos especies.

Esta idea posee una relevancia considerable para evaluar la explicación que daba Barash de la violación en el ser humano. Se dice en ocasiones que la violación (humana) debe entenderse como un acto de violencia, y no como un acto sexual. La idea que está detrás de esta afirmación es que lo que desean los violadores es ejercer poder sobre sus víctimas; no es el deseo sexual lo que mueve al violador, sino el deseo de intimidar, humillar y castigar (Brownmiller, 1975). No voy a entrar a valorar si esta hipótesis sobre la psicología de la violación es correcta o no. El asunto es que es bastante compatible con la explicación sociobiológica. De acuerdo con Barash, la violación ha evolucionado a causa de la ventaja reproductiva que supone para los violadores; esto no dice nada, *per se*, sobre los motivos psicológicos que inducen a los violadores a hacer lo que hacen.

Esta observación no resuelve nuestra pregunta inicial de si la violación ha de definirse ampliamente, de modo que también sea aplicable a organismos no humanos, o de forma estricta, de modo que aparezca como algo exclusivamente humano. La distinción entre las explicaciones próximas y las evolucionistas muestra que, cualquiera que sea el modo de definir el comportamiento, cabe formular tanto cuestiones psicológicas como evolucionistas acerca de por qué tiene lugar la violación. Volvamos ahora al asunto de la definición amplia frente a la estricta.

CUADRO 7.2. *Incesto*

La explicación sociobiológica de la evitación del incesto predice que el incesto va a ser poco común. Pero, ¿hasta qué punto es poco común? Eso depende de cómo se defina el «incesto». Si se define estrictamente como reproducción entre parientes próximos, obtendremos una respuesta, pero si se define más ampliamente como contacto sexual entre parientes próximos, obtendremos otra. Partiendo de lo comunes que sean los abusos sexuales a los niños, tal vez el problema no es ya determinar por qué el incesto es tan raro, sino por qué es tan común.

Aun cuando adoptemos la definición más estricta del incesto, sigue abierta la cuestión de lo raro que debe ser el incesto para que la explicación sociobiológica sea aceptada. ¿Podemos quitar valor a una tasa de reproducción entre parientes cercanos distinta de cero como compatible con el modelo evolucionista? ¿Cuánto incesto tendría que haber para que llegáramos a la conclusión de que la explicación evolucionista queda desconfirmada? Presumiblemente, no hay un valor umbral.

Es posible que el enfoque comparado (Apartado 5.5) resulte más prometedor. Descubramos cuánta reproducción hay entre parientes próximos dentro de distintas especies, incluida también la nuestra. Abordemos después el problema de explicar el patrón de variación encontrado. La mera idea de que la endorreproducción es deletérea no será suficiente. En algunas especies, el apareamiento entre hermano y hermana es corriente; en otras, es poco común. Si nos libramos de la pregunta simple de «¿Por qué el ser humano evita el incesto?» y la sustituimos por un problema comparado, nuestra tarea será más difícil, pero también más interesante.

Aunque las elecciones terminológicas puedan parecer arbitrarias, muchas veces reflejan supuestos acerca de cómo deben organizarse los problemas de investigación. Si la violación se define como «reproducción forzada», ese término reúne ciertos comportamientos, pero deja fuera otros. Del mismo modo, si se define como «un acto de violencia sexual motivado por el deseo de ejercer poder», ciertos comportamientos quedarán incluidos, pero otros no.

De acuerdo con el uso ordinario, la violación puede tener lugar sin reproducción. Puede consistir en actos heterosexuales orales o anales, y también en actividades homosexuales forzadas. Pero la definición de violación como «reproducción forzada» no contaría tales actos como violaciones. Barash quería encontrar una explicación común de la actividad de reproducción forzada en el ser humano y en el ánade real, pero esta manera de formu-

lar el problema no implica ninguna obligación especial de que la misma explicación dé cuenta también de la conducta no reproductiva. Por lo mismo, aquellos que definen la violación como «un acto de violencia sexual motivado por el deseo de ejercer poder» querrán ofrecer una explicación común del intercambio heterosexual forzado y de los otros actos sexuales que mencionábamos antes. Pero estos últimos no se sentirán especialmente obligados a dar una explicación de la violación que también sea aplicable al comportamiento del ánade real. Toda elección terminológica coloca en primer plano un cierto conjunto de actividades que demandan una explicación común, y relega a un segundo plano otro conjunto de actos, que conforman otro problema explicativo independiente.

Estos conflictos entre taxonomías de conductas reflejan la diferencia entre lo que significa «sexo» para los biólogos evolucionistas y lo que significa en el lenguaje ordinario. Para el biólogo evolucionista, el sexo es una forma distintiva de reproducción que se da en muchas plantas y animales. En el lenguaje común, la actividad sexual incluye la actividad reproductiva, pero no se limita a ella. Uno de los factores importantes que convierten un acto en «sexual», en este sentido vernáculo, son las intenciones de los participantes.

No es obvio en absoluto que toda actividad sexual, ni siquiera la mayor parte de ella, en el sentido vernáculo del término, deba ser entendida en los términos de la selección natural. La mente y la cultura humanas han hecho una elaboración asombrosamente compleja de la sexualidad. Entender el comportamiento sexual en términos de su relación con la reproducción puede no ser más prometedor que entender los hábitos alimenticios en términos de su contribución a la nutrición. Lo mismo que estos últimos son algo más que comer para sobrevivir, así hay en el sexo algo más que la mera reproducción.

Cuando Barash sugiere que «violación» es un rasgo que se encuentra tanto en el ser humano como en el ánade real, está diciendo que la explicación del rasgo en una de esas especies tiene en común una parte sustancial con su ocurrencia en la otra. Podemos utilizar los conceptos de *homología* y *homoplasia*, discutidos en el Capítulo 6, para recorrer algunas de las opciones. Las homologías, recordemos, son semejanzas heredadas sin modifica-

ción de un antepasado común. Las homoplasias son semejanzas que han evolucionado de forma independiente en cada uno de los dos linajes. Consideremos dos especies, *E1* y *E2*, que muestren un mismo rasgo *R*. En la Figura 7.3 se esquematizan tres posibles explicaciones de esa semejanza.

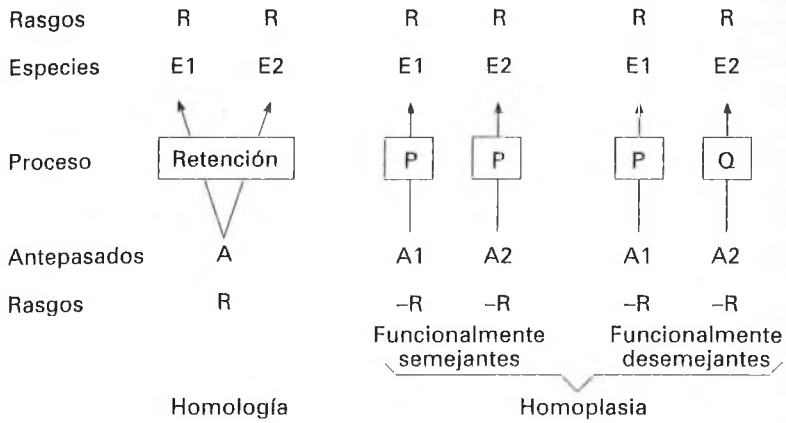


FIGURA 7.3. Tres contextos para la evolución de una semejanza entre las especies *E1* y *E2*. Pueden compartir el rasgo *R* como una homología, como una homoplasia funcionalmente semejante o como una homoplasia funcionalmente desemejante.

Para ilustrar la diferencia entre lo que denomino homoplasias funcionalmente semejantes y funcionalmente desemejantes consideremos dos ejemplos. Las alas de las aves y las alas de los insectos son homoplasias, pero su evolución se debe a razones funcionales muy similares. En ambos linajes, las alas han evolucionado porque ha existido selección para el vuelo, y las alas facilitan el vuelo. Consideremos, en contraposición, el hecho de que tanto los lagartos como los helechos sean verdes. Esta coloración similar no ha sido heredada de un antepasado común; además, la razón por la que ese color ha evolucionado en un linaje no tiene funcionalmente nada en común con la razón por la que ha evolucionado en el otro. La existencia de alas en las aves y en los insectos es una *homoplasia funcionalmente semejante*; la existencia del verdor en los lagartos y en los helechos es una *homoplasia funcionalmente desemejante*.

Cuando Barash aplica el término «violación» tanto al ser humano como al ánade real, lo que pretende con el uso del mismo término es indicar que los comportamientos son o bien homólogos, *o bien* funcionalmente semejantes. Lo que esta idea sociobiológica excluye es que la aparente semejanza entre los comportamientos sea superficial y, en último término, engañosa.

Los sociobiólogos y sus críticos estarían de acuerdo en que el «verdor» de lagartos y helechos es una homoplasia funcionalmente desemejante. Otros rasgos resultan más controvertidos. La «violación» es el ejemplo que he venido discutiendo, pero la cuestión surge también en relación con otras explicaciones de la sociobiología. Por ejemplo, Wilson (1978) sugiere que la homosexualidad en el ser humano ha evolucionado por la misma razón que han evolucionado castas estériles entre los insectos sociales. Las obreras estériles ayudan a sus hermanas a reproducirse. Lo que se sugiere es que los homosexuales no se reproducen, pero indirectamente promueven sus genes (incluidos los «genes para la homosexualidad») en la siguiente generación, al ayudar a los miembros heterosexuales de su familia en los cuidados infantiles.

El término «homosexualidad» requiere una mayor claridad. Una vez que ésta se alcance, es importante ver qué consecuencias que sean sometibles a verificación se desprenden de la propuesta de Wilson. Por ejemplo, ¿predice su hipótesis que toda familia debiera contar con descendientes homosexuales (del mismo modo que todo nido de una especie de insectos sociales cuenta con trabajadores estériles)? Además, la hipótesis parece predecir también que aquellas especies en las que haya mayores cuidados parentales deberían contar con más «actividad homosexual» que las especies en que los cuidados son menores.

Cuando los críticos de la sociobiología ponen objeciones a la aplicación de términos tales como el de «violación» a organismos no humanos, los sociobiólogos suelen replicar que quienes les critican están tratando de limitar la terminología sin ninguna buena razón. Después de todo, «selección» era un término que implicaba elección consciente, hasta que Darwin vio el interés de usarlo en un «sentido más amplio y metafórico». Los críticos acusan a la sociobiología de antropomorfismo; los sociobiólogos acusan a los críticos de puritanismo lingüístico. Es fácil pensar, a partir de esas

acusaciones y contraacusaciones, que la disputa que hay por detrás no es sustantiva. Después de todo, de nosotros depende el cómo definamos nuestros términos, y seguramente no hay un problema serio detrás de qué definición sea «realmente» correcta (véase la discusión sobre las definiciones en el Cuadro 1.1). Pero desechar las disputas terminológicas de esta manera es pasar por alto la cuestión sustantiva que subyace a ellas. El problema real es la homología y la homoplasia funcionalmente semejante, por un lado, en contraposición con la homoplasia funcionalmente desemejante, por el otro.

7.4. Ética

Los sociobiólogos han abordado dos clases de cuestiones muy diferentes en torno a la ética. La primera se refiere a por qué creemos los enunciados éticos que creemos. Si se trata de creencias éticas que mantienen todas las culturas humanas, entonces la evolución puede ayudar a explicar por qué tales creencias son universales. También los valores que varían de unas culturas a otras han sido objeto de interés de los sociobiólogos; por ejemplo, a través de la hipótesis promovida por Alexander (1979, 1987) de que el ser humano ajusta su conducta para maximizar su eficacia. Ninguna de estas empresas puede rechazarse *a priori*; todo depende de hasta qué punto una hipótesis resulte apoyada por datos concretos.

Al abordar el problema de explicar la moralidad, es importante despiezar el fenómeno al que llamamos «moralidad». Más que preguntar si la «moralidad» es producto de la selección natural, debemos centrarnos en alguna *proposición* concreta acerca de la moralidad. Aun cuando la evolución pudiera ayudar a explicar por qué las sociedades humanas poseen códigos morales, una cuestión distinta es si la evolución ayuda a explicar los contenidos específicos de esos códigos (Ayala, 1987). Tal vez haya una explicación evolutiva sencilla de por qué ninguna sociedad reivindica el infanticidio universal. Por otra parte, no está claro en absoluto que la teoría de la evolución ayude a explicar por qué la opinión sobre la moralidad de la esclavitud cambió tan radicalmente en Europa durante el siglo XIX. En vez de

buscar alguna «explicación de la moralidad» arrolladoramente global, es mejor proceder por partes.

El segundo tipo de cuestiones relativas a la ética que los sociobiólogos han tratado tiene un carácter completamente distinto. En ocasiones, se ha afirmado que la teoría de la evolución puede decirnos cuáles son nuestras obligaciones éticas. Otras veces se ha mantenido que los hechos de la evolución muestran que la ética es una ilusión: aunque la evolución nos lleve a *creer* que hay diferencia entre el bien y el mal, en realidad no existe tal cosa (Ruse y Wilson, 1986; Ruse, 1986). En ambos casos, se piensa que la teoría de la evolución nos dice qué enunciados éticos son verdaderos (si es que alguno lo es). Éste es el tipo de proyecto que me propongo discutir a continuación.

Una opinión extendida, pero en modo alguno universal, entre los científicos es que *todos los hechos son hechos científicos*. Puesto que los enunciados éticos (enunciados acerca de lo que está bien y lo que está mal) no forman parte del objeto de ninguna ciencia, se deduce que no hay hechos éticos. La idea es que en ciencia hay opiniones y hechos; en ética sólo hay opiniones.

Permítasenos decir que un enunciado describe algo subjetivo si su verdad depende de lo que crea un sujeto; por el contrario, un enunciado describe algo objetivo cuando su verdad o falsedad es independiente de lo que alguien crea. «La gente cree que las Rocosas están en América del Norte» describe algo subjetivo. «Las Rocosas están en América del Norte», por otro lado, describe algo objetivo. Cuando se estudia geografía, hay un lado subjetivo y un lado objetivo; hay opiniones sobre geografía, pero además hay hechos geográficos objetivos.

Actualmente mucha gente piensa que la esclavitud está mal. Este enunciado describe algo subjetivo. Aparte de esta extendida creencia, ¿hay algún hecho concerniente a la cuestión de si la esclavitud es realmente mala? El *subjetivismo ético*, que es la expresión que voy a utilizar, mantiene que en ética no hay hechos objetivos: en ética hay opiniones y nada más.

De acuerdo con el subjetivismo, ninguno de los enunciados siguientes es verdadero:

El asesinato siempre está mal.
El asesinato es permisible en algunas ocasiones.

Ingenuamente, podría parecer que el uno o el otro ha de ser cierto. Los subjetivistas no están de acuerdo. Según ellos, ningún enunciado ético es verdadero. Puede entenderse que Hume (1739, pág. 688 de la traducción castellana, vol. 2) apoya el subjetivismo en el siguiente pasaje, extraído de su *Tratado de la naturaleza humana*:

«... tampoco consiste la moralidad en ninguna *cuestión de hecho* que pueda ser descubierta por el entendimiento. ... Sea el caso de una acción reconocidamente viciosa: el asesinato intencionado, por ejemplo. Examinadlo desde todos los puntos de vista posibles, a ver si podéis encontrar esa cuestión de hecho o existencia a que llamáis *vicio*. Desde cualquier punto que lo miréis, lo único que encontraréis serán ciertas pasiones, motivos, voliciones y pensamientos. No existe ninguna otra cuestión de hecho incluida en esta acción. Mientras os dediquéis a considerar el objeto, el vicio se os escapará completamente. Nunca podréis descubrirlo hasta el momento en que dirijáis la reflexión a vuestro propio pecho y encontréis allí un sentimiento de desaprobación que en vosotros se levanta contra esa acción. ... Está en vosotros mismos, no en el objeto».

Para Hume, la totalidad de lo ético ha de encontrarse en los sentimientos del sujeto acerca del asesinato; además, no hay un hecho objetivo sobre si el asesinato es realmente malo.

El *realismo ético* entra en conflicto con el subjetivismo ético. El realismo afirma que en la ética hay hechos, además de opiniones. Aparte de los sentimientos que a uno le produzca el asesinato intencionado, está también la cuestión de si la acción es realmente incorrecta. El realismo no defiende que sea siempre evidente qué acciones son correctas y cuáles incorrectas: los realistas saben que la incertidumbre y el desacuerdo rodean a muchos problemas éticos. Pero, para el realista, hay verdades en ética que son independientes de la opinión de cualquiera.

Este libro no es el lugar para emprender un tratamiento en profundidad de la disputa entre subjetivismo y realismo. Pero sí quiero discutir dos argumentos que intentan demostrar que el subjetivismo ético es verdadero. Mi posición es que ninguno de esos argumentos resulta convincente.

El primero tiene su origen en una distinción lógica que estableció Hume entre lo que voy a denominar *enunciados-es* y *enunciados-debe*. Un *enunciado-es* describe lo que ocurre sin hacer ningún juicio moral acerca de si esa situación es buena o mala. Por otro lado, un *enunciado-debe* hace un juicio moral acerca de las características morales (corrección, incorrección, etc.) que tiene una ac-

ción o clase de acciones. Por ejemplo, «Todos los años mueren miles de personas por disparos de armas de fuego en Estados Unidos» es un enunciado-es; «Es un error que las armas de fuego no estén reguladas» es un enunciado-debe.

Hume defendía la tesis de que los enunciados-debe no pueden deducirse exclusivamente de enunciados-es. Por ejemplo, él consideraría el siguiente argumento como deductivamente inválido:

Torturar a la gente por diversión causa un gran sufrimiento.

Torturar a la gente por diversión está mal.

La conclusión no se sigue deductivamente de las premisas. Pero si añadimos una premisa más, el argumento puede hacerse deductivamente válido:

Torturar a la gente por diversión causa un gran sufrimiento.
Está mal causar gran sufrimiento.

Torturar a la gente por diversión está mal.

Nótese que este segundo argumento, a diferencia del primero, contine un enunciado-debe como una de sus premisas. Según la tesis de Hume, *un argumento deductivamente válido para una conclusión-debe ha de tener al menos una premisa-debe.*

El término «falacia naturalista» se suele aplicar a todo intento de deducir enunciados-debe partiendo exclusivamente de premisas-es. La terminología es un tanto engañosa: fue G. E. Moore, en sus *Principia Ethica* (1903), quien inventó la idea de una «falacia naturalista», idea que difiere de la que nosotros acabamos de comentar. De todos modos, como la mayor parte de los que discuten sobre ética evolucionista suelen utilizar la denominación de Moore para referirse a la idea de Hume, también yo les seguiré aquí. La tesis de Hume es que la falacia naturalista es, de hecho, una falacia: no se puede deducir un *debe* a partir de un *es*.

La tesis de Hume, por sí misma, no implica subjetivismo. Pero desempeña un papel en el siguiente argumento a favor del subjetivismo:

(A1) (1) No pueden deducirse válidamente enunciados-debe partiendo exclusivamente de premisas-es.

(2) Si los enunciados-debe no pueden deducirse válidamente partiendo exclusivamente de premisas-es, entonces ningún enunciado-debe es verdadero.

Ningún enunciado-debe es verdadero.

La premisa (1) es la tesis de Hume. La premisa (2), que es necesaria para llegar a la conclusión subjetivista, es un *supuesto reduccionista*, según el cual, para que un enunciado-debe sea verdadero, debe reducirse exclusivamente a (ser deducible exclusivamente de) sus premisas.

Mis dudas acerca del argumento (A1) se centran en la premisa (2). ¿Por qué el hecho de que la ética no pueda deducirse a partir puramente de proposiciones-es habría de demostrar que ningún enunciado ético es verdadero? ¿Por qué no pueden ser verdaderos los enunciados éticos, pese a ser irreductibles? Conviene darse cuenta de que la tesis de Hume concierne a los argumentos *deductivos*. No pueden deducirse teorías acerca de entidades inobservables a partir de premisas que se refieran estrictamente a entidades observables, pero esto no constituye una razón para pensar que las teorías acerca de inobservables sean siempre no verdaderas.

Hay todavía otra lección que podemos extraer de la tesis de Hume. Cuando se usan premisas biológicas para defender alguna conclusión ética, ha de haber supuestos éticos por detrás. Cuando éstos se sacan a la luz, los argumentos parecen muchas veces bastante implausibles. Por ejemplo, Wilson (1980, pág. 69) señala que, puesto que el comportamiento homosexual se encuentra en la naturaleza, es tan «plenamente "natural" como el comportamiento heterosexual». ¿Podemos concluir a partir de ahí que no hay nada de inmoral en la homosexualidad? Podemos, siempre que estemos dispuestos a añadir alguna premisa más de naturaleza ética (por ejemplo, que todos los comportamientos «naturales» son moralmente permisibles). Más recientemente, se ha afirmado que esa misma conclusión ética se desprende de la hipótesis de que puede haber un componente genético en la homosexualidad. Aunque la conclusión ética merece toda mi simpatía, pienso que estos argumentos, por sí mismos, son débiles. Estoy seguro de que hay rasgos que podemos encontrar en la naturaleza (y rasgos que tengan un componente genético) y a los que pueden hacerse

objeciones morales. La homofobia es una mala cosa, pero éstos son malos argumentos contra ella.

Quiero considerar ahora un segundo argumento a favor del subjetivismo ético. Se trata de un argumento que afirma que las creencias éticas no pueden ser verdaderas debido a que las creencias que poseemos acerca del bien y el mal son puramente producto de la evolución. Una formulación alternativa de esta idea sería que el subjetivismo debe ser verdadero porque nuestros puntos de vista éticos son producto de la socialización que experimentamos en la primera infancia. Estas dos ideas pueden combinarse del siguiente modo:

(A2) Creemos los enunciados que creemos a causa de nuestra evolución y a causa de algunos hechos de nuestra socialización.

Ningún enunciado ético es verdadero.

Los filósofos suelen estar dispuestos a criticar rápidamente este tipo de argumentos por cometer la denominada *falacia genética*. Aquí «genético» no tiene nada que ver con cromosomas; un argumento genético describe la génesis (el origen) de una creencia y trata de extraer alguna conclusión acerca de la verdad o de la plausibilidad de dicha creencia.

La opinión poco favorable que tienen muchos filósofos acerca de los argumentos genéticos refleja una distinción filosófica estándar entre el *contexto de descubrimiento* y el *contexto de justificación*. Esta distinción, subrayada por el lógico Gottlob Frege, fue ampliamente secundada por los positivistas. Hempel (1965b) cuenta la historia del químico Kekulé, quien trabajaba en el problema de la determinación de la estructura del benceno. Después de una larga jornada en el laboratorio, se hallaba mirando distraídamente al fuego. Tuvo la visión de un par de serpientes girando, agarradas cada una de la cola de la otra, formando un círculo. Kekulé, en un golpe de intuición creativa, llegó a la idea del anillo de benceno.

El hecho de que Kekulé tuviera esta idea al tiempo que sufría una alucinación no tiene nada que ver con que el benceno tenga o no una estructura de anillo. Queda para los psicólogos el describir el contexto de descubrimiento (los procesos psicológicos idiosin-

crásicos que condujeron a Kekulé a esta intuición). Después de tener la idea, pudo realizar experimentos y reunir pruebas. Este último conjunto de consideraciones concierne a la lógica de la justificación.

Estoy de acuerdo en que no se puede *deducir* si la hipótesis de Kekulé era verdadera o falsa partiendo del hecho de que la idea se le ocurriera durante un sueño. Pero sobreinterpretar este punto es una equivocación. Yo sugiero que puede haber argumentos genéticos perfectamente razonables. Y serán *no* deductivos en su forma.

Consideremos un ejemplo. Supongamos que yo entro un día en mi clase de introducción a la filosofía con la idea de que voy a decidir cuánta gente hay en el aula por el procedimiento de extraer un papelito de una urna. En la urna hay cien papelitos, cada uno de ellos con un número diferente. Llego a la urna, saco un papelito que dice «78», y anuncio que creo que hay exactamente 78 personas presentes.

Con seguridad, es razonable concluir que mi creencia es probablemente incorrecta. Tal conclusión está justificada por el proceso que me llevó a esa creencia. Si es así, el siguiente es un argumento genético perfectamente sensato:

Sober ha decidido que hay 78 personas en el aula extrayendo al azar el número 78 de una urna.

p ═══════════════

No es verdad que haya 78 personas en el aula.

He dibujado una línea doble entre las premisas y la conclusión para indicar que no se supone que el argumento sea deductivamente válido. La p a la izquierda de la doble línea representa la probabilidad que la premisa confiere a la conclusión. Afirmo que p es alta en este argumento.

Es bastante cierto que no se puede *deducir* que una proposición sea falsa partiendo de una descripción de cómo alguien ha llegado a tal creencia. Pero no veo razón para pensar que el contexto de descubrimiento nunca proporcione prueba alguna sobre la verdad (o la plausibilidad) de una creencia. Si esto es correcto, debemos tener cuidado y distinguir dos formulaciones diferentes de lo que se supone implica la falacia genética:

(1) Las conclusiones acerca de la verdad de una proposición no pueden *deducirse válidamente* a partir de premisas que describan cómo ha llegado alguien a creer tal proposición.

(2) Las conclusiones acerca de la verdad de una proposición no pueden *inferirse* a partir de premisas que describan cómo ha llegado alguien a creer tal proposición.

Yo pienso que (1) es verdadera, pero (2) es falsa. La inferencia abarca más que la inferencia deductiva. Llego a la conclusión de que el argumento (A2) a favor del subjetivismo ético no puede descartarse simplemente afirmando que comete «la falacia genética».

El argumento genético referido a cómo he alcanzado mi creencia sobre el número de personas presentes en el aula es convincente. ¿Por qué? Porque *la causa de que yo haya llegado a esa creencia no tiene que ver en absoluto con que la creencia sea verdadera o no.* Cuando se da esta *relación de independencia*, el argumento genético muestra que la creencia es implausible. Por el contrario, cuando se da una *relación de dependencia*, la descripción de la génesis de la creencia puede llevar a la conclusión de que probablemente la creencia es correcta.

Como ejemplo de cómo los argumentos genéticos pueden mostrar que lo que uno cree es probablemente verdadero, pensemos en mi colega Rebos, quien decidió que había 104 personas en su clase de filosofía por el procedimiento de contar cuidadosamente a los presentes. Considero que la premisa del siguiente argumento confiere una alta probabilidad a la conclusión:

Rebos ha contado cuidadosamente a las personas presentes en su clase y, en consecuencia, cree que había 104 personas.

p ———————————

Había 104 personas presentes en la clase de Rebos.

Cuando Rebos llevó a cabo su recuento metódico, lo que hizo que creyera que había 104 personas *no* era independiente de cuántas personas había realmente allí. Como el proceso de formación de la creencia se vio influido de un modo adecuado por el número real de personas presentes en el aula, estamos dispuestos a aceptar que una descripción del contexto de *descubrimiento* proporciona una *justificación* de la creencia resultante.

Volvamos ahora al argumento a favor del subjetivismo ético resumido en (A2). Tal y como muestra la comparación entre Sober y Rebos, (A2) está incompleto. Tenemos que añadir alguna premisa acerca de cómo está relacionado el proceso por el que llegamos a nuestras creencias morales con aquellas creencias morales que son verdaderas (si es que alguna lo es). Supongamos que estuviéramos de acuerdo con la siguiente tesis:

(S) Los procesos que determinan las creencias morales que mantiene la gente son totalmente independientes de qué enunciados morales sean verdaderos (si es que alguno lo es).

Esta proposición, de ser cierta, apoyaría la siguiente conclusión: *Las creencias morales que tenemos actualmente son probablemente falsas.*

Lo primero a advertir acerca de esta conclusión es que *no* dice que el subjetivismo ético sea correcto. Dice que nuestras creencias morales *actuales* son probablemente falsas, no que *todos* los enunciados éticos sean falsos. Tenemos aquí una importante diferencia entre (A2) y los argumentos genéticos, bastante legítimos, sobre Sober y Rebos. Claramente, un argumento genético podría hacer plausible la tesis de que los enunciados éticos en los que resulta que creemos sean falsos. Pero yo no veo cómo puede mostrar que *ningún* enunciado ético sea verdadero.

El siguiente aspecto a considerar acerca del argumento a favor del subjetivismo atañe al supuesto (S). Para decidir si (S) es verdadero, necesitaríamos describir: (1) los procesos que llevan a la gente a alcanzar sus creencias éticas, y (2) los hechos del mundo, si es que los hay, que convierten esas creencias en verdaderas o falsas. Después tendríamos que demostrar que (1) y (2) son totalmente independientes uno de otro, tal como afirma (S).

El argumento (A2) ofrece una respuesta muy breve para (1): cita la «evolución» y la «socialización». Con respecto al problema (2), el argumento no dice nada en absoluto. Evidentemente, si el subjetivismo fuese correcto, no habría hechos éticos que convirtiesen en verdaderas las creencias éticas. Pero *suponer* que el subjetivismo sea verdadero en el contexto de este argumento pide la cuestión.

Como (A2) dice sólo algo acerca de (1) y nada en absoluto acerca de (2), sugiero que es imposible decir, a partir de este

argumento, si (S) es correcto. Después de todo, muchas de nuestras creencias provienen bien de la evolución, bien de la socialización. Las creencias matemáticas son de esta clase, pero eso no muestra que ningún enunciado matemático sea verdadero (Kitcher, 1985). Concluyo que (A2) es un argumento débil a favor del subjetivismo.

No es implausible pensar que muchas de nuestras creencias éticas actuales sean confusas. Yo me inclino a pensar que la moralidad es una de las últimas fronteras que el conocimiento humano puede aspirar a cruzar. Aún más difícil que el problema de comprender los secretos del átomo, de la cosmología y de la genética, es la cuestión de cómo debemos orientar nuestra vida. Esta cuestión nos resulta más difícil de captar porque está oscurecida por el autoengaño: tenemos un poderoso interés por no mirar directamente a la cara a las cuestiones morales. No es extraño que la humanidad haya tardado tanto tiempo en recorrer una distancia tan modesta. Las creencias morales generadas por la superstición y los prejuicios probablemente *sean* falsas. Las creencias morales con esta suerte de pedigrí merecen ser socavadas por los argumentos genéticos. No obstante, de esta crítica de algunos elementos de la moralidad existente no se puede concluir que el subjetivismo ético sea correcto.

7.5. Modelos de evolución cultural

En la actualidad hay un interés y una controversia considerables en torno a la aplicación de las ideas biológicas a las ciencias sociales. La sociobiología es la más conocida de estas iniciativas. Varios asuntos filosóficos de los planteados por la sociobiología se han discutido en este capítulo. En este apartado quiero discutir un movimiento menos conocido dentro de la biología: un movimiento que se esfuerza por extender las ideas evolucionistas a fenómenos de las ciencias sociales, pero no de la forma concebida por la sociobiología. Cavalli-Sforza y Feldman (1981) y Boyd y Richerson (1985) han propuesto varios modelos de evolución cultural. Estos autores se han distanciado de los errores que encuentran en la sociobiología. En particular, su objetivo es describir cómo pueden evolucionar los rasgos culturales por razones que nada tienen que

ver con las consecuencias que tengan dichos rasgos para la supervivencia y el éxito reproductivo. En un sentido muy real, los modelos de estos autores describen cómo la mente y la cultura pueden desempeñar un papel irreductible y autónomo en el cambio cultural.

Con el fin de aclarar cómo difieren estos modelos de las ideas propuestas por la sociobiología, puede ser útil describir algunas formas simples en las que pueden diferir los modelos de selección natural. Tal y como se verá, voy a utilizar «selección» y otros términos de un modo más amplio de lo que es costumbre en la teorización sobre evolución.

Dada una serie de objetos que muestran variación, ¿qué habrá que tomar de este conjunto para que evolucione por selección natural? Utilizo aquí «evolucione» para indicar que cambia la frecuencia de alguna característica de la población. Hay dos ingredientes que son cruciales. El primero es que los objetos difieran con respecto a alguna característica que suponga una diferencia en su capacidad para sobrevivir y reproducirse. Además, debe haber algo que garantice que la descendencia se parezca a los progenitores. El primero de esos ingredientes es la *eficacia* diferencial; el segundo, la *heredabilidad* (Lewontin, 1970).

En la mayor parte de los modelos estándar de selección natural, la descendencia se parece a los progenitores porque está presente un modo genético de transmisión. Y los rasgos difieren en eficacia porque algunos organismos tienen más crías que otros. Puede parecer extraño decir que «tener crías» sea un modo de medir la eficacia y que transmitir genes sea una forma de asegurar la heredabilidad, como si pudiera haber otros. Pero mis razones para decir estas cosas quedarán claras enseguida.

Una manera —la más directa— de aplicar las ideas evolucionistas al comportamiento humano es afirmando que alguna característica psicológica o cultural ha llegado a ser común en nuestra especie por un proceso de selección del tipo que acabamos de describir. Éste es, en esencia, el tipo de explicación que utiliza Wilson (1975).

La segunda forma que puede adoptar un proceso de selección mantiene la idea de que la eficacia se mide por el número de crías que un organismo produce, pero deja de lado la de que los fenotipos relevantes se transmitan genéticamente. Por ejemplo, si

las características se transmiten porque las crías imitan a sus padres, puede tener lugar un proceso de selección sin la mediación de los genes.

El tabú del incesto constituye un ejemplo hipotético de cómo podría ocurrir esto. Supongamos que la evitación del incesto es ventajosa porque los individuos con ese rasgo producen más descendencia viable que los individuos que no lo poseen. Si las crías *aprenden* de sus padres a evitar el incesto, la frecuencia del rasgo en la población puede evolucionar. Esto podría suceder sin que hubiera ninguna diferencia genética entre aquellos que evitan el incesto y los que no lo hacen (Colwell y King, 1983).

En este segundo tipo de modelo de selección, la mente y la cultura desplazan a uno de los ingredientes, pero no al otro, que encontramos en los modelos del primer tipo. En éstos, un modo de transmisión genético trabaja codo con codo con un concepto de eficacia definida en términos de resultado reproductivo, lo que he denominado «tener crías». En el segundo tipo de modelos, el resultado reproductivo se mantiene como medida de la eficacia, pero el modo de transmisión genético es sustituido por un modo psicológico. El aprendizaje puede proporcionar la heredabilidad requerida en la misma medida que los genes.

La tercera forma de aplicar la idea de selección natural abandona los dos ingredientes presentes en el primer tipo. El modo de transmisión no es genético, y la eficacia no se mide por el número de crías que tiene un organismo. Según este tercer tipo, los individuos adquieren sus ideas porque se ven expuestos a las ideas de sus progenitores, de sus iguales y de la generación de sus progenitores; las pautas de transmisión pueden ser verticales, horizontales y oblicuas. Un individuo expuesto a esta mezcla de ideas no tiene por qué conceder a todas ellas la misma credibilidad. Algunas pueden resultarle más atractivas que otras. De ser así, la frecuencia de las ideas de la población puede evolucionar. Adviértase que, en este caso, no es necesario que los organismos difieran en su capacidad de supervivencia ni en su grado de éxito reproductivo. Algunas ideas prenden, en tanto que otras pasan. En este tercer tipo de modelos de selección, las ideas se extienden del mismo modo que se extiende algo contagioso.

La *teoría de la firma* en economía (discutida en Hirshliefer, 1977) es un ejemplo de este tercer tipo de modelos de selección.

Supongamos que se quiere explicar por qué los negocios se comportan como maximizadores del beneficio. Una hipótesis podría ser que los gerentes son individuos racionales y bien informados sobre la economía, que ajustan inteligentemente su comportamiento para habérselas con las condiciones del mercado. Llamémosla hipótesis del aprendizaje. Otra hipótesis alternativa podría ser que los gerentes no son especialmente racionales, pero que las empresas ineficaces van a la bancarrota, desapareciendo, por tanto, del mercado. Esta segunda hipótesis plantea un proceso de selección del tercer tipo. El modo de transmisión no es genético; una empresa se agarra a la misma estrategia de mercado por inercia (no porque los genes de los gerentes pasen a sus sucesores). Además, la eficacia biológica no cumple ningún papel. Las empresas sobreviven diferencialmente, pero ello no requiere que los gerentes individuales mueran ni se reproduzcan.

Otro ejemplo de los modelos del tercer tipo puede encontrarse en algunas versiones de la *epistemología evolucionista*. Popper (1973) sugiere que las teorías científicas compiten entre sí en una lucha por la existencia. Las teorías mejores se difunden entre la población de investigadores; las inferiores hacen mutis. Otros modelos de epistemología evolucionista están estructurados de forma parecida (Toulmin, 1972; Campbell, 1974; Hull, 1988).

Las tres formas que pueden adoptar los modelos de selección quedan resumidas en la Figura 7.4. «Aprendizaje» debe entenderse aquí en un sentido amplio. No exige algo demasiado cognitivo; puede consistir simplemente en imitación. Lo mismo es aplicable a

Tres tipos de modelos de selección

	Heredabilidad	*Eficacia*
I	Genes	Tener hijos
II	Aprendizaje	Tener hijos
III	Aprendizaje	Tener seguidores

FIGURA 7.4. Los procesos de selección del tipo I son los típicos en las discusiones sobre la evolución «biológica»; los del tipo III son propios de las discusiones sobre la evolución «cultural». Los del tipo II son, por así decir, intermedios.

«tener seguidores»: todo lo que implica es una influencia exitosa mediada por el aprendizaje.

El paralelismo entre los tipos I y III es instructivo. En los procesos del tipo I, los individuos producen un número diferente de crías en virtud de los fenotipos que poseen (que se transmiten genéticamente); en los del tipo III, los individuos producen un número distinto de seguidores en virtud de los fenotipos que poseen (que se transmiten por aprendizaje).

Puede decirse con propiedad que los modelos de selección de características culturales que sean de los tipos I o II proporcionarán un tratamiento «biológico» de los rasgos en cuestión. Los modelos del tipo III, por otra parte, no proponen explicaciones biológicas en absoluto. En los modelos del tipo III, el modo de transmisión y la razón de la supervivencia y la replicación de ideas diferenciales pueden tener una base cultural completamente autónoma.

Esta división tripartita es, por supuesto, consistente con la existencia de modelos que combinen dos o más de estos tipos de procesos. Mi taxonomía describe «tipos puros», por así decirlo, aunque en ocasiones sea interesante considerar modelos en los que se mezclen varios tipos puros. Éste es frecuentemente el caso en los ejemplos desarrollados por Cavalli-Sforza y Feldman (1981) y por Boyd y Richerson (1985), uno de los cuales paso a describir ahora.

En el siglo XIX, en las sociedades occidentales acaecía un interesante cambio demográfico que tuvo tres etapas. Primero, las oscilaciones en la tasa de defunciones debidas a epidemias y hambrunas se hicieron al mismo tiempo menos frecuentes y menos extremas. Posteriormente, la tasa de mortalidad general empezó a disminuir. La tercera parte de la transición demográfica fue un drástico descenso de la tasa de natalidad.

¿Por qué disminuyó la fertilidad? Desde un punto de vista estrictamente darwiniano, este cambio es sorprendente. Una característica que *incremente* el número de descendientes viables y fértiles se extenderá bajo la selección natural, al menos cuando el proceso se conceptualiza como un modelo del tipo I. Cavalli-Sforza y Feldman no se ven tentados a apelar a la teoría del tamaño óptimo de puesta, desarrollada por Lack (1954), según la cual un padre puede aumentar, por el procedimiento de tener

menos crías, el número de crías que sobreviven hasta la edad adulta. Esta opción darwiniana no es plausible, puesto que las mujeres de la Europa occidental del siglo XIX podrían haber tenido más hijos viables de los que, de hecho, tuvieron. La gente no quedaba atrapada por el lazo que Lack atribuía a sus pájaros.

El rasgo de tener menos crías conlleva una reducción de la eficacia biológica. El rasgo se extendió *a pesar de* su eficacia biológica, no *a causa* de ella. En Italia, las mujeres pasaron de tener alrededor de cinco hijos, como media, a tener aproximadamente dos. El nuevo rasgo era mucho menos eficaz que el anterior al que desplazaba.

Cavalli-Sforza y Feldman se centran en el problema de explicar cómo se extendió la nueva costumbre. Una explicación posible es que se redujera gradual y simultáneamente la fertilidad de las mujeres de todos los estratos sociales. Una segunda posibilidad es que hubiera dos rasgos drásticamente diferentes en competición y que el desplazamiento de uno por el otro corriera en cascada desde las clases sociales más altas a las inferiores. La primera hipótesis, que postula una difusión gradual de la innovación, dice que la fertilidad disminuyó de 5 a 4,8, después a 4,5 y así sucesivamente, ocurriendo este proceso simultáneamente en todas las clases. La segunda hipótesis dice que el rasgo de tener cinco hijos competía con el rasgo de tener dos, y que el nuevo carácter estaba en vía franca de desplazar al más tradicional entre la gente culta, antes de que el mismo proceso se iniciara entre la gente menos culta. Hay pruebas que favorecen la segunda, al menos en ciertas zonas de Europa.

Cavalli-Sforza y Feldman recalcan que este cambio demográfico no podría haber tenido lugar si los rasgos pasaran sólo de madres a hijas. Este punto sigue siendo cierto tanto si la fertilidad es heredada genéticamente como si es aprendida. Una mujer que posea el nuevo rasgo se lo pasará a menos descendientes que otra mujer que posea el rasgo viejo, si es que una hija estuviera influida únicamente por su madre.

Lo que requiere ese proceso es alguna forma de mezcla de transmisión horizontal y oblicua. Es decir, el comportamiento reproductivo de una mujer debe resultar influido por sus iguales y por individuos de la generación de su madre. Sin embargo, no bastará con que una mujer adopte el comportamiento que encuen-

tra representado en la media del grupo por el que resulta influida. Es preciso que el tamaño menor de la familia le resulte a la mujer más atrayente que el tamaño mayor, aun cuando muy pocos de sus iguales posean la nueva característica. En otras palabras, debe haber un «sesgo de transmisión» en favor del nuevo rasgo.

Tener una familia reducida resultó más atrayente que tener una familia amplia, a pesar de que el primer rasgo tuviera una eficacia darwiniana menor que el segundo. Cavalli-Sforza y Feldman demuestran cómo puede modelarse, a partir de ideas extraídas de la teoría de la evolución, el mayor atractivo de la familia de tamaño reducido. Pero, cuando esas ideas biológicas se aplican a un contexto cultural, se está hablando de eficacia cultural, no biológica. El modelo que elaboran estos autores acerca de la transición demográfica combina dos procesos de selección. Cuando la eficacia se define en términos de tener hijos, hay selección *en contra* de tener una familia reducida. Cuando se define en términos del atractivo psicológico de una idea, hay selección *que favorece* la reducción del tamaño de la familia. Cavalli-Sforza y Feldman muestran cómo el proceso cultural puede vencer al biológico; supuesto que el rasgo es suficientemente atractivo (y sus modelos tienen la virtud de dotar a esta idea de sentido cuantitativo), ese rasgo puede evolucionar a pesar de su inutilidad darwiniana.

¿Qué hemos de hacer con el programa de investigación en cuyo seno se generan modelos como éste? Los biólogos interesados por la cultura se sienten a menudo sorprendidos por la ausencia de teorías generales viables en las ciencias sociales. Toda la biología está unida por la teoría de la evolución biológica (Apartado 1.2). Puede ser que el progreso en las ciencias sociales se vea dificultado porque no existe ninguna teoría general de la evolución cultural.

Las semejanzas entre el cambio cultural y genético son palpables. Y al menos algunas de las desemejanzas pueden tenerse en cuenta cuando los modelos biológicos se aplican a otro campo. Por ejemplo, sabemos que la variación biológica es «no-direccional»; las mutaciones no ocurren porque sean beneficiosas. Por contraposición, las ideas *no* se inventan al azar; los individuos crean a menudo nuevas ideas —en ciencia, por ejemplo— precisamente porque pueden ser útiles. Otra desemejanza relacionada

concierne a la distinción entre genotipo y fenotipo y a la idea de que no hay «herencia de características adquiridas» (Apartado 4.4). Estos principios pueden no tener análogos directos en la transmisión de tipo cultural.

Estas desemejanzas entre el cambio cultural y el genético no demuestran que sea inútil o imposible desarrollar modelos de evolución cultural asentados en los recursos matemáticos de la biología de poblaciones. Estas y otras diferencias estructurales entre la evolución cultural y la biológica pueden fácilmente ser tomadas en consideración en los modelos del cambio cultural.

Otra de las reservas que se han expresado en torno a los modelos de evolución de la cultura es que atomizan las características culturales. Tener dos hijos en vez de cinco es una característica que se abstrae de una amplia red de rasgos interconectados. El problema es que, al escoger un único rasgo para su tratamiento teórico, perdemos de vista el contexto que confiere a ese rasgo un significado cultural.

Es importante darse cuenta de que justamente esta misma cuestión se ha planteado también en relación con la propia evolución biológica. Si se quiere conocer, por ejemplo, la frecuencia de la anemia falciforme en una población, no se puede ignorar el hecho de que ese rasgo está relacionado con la resistencia a la malaria. Tanto en la evolución cultural como en la biológica, es un error pensar que cada rasgo evoluciona independientemente de los demás. La cuestión es que los rasgos individuales deben entenderse en virtud de su relación con los demás.

Aunque las críticas que he revisado hasta ahora no parecen muy potentes, hay un hecho simple acerca de estos modelos que indica que su utilidad en las ciencias sociales puede ser limitada. En la medida en que estos modelos describen la cultura, están describiendo sistemas de transmisión cultural y las consecuencias evolutivas de los mismos. *Dado* que la idea de tener dos hijos era más atractiva que la de tener cinco, y *dados* los sistemas de transmisión horizontal y oblicua entonces vigentes, podemos ver por qué tuvo lugar la transición demográfica. Pero, como reconocen Cavalli-Sforza y Feldman, su modelo no describe *por qué* las mujeres cultas de la Italia del siglo XIX llegaron a preferir tener familias reducidas, ni tampoco *por qué* las pautas adoptadas por las clases superiores se difundieron en cascada a las inferiores. El modelo

describe las *consecuencias* del atractivo de una idea, no la *causa* que la hizo atractiva (distinción que ya introdujimos en el Apartado 1.6). Los historiadores, por otra parte, considerarán que el verdadero reto es identificar las causas.

Los modelos de transmisión cultural describen las consecuencias *cuantitativas* de los sistemas de influencia cultural. Los científicos sociales hacen inevitablemente supuestos *cualitativos* sobre las consecuencias de esos sistemas. Si esos supuestos cualitativos son erróneos en casos importantes y tales errores socavan realmente la plausibilidad de distintas explicaciones históricas, los científicos sociales tendrán razón al interesarse por esos modelos de la evolución cultural. Pero si los supuestos cualitativos son correctos, los historiadores tendrán escasos incentivos para tener en cuenta los detalles de dichos modelos.

La crítica que acabo de formular no es aplicable a varias de las ideas planteadas por Boyd y Richerson. Ellos afirman que los grupos humanos obedecen a un principio de transmisión cultural conformista (lo que significa que los individuos adoptan los rasgos que son comunes en su grupo) y que esta estrategia de aprendizaje ha evolucionado debido a las ventajas biológicas que proporciona a los individuos que emigran a nuevos grupos. Aquí encontramos un esfuerzo por describir *y* explicar la transmisión cultural. Pero no voy a evaluar ahora la cuestión de si esta propuesta bipartita está o no apoyada por los datos.

La distinción entre origen y consecuencia establecida en relación con los modelos de evolución cultural también es aplicable a algunas ideas de la epistemología evolucionista, incluidos los modelos evolucionistas del cambio científico. Pese a las diversas desemejanzas entre los genes y las ideas, la concepción de que la diversidad de ideas de una comunidad científica evoluciona por un proceso de «retención selectiva» posee una plausibilidad considerable (Campbell, 1974; Hull, 1988; véase también los comentarios de Dawkins, 1976 acerca de los «memes»). Pero entonces surge la pregunta de qué es lo que hace que una idea científica sea más «eficaz» que otra.

Los historiadores de la ciencia tratan la cuestión, aunque no con este lenguaje, cuando consideran las explicaciones «internalistas» y «externalistas» del cambio científico. ¿Suplanta una idea a otra por estar mejor confirmada por las observaciones? O, por el

contrario, ¿van y vienen las ideas científicas a causa de su utilidad ideológica, su regusto metafísico, o el poder e influencia de quienes las promulgan? Es claro que distintos episodios de cambio científico pueden tener diferentes explicaciones; incluso puede ser que un determinado cambio esté motivado por una pluralidad de causas. Los modelos evolucionistas del cambio científico nos vuelven a llevar inevitablemente a todos esos problemas estándar relativos a *por qué* cambian las ideas científicas. No parece perjudicial estar de acuerdo con que las teorías más eficaces son las que se difunden; pero el problema es saber qué es lo que hace que una teoría sea más eficaz.

Pese a mi crítica de los modelos de la evolución cultural, hay algo importante que esos modelos han conseguido. Un tema persistente en los debates sobre la sociobiología es la «importancia» relativa que debe otorgarse a la biología y a la cultura. He puesto entre comillas el término «importancia» porque reclama a gritos una aclaración. ¿Qué significa comparar la «fuerza» o la «potencia» de las influencias biológicas y culturales?

Una virtud de los modelos de la evolución cultural es que describen la cultura y la biología desde un marco común, de modo que sus contribuciones relativas a un determinado resultado resultan conmensurables. Lo que queda claro en estos modelos es que, al comparar la importancia de la biología y de la cultura, *el tiempo es esencial.* La cultura es muchas veces un determinante del cambio más potente que la evolución biológica porque los cambios culturales acaecen *más deprisa.* Cuando la eficacia biológica se calibra en términos de tener crías, su unidad temporal básica es de una generación. Calcúlese cuántos acontecimientos de replicación pueden ocurrir en ese mismo intervalo temporal cuando las entidades reproducidas son ideas que saltan de cabeza en cabeza. Las ideas se difunden tan deprisa que pueden anegar el impacto más lento (y, por ende, más débil) de la selección natural biológica.

Este punto recapitula un tema que introducíamos en el Apartado 4.3. En la evolución del altruismo biológico, la selección de grupo empuja en una dirección, pero la selección individual lo hace en la otra. Que el altruismo evolucione depende de las fuerzas relativas de esas presiones selectivas. Pero ¿qué significa «fuerza» en este contexto? Si la descendencia se parece exactamente a sus progenitores, la fuerza de la selección se mide por la

cantidad de cambio esperada *por unidad de tiempo*. Para que el altruismo evolucione debe producirse *con la rapidez suficiente* una supervivencia y una reproducción diferencial a nivel del grupo (i.e., extinción y colonización).

Existe una idea vaga acerca de la relación entre biología y cultura que los modelos de evolución cultural ayudan a dejar a un lado. Se trata de la idea de que la ciencia de la biología es «más profunda» que las ciencias sociales, y no sólo en el sentido de que se ha desarrollado más, sino también en el de que investiga causas más importantes. Hay una inclinación a pensar que si la selección darwiniana favorece a un rasgo y la evolución cultural favorece a otro, la influencia de la biología, por ser más profunda, superará al más superficial influjo de la cultura. Cavalli-Sforza y Feldman, y Boyd y Richerson merecen que se les reconozca el haber mostrado por qué esta opinión común descansa sobre una confusión.

La conclusión que hay que sacar de aquí no es que la selección cultural *deba* superar a la selección biológica cuando ambas entran en conflicto, sino que eso *puede* suceder. Una vez más, merece recordarse la semejanza con el conflicto entre selección individual y de grupo. Cuando dos procesos de selección se oponen, determinar cuál de ellos «gana» es una cuestión contingente. El hecho de que en la Italia del siglo XIX se produjese una reducción del tamaño de las familias no dice nada acerca de lo que sería verdadero de otros rasgos y en otras circunstancias. El cerebro humano *puede* convertirse en una herramienta versátil dentro de un enfoque adaptacionista del comportamiento humano. Que lo consiga o no es algo que ha de establecerse sobre la base de su valor en cada caso.

Una de las ideas estándar en teoría de la evolución es la de que un órgano tendrá características que no forman parte de la explicación causal de la evolución de dicho órgano (Apartado 4.2). El corazón hace ruido, pero ésa no es la razón por la que ha evolucionado el corazón: ha evolucionado porque bombea sangre. El hecho de que haga ruido es un *efecto colateral*; es evolutivamente *incidental* (Apartado 3.7). No debemos perder de vista esta distinción al considerar la mente/cerebro humano. Aunque el órgano haya evolucionado a causa de *algunos* de los rasgos que posee, esto no debe llevarnos a esperar que *todo* comportamiento producido por la mente/cerebro humano vaya a ser adaptativo. El cerebro

tiene presumiblemente muchos efectos colaterales; genera pensamientos y sentimientos que nada tienen que ver con la causa por la que ha evolucionado.

Tanto el cerebro como el corazón poseen rasgos que son adaptaciones y rasgos que son efectos evolutivos colaterales. Pero a esta semejanza debemos añadir una diferencia fundamental. Cuando mi corazón adquiere una cierta característica (p. ej., una reducción de la circulación), no hay ningún mecanismo en funcionamiento que haga que ese rasgo se difunda a otros corazones. Por el contrario, un pensamiento —incluso uno que sea neutral o aun perjudicial con respecto a mi supervivencia y reproducción— es algo que puede difundirse más allá de los confines del cerebro concreto en el cual tiene su origen. Los cerebros están ligados unos a otros por redes de influencia mutua; son esas redes las que permiten que las ideas que ocurren en una cabeza influyan sobre las ideas que ocurren en otras. Ésta es una organización que nuestros cerebros han efectuado, pero nuestros corazones, no.

La idea de que la evolución cultural puede anegar a la evolución biológica no implica que los procesos estándar de evolución biológica ya no operen en nuestra especie. Los individuos aún viven y mueren diferencialmente, y la mortalidad diferencial tiene muchas veces un componente genético. Este proceso biológico no resulta *borrado* por el advenimiento de la mente y la cultura: permanece en su lugar, pero junto a él está un segundo proceso de selección que se ha hecho posible por la mente humana.

Es bastante cierto que la evolución biológica ha producido el cerebro y que el cerebro es la causa de que nos comportemos como lo hacemos. Pero de aquí no se sigue que el cerebro desempeñe el papel de un mecanismo próximo pasivo que se limita meramente a implementar cualesquiera comportamientos que resulten aportar una ventaja darwiniana. La selección biológica ha producido el cerebro, pero éste ha puesto en marcha un potente proceso que contrarresta las presiones de la selección biológica. La mente es algo más que un dispositivo para generar los comportamientos que la selección biológica ha favorecido. Es la base de un proceso de selección peculiar, definido por sus propios criterios de eficacia y heredabilidad. La selección natural ha dado lugar a un proceso de selección que ha quedado flotando libremente.

Sugerencias para futuras lecturas

Caplan (1978) reúne algunas de las reservas iniciales en el debate sociobiológico, así como algunos documentos anteriores. Kitcher (1985) desarrolla detalladas críticas de lo que él denomina «sociobiología pop», pero tiene cosas positivas que decir acerca de otros trabajos sobre evolución de la conducta. Richards (1987) se centra principalmente en la historia de las explicaciones evolucionistas acerca de la mente y la conducta durante el siglo XIX. Ruse (1986) defiende que la teoría de la evolución puede arrojar luz sobre problemas filosóficos tradicionales acerca del conocimiento y los valores.

BIBLIOGRAFÍA

ALCOCK, J. (1989): *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, Sinauer. [Traducción castellana: *Comportamiento animal*, Barcelona: Salvat, 1978.]

ALEXANDER, R. (1979): *Darwinism and Human Affairs*, University of Washington Press.

—— (1987): *The Biology of Moral Systems*, Aldine de Gruyter.

ALLEE, W.; EMERSON, A.; PARK, O.; PARK, T., y SCHMIDT, K. (1949): *Principles of Animal Ecology*, W. B. Sanders.

ALLEN, E., *et al.* (1976): «Sociobiology —another biological determinism». Reimpreso en A. Caplan (ed.), *The Sociobiology Debate*, Nueva York: Harper & Row, 1978.

ÁLVAREZ, L.; ÁLVAREZ, W.; ASARO, F., y MICHEL, H. (1980): «Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction», *Science*, 208: 1095-1108.

AQUINO, TOMÁS DE (1265): *Suma Teológica*. En A. Pegis (ed.), *The Basic Writings of St. Thomas Aquinas*. Doubleday, 1955. [Traducción castellana: *Suma de Teología*, Madrid: Biblioteca de Autores Cristianos, 1957-1994.]

AXELROD, R. (1984): *The Evolution of Cooperation*, Basic Books. [Traducción castellana: *La evolución de la cooperación*, Madrid: Alianza Editorial, 1986.]

AYALA, F. (1974): «Introduction», en F. Ayala y T. Dobzhansky (eds.), *Studies in the Philosophy of Biology*. Macmillan. [Traducción castellana: *Estudios sobre filosofía de la biología*, Barcelona: Ariel, 1983.]

—— (1987): «The biological roots of morality», *Biology and Philosophy*, 2: 235-252.

BARASH, D. (1979): *The Whisperings Within*, Penguin.

BEATTY, J. (1980): «Optimal-design models and the strategy of model building in evolutionary biology», *Philosophy of Science*, 47: 532-561.

—— (1981): «What's wrong with the received view of evolutionary theory?», en P. Asquith y R. Giere (eds.), *PSA 1980*, vol. 2, Philosophy of Science Association, 397-426.

—— (1987): «On behalf of the semantic view», *Philosophy and Biology*, 2: 17-23.

BOORSE, C. (1976): «Wright on functions», *Philosophical Review*, 85: 70-86. Reimpreso en Sober (en prensa).

BOYD, R., y RICHERSON, P. (1985): *Culture and the Evolutionary Process*, University of Chicago Press.

BRANDON, R. (1978): «Adaptation and evolutionary theory», *Studies in the History and Philosophy of Science*, 9: 181-206.

—— (1982): «The levels of selection», en P. Asquith y T. Nickles (eds.), *PSA 1*, Philosophy of Science Association, 315-322. Reimpreso en Brandon y Burian (1984).

—— (1990): *Organism and Environment*, Princeton University Press.

BRANDON, R., y BURIAN, R. (1984): *Genes, Organisms, and Populations*, MIT Press.

BROCKMAN, J.; GRAFEN, A., y DAWKINS, R. (1979): «Evolutionary stable nesting strategy in a digger wasp», *Journal of Theoretical Biology*, 77: 473-496.

BROMBERGER, S. (1966): «Why-questions», en R. Colodny (ed.), *Mind and Cosmos*, University of Pittsburgh Press.

BROWNMILLER, S. (1975): *Against Our Will —Men, Women and Rape*, Bantam.

BURIAN, R. (1983): «Adaptation», en M. Grene (ed.), *Dimensions of Darwinism*, Cambridge University Press.

CAIN, A. J. (1989): «The perfection of animals», *Biological Journal of the Linnaean Society*, 36: 3-29.

CAMPBELL, D. (1974): «Evolutionary epistemology», en P. Schilpp (ed.), *The Philosophy of Karl Popper*, Open Court Publishing.

CAPLAN, A. (ed.). (1978): *The Sociobiology Debate*, Harper & Row.

CARTWRIGHT, N. (1979): «Causal laws and effective strategies», *Nous*, 13: 419-437.

CASSIDY, J. (1978): «Philosophical aspects of the group selection controversy», *Philosophy of Science*, 45: 575-594.

CAVALLI-SFORZA, L., y FELDMAN, M. (1981): *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*, Princeton University Press.

CHOROVER, S. (1980): *From Genesis to Genocide: The Meaning of Human Nature and the Power of Behavioral Control*, MIT Press.

CLUTTON-BROCK, T., y HARVEY, P. (1977): «Primate ecology and social organization», *Journal of the Zoological Society of London*, 183: 1-39.

COLWELL, R., y KING, M. (1983): «Disentangling genetic and cultural influences on human behavior: problems and prospects», en D. Rajecki (ed.), *Comparing Behavior: Studying Man Studying Animals*, Lawrence Erlbaum Publishers.

CRICK, F. (1968): «The origin of the genetic code», *Journal of Molecular Biology*, 38: 367-379.

CROW, J., y KIMURA, M. (1970): *An Introduction to Population Genetics Theory*, Burgess Publishing.

CUMMINS, R. (1975): «Fuuctional analysis», *Journal of Philosophy*, 72: 741-764. Reimpreso en Sober (en preparación-a).

DARWIN, C. (1859): *On the Origin of Species*, Harvard University Press, 1964. [Traducción castellana: *El origen de las especies por la selección natural*, 2 vols., Madrid: Ediciones Ibéricas, 1963. Otras ediciones: Barcelona: Zeus, 1970 y Barcelona: Bruguera, 1980.]

—— (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, Princeton University Press, 1981. [Traducción castellana: *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*, 2 vols., Madrid: Ediciones Ibéricas, 1966. Otras ediciones: Valencia: Prometeo, ¿1930?; Madrid: EDAF, 1963.]

DAWKINS, R. (1976): *The Selfish Gene*, Oxford University Press, 2.ª ed., 1989. [Traducción castellana de la 1.ª ed. inglesa: *El gen egoísta*, Barcelona: Labor, 1979.]

—— (1979): «Twelve misunderstandings of kin selection», *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51: 184-200.

—— (1982a): *The Extended Phenotype*, Freeman.

—— (1982b): «Universal Darwinism», en D. Bendall (ed.), *Evolution from Molecules to Men*, Cambridge University Press.

—— (1986): *The Blind Watchmaker*, Longman. [Traducción castellana: *El relojero ciego*, Barcelona: Labor, 1989.]

DEQUEIROZ, K., y DONOGHUE, M. (1988): «Phylogenetic systematics and the species problem», *Cladistics*, 4: 317-338.

DESCARTES, R. (1641): *Meditations on First Philosophy*. Traducido por Donald Cress. Hackett Publishing, 1979. [Traducción castellana del original: *Meditaciones metafísicas*, Madrid: Alfaguara, 1977.]

DOBZHANSKY, T. (1971): «Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*», en R. Creed (ed.), *Ecological Genetics and Evolution*, Blackwells.

—— (1973): «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution», *American Biology Teacher*, 35: 125-129.

DOOLITTLE, W., y SAPIENZA, C. (1980): «Selfish genes, the phenotypic paradigm, and genome evolution», *Nature*, 284: 601-603.

EDWARDS, A. (1972): *Likelihood*, Cambridge University Press.

EDWARDS, A., y CAVALLI-SFORZA, L. (1963): «The reconstruction of evolution», *Annals of Human Genetics*, 27: 105.

—— (1964): «Reconstruction of evolutionary trees», en V. Heywood y J. McNeill (eds.), *Phenetic and Phylogenetic Classification*, New York Systematics Association Publication 6: 67-76.

EELLS, E. (1984): «Objective probability theory theory», *Synthese*, 57: 387-444.

EHRLICH, P., y RAVEN, P. (1969): «Differentiation of populations», *Science*, 165: 1228-1232.

ELDREDGE, N. (1985): *The Unfinished Synthesis*, Oxford University Press.

ELDREDGE, N., y CRACRAFT, J. (1980): *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*, Columbia University Press.

ELDREDGE, N., y GOULD, S. (1972): «Punctuated equilibria, an alternative to phyletic gradualism», en T. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, Freeman Cooper.

ERESHEFSKY, M. (1991a): «The semantic approach to evolutionary theory», *Biology and Philosophy*, 6: 59-80.

—— (1991b): «Species, higher taxa, and the units of evolution», *Philosophy of Science*, 58: 84-101.

—— (1992): *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, MIT Press.

FARRIS, S. (1983): «The logical basis of phylogenetic analysis», en N. Platnick y V. Funk (eds.), *Advances in Cladistics*, vol. 2, Columbia University Press.

FELSENSTEIN, J. (1978): «Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading», *Systematic Zoology*, 27: 401-410.
—— (1981): «A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility», *Biological Journal of the Linnaean Society*, 16: 183-196.
—— (1983): «Parsimony methods in systematics—biological and statistical issues», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14: 313-333.
—— (1984): «The statistical approach to inferring evolutionary trees and what it tells us about parsimony and compatibility», en T. Duncan y T. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press.
FELSENSTEIN, J., y SOBER, E. (1986): «Likelihood and parsimony —an exchange», *Systematic Zoology*, 35: 617-626.
FISHER, R. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection*, Dover Books, 2.ª ed., 1957.
FORD, E. (1971): *Ecological Genetics*, Chapman and Hall.
FUTUYMA, D. (1982): *Science on Trial: The Case for Evolution*, Pantheon Books.
—— (1986): *Evolutionary Biology*, Sinauer.
GAFFNEY, E. (1979): «An introduction to the logic of phylogeny reconstruction», en J. Cracraft y N. Eldredge (eds.), *Phylogenetic Analysis and Paleonthology*, Columbia University Press.
GHISELIN, M. (1974): «A radical solution to the species problem», *Systematic Zoology*, 23: 536-544.
—— (1987): «Species concepts, individuality, and objectivity», *Biology and Philosophy*, 38: 225-242.
Gish, D. (1979): *Evolution? The Fossils Say No!* Creation-Life Publishers.
GOULD, S. (1980a): «Is a new and general theory of evolution emerging?», *Paleobiology*, 6: 119-130.
—— (1980b): *The Panda's Thumb*, Norton. [Traducción castellana: *El pulgar del panda*, Madrid: Blume, 1983.]
—— (1989): *Wonderful Life*, Norton. [Traducción castellana: *La vida maravillosa*, Barcelona: Crítica, 1991.]
GOULD, S., y LEWONTIN, R. (1979): «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm —a critique of the adaptationist programme», *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205: 581-598. [Traducción castellana (versión reducida): «La adaptación biológica», *Mundo Científico*, 1983, n.º 22: 214-223.]
GRIESMER, J., y WADE, M. (1988): «Laboratory models, causal explanations, and group selection», *Biology and Philosophy*, 3: 67-96.
GUYOT, K. (1987): «Specious individuals», *Philosophica*, 37: 101-126.
HALDANE, J. (1927): «A mathematical theory of natural and artificial selection, V: Selection and mutation», *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 23: 838-844.
—— (1932): *The Causes of Evolution*, Cornell University Press.
HAMILTON, W. (1964): «The genetical evolution of social behavior», *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
—— (1967): «Extraordinary sex ratios», *Science*, 156: 477-488.
HARPER, J. (1977): *Population Biology of Plants*, Academic Press.

HEMPEL, C. (1965a): *Aspects of Scientific Explanation and Other Essays in the Philosophy of Science*, Free Press.

—— (1965b): *Philosophy of Natural Sciences,* Prentice-Hall.

HENNIG, W. (1965): «Phylogenetic systematics», *Annual Review of Entomology*, 10: 97-116.

—— (1966): *Phylogenetic systematics*, University of Illinois Press. (Revisión y traducción de Hennig, 1950, *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.*)

HESSE, M. (1969): «Simplicity», en P. Edwards (ed.), *The Encyclopedia of Philosophy,* Macmillan.

HIRSHLIEFER, J. (1977): «Economics from a biological viewpoint», *Journal of Law and Economics*, 1: 1-52.

HORAN, B. (1989): «Functional explanations in sociobiology», *Biology and Philosophy*, 4: 131-158.

HULL, D. (1965): «The effect of essentialism on taxonomy —2000 years of stasis», *British Journal for the Philosophy of Science*, 15: 314-326; 16: 1-18.

—— (1970): «Contemporary systematic philosophies», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 19-54

—— (1974): *Philosophy of Biological Sciences*, Prentice-Hall.

—— (1976): «Informal aspects of theory reduction», en R. S. Cohen *et al.* (eds.), *PSA 1974*, Dordrecht, 653-670.

—— (1978): «A matter of individuality», *Philosophy of Science*, 45: 335-360. Reimpreso en Sober (en prensa).

—— (1980): «Individuality and selection», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 311-332.

—— (1988): *Science as a Process*, University of Chicago Press.

HUME, D. (1739): *Treatise of Human Nature*, Oxford University Press, 1968. [Traducción castellana: *Tratado de la naturaleza humana*, 2 vols. Madrid: Editora Nacional, 1977.]

—— (1779): *Dialogues Concerning Natural Religion*, Thomas Nelson and Sons, 1947. [Traducción castellana: *Diálogos sobre religión natural*, Buenos Aires: Aguilar, 1973.]

JABLONSKI, D. (1984): «Keeping time with mass extinctions», *Paleobiology*, 10: 139-145.

JACOB, F. (1977): «Evolution and tinkering», *Science*, 196: 1161-1166.

JANZEN, D. (1977): «What are dandelions and aphids?», *American Naturalist*, 111: 586-589.

JOHNSON, L. (1970): «Rainbow's end —the quest for an optimal taxonomy», *Systematic Zoology*, 19: 203-239.

JOSEPH, G. (1980): «The many sciences and the one world», *Journal of Philosophy*, 77: 773-790.

KETTLEWELL, H. (1973): *The Evolution of Melanism*, Oxford University Press.

KIM, J. (1978): «Supervenience and nomological incommensurables», *American Philosophical Quarterly*, 15: 149-156.

KIMURA, M. (1983): *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press.

KITCHER, P. (1982a): *Abusing Science: The Case Against Creationism*, MIT Press.

—— (1982b): «Genes», *British Journal for the Philosophy of Science*, 33: 337-359.
—— (1984): «Species», *Philosophy of Science*, 51: 308-333.
—— (1985): *Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature*, MIT Press.
COLMOGOROV, A. (1933): *Foundations of the Theory of Probability*, Chelsea.
CREBS, J., y DAVIES, N. (1981): *An Introduction to Behavioral Ecology*, Sinauer.
LACK, D. (1954): *The Optimal Regulation of Animal Numbers*, Oxford University Press.
LAKATOS, I. (1978): «Falsification and the methodology of scientific research programmes», en I. Lakatos, *The Methodology of Scientific Research Programmes: Philosophical Papers*, vol. 1. Cambridge University Press.
LAMARCK, J. (1809): *Zoological Philosophy*, University of Chicago Press, 1984. [Traducción castellana: *Filosofía zoológica*, Barcelona: Editorial Mateu, 1971.]
LAUDAN, L. (1977): *Progress and Its Problems*, University of California Press. [Traducción castellana: *El progreso y sus problemas*, Madrid: Encuentro, 1986.]
LEVINS, R. (1966): «The strategy of model building in population biology», *American Scientist*, 54: 421-431.
LEWONTIN, R. (1970): «The units of selection», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 1-14.
—— (1974): «The analysis of variance and the analysis of causes», *American Journal of Human Genetics*, 26: 400-411.
—— (1978): «Adaptation», *Scientific American*, 239: 156-169. [Traducción castellana: «Adaptación», *Investigación y Ciencia*, n.º 26, noviembre 1978.]
LEWONTIN, R., y DUNN, L. (1960): «The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse», *Genetics*, 45: 705-722.
LEWONTIN, R.; ROSE, S., y KAMIN, L. (1984): *Not in Our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature*, Pantheon. [Traducción castellana: *No está en los genes*, Barcelona: Editorial Crítica, 1987.]
LLOYD, E. (1988): *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, Greenwood.
LORENZ, K. (1966): *On Agression*, Methuen. [Traducción castellana: *Sobre la agresión: el pretendido mal*, Madrid: Siglo XXI, 1971.]
MADDISON, W.; DONOGHUE, M., y MADDISON, D. (1984): «Outgroup analysis and parsimony», *Systematic Zoology*, 33: 83-103.
MALINOWSKI, B. (1922): *Argonauts of the Western Pacific*, E. P. Dutton, 1961. [Traducción castellana: *Los argonautas del Pacífico Oeste*, Barcelona: Península, 1973.]
MAYNARD SMITH, J. (1977): *The Theory of Evolution*, Penguin. [Traducción castellana: *Teoría de la evolución*, Madrid: Editorial Istmo, 1972.]
—— (1978a): *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press.
—— (1978b): «Optimization theory in evolution», *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 31-56. Reimpreso en Sober (en prensa).
—— (1982): *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press.
—— (1989): *Evolutionary Genetics*, Oxford University Press.
MAYNARD SMITH, J., y PRICE, G. (1973): «The logic of animal conflict», *Nature*, 246: 15-18.

MAYR, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species*, Columbia University Press.
—— (1961): «Cause and effect in biology», *Science*, 134: 1501-1506. Reimpreso en E. Mayr, *Towards a New Philosophy of Biology*, Harvard University Press.
—— (1963): *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press. [Traducción castellana: *Especies animales y evolución*, Barcelona: Ediciones de la Universidad de Chile y Ediciones Ariel, 1968.]
—— (1974): «Teleological and teleonomic: a new analysis», *Boston Studies in the Philosophy of Science*, 14: 91-117. Reimpreso como «The multiple meanings of teleological» en E. Mayr, *Towards a New Philosophy of Biology*, Harvard University Press, 1988.
—— (1981): «Biological classification —towards a synthesis of opposing methodologies», *Science*, 214: 510-516.
MAYR, E., y ASHLOCK, P. (1991): *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill.
MICHOD, R., y SANDERSON, M. (1985): «Behavioral structure and the evolution of cooperation», en J. Greenwood y M. Slatkin (eds.), *Evolution: Essays in Honor of John Maynard Smith*, Cambridge University Press.
MILLS, S., y BEATTY, J. (1979): «The propensity interpretation of fitness», *Philosophy of Science*, 46: 263-288. Reimpreso en Sober (en prensa).
MISHLER, B., y DONOGHUE, M. (1982): «Species concepts —a case for pluralism», *Systematic Zoology*, 31: 491-503.
MITCHELL, S. (1987): «Competing units of selection? *Philosophy of Science*, 54: 351-367.
MOORE, G. (1903): *Principia Ethica*, Cambridge University Press, 1968. [Traducción castellana: *Principia Ethica*, México: Universidad Nacional Autónoma, 1959.]
MORRIS, H. (1974): *Scientific Creationism*, Creation-Life Publishers.
NELSON, G. (1979): «Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with historical note on Adanson's *Familles des Plantes* (1763-1764)», *Systematic Zoology*, 28: 1-21.
NELSON, G., y PLATNICK, N. (1981): *Systematics and Biogeography*, Columbia University Press.
NEYMAN, J. (1950): *First Course in Probability and Statistics*, Henry Holt.
NUMBERS, R. (1992): *The Creationists*, Knopf.
O'HARA, R. (en prensa): «Systematic generalization, historical fate, and the species problem», *Systematic Biology*.
ORGEL, L., y CRICK, F. (1980): «Selfish DNA: the ultimate parasite», *Nature*, 284: 604-607.
ORZACK, S., y SOBER, E. (en prensa): «Optimality models and the long-run test of adaptationism», *American Naturalist*.
OSPOVAT, D. (1981): *The Development of Darwin's Theory*, Cambridge University Press.
OSTER, G., y WILSON, E. (1978): *Caste and Ecology in the Social Instincts*, Princeton University Press.
PALEY, W. (1805): *Natural Theology*, Rivington.
PARKER, G. (1978): «Search for mates», en J. Krebs y N. Davies (eds.), *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*, Blackwells.
PARKER, G., y MAYNARD SMITH, J. (1990): «Optimality theory in evolutionary biology», *Nature*, 348: 27-33.

PATERSON, H. (1985): «The recognition concept of species», en E. Vrba (ed.), *Species and Speciation*, Transvaal Museum Monograph, 4: 21-29.

PATTERSON, C. (1980): «Cladistics», *Biologist*, 27: 234-240. Reimpreso en J. Maynard Smith (ed.), *Evolution Now*, Macmillan, 1982.

—— (1988): «The impact of evolutionary theories on systematics», en D. Hawksworth (ed.), *Prospects in Systematics*, Clarendon Press.

PLATNICK, N. (1979): «Philosophy and the transformation of cladistics», *Systematic Zoology*, 28: 537-546.

POPPER, K. (1959): *The Logic of Scientific Discovery*, Hutchinson. [Traducción castellana: *La lógica de la investigación científica*, Madrid: Editorial Tecnos, 1962.]

—— (1963): *Conjectures and Refutations*, Harper. [Traducción castellana: *El desarrollo del conocimiento científico: conjeturas y refutaciones*, Buenos Aires: Paidós, 1967.]

—— (1973): *Objective Knowledge*, Oxford University Press. [Traducción castellana: *Conocimiento objetivo*, Madrid: Editorial Tecnos, 1974.]

—— (1974): «Darwinism as a metaphysical research program», en P. Schilpp (ed.), *The Philosophy of Karl Popper*, Open Court.

PUTNAM, H. (1975): «Philosophy and our mental life», en *Mind, Language and Reality*, Cambridge University Press.

QUINE, W. (1952): «Two dogmas of empiricism», en W. Quine, *From a Logical Point of View*, Harvard University Press.

—— (1960): *Word and Object*, M.I.T. Press. [Traducción castellana:, *Palabra y objeto*, Barcelona: Labor, 1968.]

—— (1966): «On simple theories of a complex world», en W. Quine, *The Ways of Paradox and Other Essays*, Harvard University Press.

RAWLS, J. (1970): *A Theory of Justice*, Harvard University Press. [Traducción castellana: *Teoría de la justicia*, México: Fondo de Cultura Económica, 1993.]

REICHENBACH, H. (1956): *The Direction of Time*, University of California Press. [Traducción castellana: *El sentido del tiempo*, México: Universidad Nacional Autónoma de México, 1959.]

RICHARDS, R. (1987): *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior*, University of Chicago Press.

RIDLEY, M. (1986): *Evolution and Classification: The Reformation of Cladism*, Longman.

ROSE, M., y CHARLESWORTH, B. (1981): «Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*», *Genetics*, 97: 173-196.

ROSENBERG, A. (1978): «The supervenience of biological concepts», *Philosophy of Science*, 45: 368-386.

—— (1983): «Fitness», *Journal of Philosophy*, 80: 457-473.

—— (1985): *The Structure of Biological Science*, Cambridge University Press.

ROSENBERG, A., y WILLIAMS, M. (1985): «Fitness in fact and fiction», *Journal of Philosophy*, 82: 738-749.

RUSE, M. (1973): *The Philosophy of Biology*, Hutchinson. [Traducción castellana: *La filosofía de la biología*, Madrid: Alianza Editorial, 1979.]

—— (1980): «Charles Darwin on group selection», *Annals of Science*, 37: 615-630.

RUSE, M. (1986): *Taking Darwin Seriously*, Blackwells. [Traducción castellana: *Tomándose a Darwin en serio*, Barcelona: Salvat, 1987.]
—— (1988a): *But Is It Science?*, Prometheus Books.
—— (1988b): *Philosophy of Biology Today*, State University of New York Press.
RUSE, M., y WILSON, E. (1986): «Moral philosophy as applied science», *Philosophy*, 61: 173-192.
SALMON, W. (1984): *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*, Princeton University Press.
SCHAFFNER, K. (1976): «Reduction in biology —problems and prospects». En R. S. Cohen *et al.* (eds.), *PSA 1974*, Dordrecht, 613-632.
SHOEMAKER, S. (1984): *Identity, Cause, and Mind*, Cambridge University Press.
SIMPSON, G. (1961): *The Principles of Animal Taxonomy*, Columbia University Press.
SKYRMS, B. (1980): *Causal Necessity*, Yale University Press.
SMART, J. (1963): *Philosophy and Scientific Realism*, Routledge.
SNEATH, P., y SOKAL, R. (1973): *Numerical Taxonomy*, W. H. Freeman.
SOBER, E. (1981): «Holism, individualism, and the units of selection», en P. Asquith y R. Giere (eds.), *PSA 1980*, vol. 2, Philosophy of Science Association, 93-121.
—— (1984a): «Fact, fiction, and fitness», *Journal of Philosophy*, 81: 372-384.
—— (1984b): *The Nature of Selection*, M.I.T. Press.
—— (1984c): «Sets, species, and natural kinds —a reply to Philip Kitcher's "Species"». *Philosophy of Science*, 51: 334-341.
—— (1987a): «Does "fitness" fit the facts?», *Journal of Philosophy*, 84: 220-223.
—— (1987b): «What is adaptationism?», en J. Dupré (ed.), *The Latest of the Best*, M.I.T. Press.
—— (1988): *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*, M.I.T. Press.
—— (1990a): «Let's razor Ockham's razor», en D. Knowles (ed.), *Explanation and its Limits*, Cambridge University Press.
—— (1990b): «The poverty of pluralism —a reply to Sterelny and Kitcher», *Journal of Philosophy*, 87: 151-157.
—— (1992a): «Organisms, individuals, and the units of Selection», en F. Tauber (Ed.), *Organism and the Origins of Self*, Kluwer.
—— (1992b): «Screening-off and the units of selection», *Philosophy of Science*, 59: 142-152.
—— (en prensa): *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, M.I.T. Press, 2.ª ed.
—— (en prensa): «Evolutionary altruism, psychological egoism, and morality: disentangling the phenotypes», en M. Nitecki (ed.), *Evolutionary Ethics*, SUNY Press.
SOBER, E., y LEWONTIN, R. (1982): «Artifact, cause, and genic selection», *Philosophy of Science*, 47: 157-180.
SOKAL, R., y CROVELLO, T. (1970): «The biological species concept —a critical evaluation», *American Naturalist*, 104: 127-153.
STANLEY, S. (1979): *Macroevolution: Patterns and Process*, W. H. Freeman.
STERELNY, K., y KITCHER, P. (1988): «The return of the gene», *Journal of Philosophy*, 85: 339-361.

TEMPLETON, A. (1989): «The meaning of species and speciation —a genetic perspective», en D. Otte y J. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, Sinauer.

THOMPSON, P. (1988): *The Structure of Biological Theories*, SUNY Press.

TOULMIN, S. (1972): *Human Understanding*, Princeton University Press. [Traducción castellana: *La comprensión humana*, Madrid: Alianza Editorial, 1977.]

TRIVERS, R. (1972): «The evolution of reciprocal altruism», *Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.

—— (1985): *Social Evolution*, Benjamin Cummings.

VAN VALEN, L. (1976): «Ecological species, multispecies, and oaks», *Taxon*, 25: 233-239.

VRBA, E. (1980): «Evolution, species, and fossils: how does life evolve?», *South African Journal of Science*, 76: 61-84.

WADE, M. (1978): «A critical review of models of group selection», *Quarterly Review of Biology*, 53: 101-114.

WATERS, K. (1986): *Models of natural selection: from Darwin to Dawkins*, Tesis doctoral, Indiana University.

—— (1991): «Tempered realism about the forces of selection», *Philosophy of Science*, 58: 553-573.

WHITEHOUSE, H. (1973): *Towards an Understanding of the Mechanism of Heredity*, St. Martin's.

WILEY, E. (1981): *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, John Wiley.

WILLIAMS, G. (1966): *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press.

—— (1985): «A defense of reductionism in evolutionary biology», en R. Dawkins y M. Ridley (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, vol. 2. Oxford University Press.

WILLIAMS, M. (1973): «The logical basis of natural selection and other evolutionary controversies», en M. Bunge (ed.), *The Methodological Unity of Science*, D. Reidel.

WILSON, D. (1980): *The Natural Selection of Populations and Communities*, Benjamin Cummings.

—— (1990): «Weak altruism, strong group selection», *Oikos*, 59: 135-140.

WILSON, D., y DUGATKIN, L. (1991): «Nepotism *vs.* tit-for-tat or, why should you be nice to your rotten brother?», *Evolutionary Ecology*, 5: 291-299.

WILSON, D., y SOBER, E. (1989): «Reviving the superorganism», *Journal of Theoretical Biology*, 136: 337-356.

WILSON, E. (1975): *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press. [Traducción castellana: *Sociobiología: la nueva síntesis*, Barcelona: Omega, 1980.]

—— (1978): *On Human Nature*, Harvard University Press. [Traducción castellana: *Sobre la naturaleza humana*, México: Fondo de Cultura Económica, 1980.)

—— (1980): «Comparative social theory». En S. McMurrin (ed.), *The Tanner Lectures on Human Values*, University of Utah Press.

WIMSATT, W. (1979): «Reduction and reductionism», en P. Asquith y H. Kyburg (eds.), *Current Research in Philosophy of Science*, *Philosophy of Science Association*, 352-377.

WIMSATT, W. (1980): «Reductionistic research strategies and their bases in the units of selection controversy», en T. Nickles (ed.), *Scientific Discovery*, vol. 2. D. Reidel.

WRIGHT, L. (1976): «Functions», *Philosophical Review*, 85: 70-86. Reimpreso en Sober (en prensa).

WRIGHT, S. (1931): «Evolution in Mendelian populations», *Genetics*, 16: 97-159.

—— (1945): «*Tempo and Mode in Evolution:* A critical review», *Ecology*, 26: 415-419.

—— (1968): *Evolution and the Genetics of Populations 1*, University of Chicago Press.

WYNNE-EDWARDS, V. (1962): *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Oliver and Boyd.

ÍNDICE ANALÍTICO

Alianza Universidad

Volúmenes publicados

569 John Sullivan: **El nacionalismo vasco radical (1959-1986)**

570 Quentin Skinner (compilación): **El retorno de la gran teoría en las ciencias humanas**

571 Adam Przeworski: **Capitalismo y socialdemocracia**

572 John L. Austin: **Ensayos filosóficos**

573 Georges Duby y Guy Lardreau: **Diálogo sobre la historia**

574 Helmut G. Koenigsberger: **La práctica del imperio**

575 G. W. F. Hegel: **La diferencia entre el sistema de filosofía de Fichte y el de Schelling**

576 Martin Heidegger: **Conceptos fundamentales**

577 Juan Gil: **Mitos y utopías del descubrimiento, 1**

578 Lloyd G. Reynolds: **El crecimiento económico en el tercer mundo**

579 Julián A. Pitt-Rivers: **Un pueblo de la sierra: Grazalema**

580 Bernal Díaz del Castillo: **Historia verdadera de la conquista de Nueva España**

581 Giordano Bruno: **Expulsión de la bestia triunfante**

582 Thomas Hobbes: **Leviatán**

583 William L. Langer: **Enciclopedia de Historia Universal**
2. **La Edad Media**

584 S. Bowles, D. M. Gordon y T. E. Weisskopf: **La economía del despilfarro**

585 Juan Gil: **Mitos y utopías del descubrimiento, 2**

586 Alberto Elena: **A hombros de gigantes**

587 Rodrigo Jiménez de Rada: **Historia de los hechos de España**

588 Louis Dumont: **La civilización india y nosotros**

589 Emilio Lamo de Espinosa: **Delitos sin víctima**

590 Carlos Rodríguez Braun: **La cuestión colonial y la economía clásica**

591 Irving S. Shapiro: **La tercera revolución americana**

592 Roger Collins: **Los vascos**

593 Rafael Muñoz de Bustillo (compilación): **Crisis y futuro del estado de bienestar**

594 Julián Marías: **Generaciones y constelaciones**

595 Manuel Moreno Alonso: **La generación española de 1808**

596 Juan Gil: **Mitos y utopías del descubrimiento**
3. **El Dorado**

597 Francisco Tomás y Valiente: **Códigos y constituciones (1808-1978)**

598 Samuel Bowles, David M. Gordon, Tomas E. Weisskopf: **La economía del despilfarro**

599 Daniel R. Headrick: **Los instrumentos del imperio**

600 Joaquín Romero-Maura: **La rosa de fuego**

601 D. P. O'Brien. **Los economistas clásicos**

602 William Langer: **Enciclopedia de Historia Universal**
3. **Edad Moderna**

603 Fernando García de Cortázar y José María Lorenzo Espinosa: **Historia del mundo actual (1945-1989)**

604 Miguel Artola: **Los afrancesados**

605 Bronislaw Geremek: **La piedad y la horca**

606 Paolo Rossi: **Francis Bacon: de la magia a la ciencia**

607 Amartya Sen: **Sobre ética y economía**

608 Robert N. Bellah, y otros: **Hábitos del corazón**

609 I. Bernard Cohen: **El nacimiento de una nueva física**

610 Noam Chomsky: **El conocimiento del lenguaje. Su naturaleza, origen y uso**

611 Jean Dieudonne: **En honor del espíritu humano. Las matemáticas, hoy**

612 Mario Bunge: **Mente y sociedad**

613 John Losee: **Filosofía de la ciencia e investigación histórica**

614 Arnaldo Momigliano y otros: **El conflicto entre el paganismo y el cristianismo en el siglo IV**

615 Enrique Ballestero: **Economía social y empresas cooperativas**

616 Max Delbrück: **Mente y materia**

617 Juan C. García-Bermejo: **Aproximación, probabilidad y relaciones de confianza**

618 Frances Lannon: **Privilegio, persecución y profecía**

619 Carlos Castilla del Pino: **Teoría del personaje**

620 Shlomo Ben-Ami: **Los orígenes de la Segunda República: anatomía de una transición**

621 Antonio Regalado García: **El laberinto de la razón: Ortega y Heidegger**

622 William L. Langer: **Enciclopedia de Historia Universal**
4. Siglo XIX

623 Barrington Moore, Jr.: **Autoridad y desigualdad bajo el capitalismo y el socialismo: EE.UU., URSS y China**

624 Pierre Vidal-Naquet: **Ensayos de historiografía**

625 Donald N. McCloskey: **La retórica de la economía**

626 Heinz Heimsoeth: **Los seis grandes temas de la metafísica occidental**

627 Angelo Panebianco: **Modelos de partido**

628 José Alcina Franch (compilación): **Indianismo e indigenismo**

629 Ricardo Gullón: **Direcciones del Modernismo**

630 Saim Sambursky: **El mundo físico de los griegos**

631 Lewis Pyenson: **El joven Einstein**

632 Jack Goody: **La lógica de la escritura y la organización de la sociedad**

633 Brian Vickers (compilación): **Mentalidades ocultas y científicas en el Renacimiento**

634 Andrés Barrera González: **Casa, herencia y familia en la Cataluña rural**

635 Anthony Giddens, Jonathan Turner y otros: **La teoría social, hoy**

636 David Goodman: **Poder y penuria**

637 Roberth Hertz: **La muerte y la mano derecha**

638 Carolyn Boyd: **La política pretoriana en el reinado de Alfonso XIII**

639 Manuel Santaella López: **Opinión pública e imagen política en Maquiavelo**

640 Pietro Redondi: **Galileo herético**

641 Stéphane Deligeorges, Ed.: **El mundo cuántico**

642 M. J. Piore y C. F. Sabel: **La segunda ruptura industrial**

643 I. Prigogine e I. Stengers: **Entre el tiempo y la eternidad**

644 William L. Langer: **Enciclopedia de Historia Universal**
5. De la 1.ª a la 2.ª Guerra Mundial

645 Enrique Ballestero: **Estudios de mercado. Una introducción a la mercadotecnia**

646 Saim Sambursky: **El mundo físico a finales de la Antigüedad**

647 Klaus Offe: **Las contradicciones del Estado de Bienestar**

648 David Morgan: **Los mongoles**

649 Victor F. Weisskopf: **La física en el siglo XX**

650 Luis Vega Reñón: **La trama de la demostración**

651 John King Fairbank: **Historia de China. Siglos XIX y XX**

652 Emilio García Gómez: **Las jarchas romances de la serie árabe en su marco**

653 P. M. Harman: **Energía, fuerza y materia**

654 Manuel Rodríguez: **El descubrimiento del Marañón**

655 Anthony Sandford: **La mente del hombre**

656 Giordano Bruno: **Cábala del caballo Pegaso**

657 E. L. Jones: **El milagro europeo**

658 José Hierro S. Pescador: **Significado y verdad**

659 Georges Duby: **El amor en la Edad Media y otros ensayos**

661 J. S. Bell: **Lo decible y lo indecible en mecánica cuántica**

662 F. Tomás y Valiente y otros: **El sexo barroco y otras transgresiones premodernas**

663 R. Descartes: **El tratado del hombre**

664 Peter Burke: **La cultura popular en la Edad Moderna**

665 Pedro Trinidad Fernández: **La defensa de la sociedad**

666 Michael Mann: **Las fuentes del poder social**

667 Brian McGuinness: **Wittgenstein**

668 Jean-Pierre Luminet: **Agujeros negros**

669 W. Graham Richards: **Los problemas de la química**

670 Ludwig Wittgenstein: **Diarios secretos**

671 Charles Tilly: **Grandes estructuras, procesos amplios, comparaciones enormes**

672 P. Adriano de las Cortes (S.I.): **Viaje de la China.** Edición de Beatriz Moncó

673 Paul Martin y Patrick Bateson: **Medición del comportamiento**

674 Otto Brunner: **Estructura interna de Occidente**

675 Juan Gil: **Hidalgos y samurais**

676 Richard Gillespie: **Historia del Partido Socialista Obrero Español**

677 James W. Friedman: **Teoría de juegos con aplicaciones a la economía**

678 Fernand Braudel: **Escritos sobre la Historia**

679 Thomas F. Glick: **Cristianos y musulmanes**

680 René Descartes: **El Mundo o el Tratado de la Luz**

681 Pedro Fraile: **Industrialización y grupos de presión**

682 Jean Levi: **Los funcionarios diarios**

683 Leandro Prados y Vera Zamagni (eds.): **El desarrollo económico en la Europa del Sur**

684 Michael Friedman: **Fundamentos de las teorías del espacio-tiempo**

685 Gerolamo Cardano: **Mi vida**

686 Francisco Sánchez-Blanco: **Europa y el pensamiento español del siglo XVIII**

687 Jagdish Bhagwati: **El proteccionismo**

688 Carl Schmitt: **El concepto de lo político**

689 Salomon Bochner: **El papel de la matemática en el desarrollo de la ciencia**

690 Hao Wang: **Reflexiones sobre Kurt Gödel**

691 David Held: **Modelos de democracia**

692 Enrique Ballestero: **Métodos evaluatorios de auditoría**

693 Martin Kitchen: **El período de entreguerras en Europa**

694 Marwin Harris y Eric B. Ross: **Muerte, sexo y fecundidad**

695 Dietrich Gerhard: **La vieja Europa**

696 Violeta Demonte: **Detrás de la palabra**

697 Gabriele Lolli: **La máquina y las demostraciones**

698 C. Ulises Moulines: **Pluralidad y recursión. Estudios epistemológicos**

699 Rüdiger Safranski: **Schopenhauer y los años salvajes de la filosofía**

700 Johannes Kepler: **El secreto del universo**

701 Miquel Siguan: **España plurilingüe**

702 El silencio: **Compilación de Carlos Castilla del Pino**

703 Pierre Thuillier: **Las pasiones del conocimiento**

704 Ricardo García Cárcel: **La leyenda negra**

705 Miguel Angel Escotet: **Aprender para el futuro**

706 Martin Heidegger: **La fenomenología del espíritu de Hegel**

707 Clara Eugenia Núñez: **La fuente de la riqueza**

708 Fernando Ainsa: **Historia, utopía y ficción de la Ciudad de los Césares**

709 John Keane: **Democracia y sociedad civil**

710 A. Lafuente y J. Sala Catalá: **Ciencia colonial en América**

711 Gerold Ambrosius y William H. Hubbard: **Historia social y económica de Europa en el siglo XX**

712 Jean Delumeau: **La confesión y el perdón**

713 Claus Offe: **La sociedad del trabajo**

714 Alejandro R. Garciadiego Dantán: **Bertrand Russell y los orígenes de las «paradojas» de la teoría de conjuntos**

715 Morris Kline: **El pensamiento matemático de la antigüedad a nuestros días, I**

716 Pedro Miguel González Urbaneja: **Las raíces del cálculo infinitesimal en el siglo XVII**

717 Alfonso Botti: **Cielo y dinero**

718 Teresa Carnero Arbat (Edición): **Modernización, desarrollo político y cambio social**

719 Jacob A. Frenkel y Assaf Razin: **La política fiscal y la economía mundial**

720 M.ª Luisa Sánchez-Mejía: **Benjamín Constant y la construcción del liberalismo posrevolucionario**

721 Charles Tilly: **Coerción, capital y los estados europeos, 990-1990**

722 Vicent Llombart: **Campomanes, economista y político de Carlos III**

723 N. G. L. Hammond: **Alejandro Magno**

724 Morris Kline: **El pensamiento matemático de la Antigüedad a nuestros días, II**

725 Thomas F. Glick: **Tecnología, ciencia y cultura en la España medieval**

726 E. J. Aiton: **Leibniz. Una biografía**

727 Heinz Duchhardt: **La época del absolutismo**

728 Lawrence M. Krauss: **La quinta esencia**

729 Morris Kline: **El pensamiento matemático de la Antigüedad a nuestros días, III**

730 Heiko A. Oberman: **Lutero**

731 Hugo Ott: **Martin Heidegger**

732 Heinrich Lutz: **Reforma y contrarreforma**

733 Jorge Benedicto, Fernando Reinares y otros: **Las transformaciones de lo político**

734 Pablo Fernández Albaladejo: **Fragmentos de monarquía**

735 S. Bowles, D. M. Gordon y T. E. Weisskopf: **Tras la economía del despilfarro**

736 Stephen Jay Gould: **La flecha del tiempo**

737 Serge Lang: **El placer estético de las matemáticas**

738 Malcolm S. Longair: **Los orígenes del universo**

739 Erwing Schrödinger: **La estructura del espacio-tiempo**

740 Valentin Nikólaievich Voloshinov: **El marxismo y la filosofía del lenguaje**

741 Margaret L. King: **Mujeres renacentistas. La búsqueda de un espacio**

742 Robert W. Smith: **El universo en expansión**

743 Thomas Crump: **La antropología de los números**

744 Carlos Castilla del Pino (Dirección): **La obscenidad**

745 Leandro Prados de la Escosura y Samuel Amaral (Editores): **La independencia americana: consecuencias económicas**

746 William R. Shea: **La magia de los números y el movimiento**

747 Julian Pitt-River y J. G. Peristiany (Editores): **Honor y gracia**

748 Joel Mockyr: **La palanca de la riqueza**

749 Anthony de Jasay: **El Estado**

750 Niklas Luhmann: **Teoría política en el estado de bienestar**

751 Santiago Muñoz Machado: **La Unión Europea y las mutaciones del Estado**

752 David Ruelle: **Azar y caos**

753 Jesús Mosterín: **Filosofía de la cultura**

754 Francisco Rico: **El sueño del humanismo**

755 Roger Chartier: **Libros, lecturas y lectores en la Edad Moderna**

756 Stephen W. Hawking y Roger Penrose: **Cuestiones cuánticas y cosmológicas**

757 Juan Gil: **En demanda del Gran Kan**

758 Clara Eugenia Núñez y Gabriel Tortella (Editores): **La maldición divina. Ignorancia y atraso económico en perspectiva histórica**

759 Giordano Bruno: **Del infinito: el universo y los mundos**

760 Anthony Giddens: **Consecuencias de la modernidad**

761 Helena Béjar: **La cultura del yo**

762 Larry Laudan: **La ciencia y el relativismo**

763 Rita Levi-Montalcini: **NGC. Hacia una nueva frontera de la neurobiología**

764 Pedro Schwartz, Carlos Rodríguez Braun y Fernando Méndez Irisate (eds.): **Encuentro con Karl Popper**

765 Peter Burke: **Formas de hacer historia**

766 Luis Garrido Medina y Enrique Gil Calvo (ed.): **Estrategias familiares**

767 Lorena Preta (compilación): **Imágenes y metáforas de la ciencia**

768 N. G. Wilson: **Filólogos bizantinos**

769 Francesco Benigno: **La sombra del Rey**

770 Wolfgang Merkel (edición): **Entre la modernidad y el postmaterialismo. La socialdemocracia europea a finales del siglo** xx

771 Geoffrey Cantor, David Gooding y Frank A. J. L. james: **Faraday**

772 Jonathan Lear: **Aristóteles**

773 Gonzalo Bravo: **Historia del mundo antiguo. Una introducción crítica**

774 Giovanni Sartori y Leonardo Morlino (eds.): **La comparación en las Ciencias Sociales**

775 Furio Díaz: **Europa: de la ilustración a la revolución**

776 Carlos Castilla del Pino (compilación): **La envidia**

777 Edmund Husserl: **Problemas fundamentales de la fenomenología**

778 Nigel Townson: **El republicanismo en España (1830-1977)**

779 Franco Selleri: **Física sin dogma**

780 Derek Bickerton: **Lenguaje y especies**

781 Andrés de Blás Guerrero: **Nacionalismos y naciones en Europa**

782 Elías Díaz: **Los viejos maestros**

783 Rafael Díaz Salazar, Salvador Giner y Fernando Velasco: **Formas modernas de religión**

784 Grégoire Nicolis y Ilya Prigogine: **La estructura de lo complejo**

785 Adelina Sarrión Mora: **Sexualidad y confesión**

786 Klaus von Beyme: **Teoría política del siglo** xx

787 Cyril Barrett: **Ética y creencia religiosa en Wittgenstein**

788 Mijaíl Bajtin (Pavel N. Medvedev): **El método formal en los estudios literarios**

789 Eduardo Primo Yúfera: **Introducción a la investigación científica y tecnológica**

790 Roberto L. Blanco Valdés: **El valor de la Constitución**

791 Antonio Fontán, Jerzy Axer (eds.): **Españoles y polacos en la Corte de Carlos V**

792 Jordi Nadal y Jordi Catalán (eds.): **La cara oculta de la industrialización española**

793 Martin Heidegger: **Caminos de bosque**

794 Ernst Nolte: **Nietzsche y el nietzscheanismo**

795 Chris Cook y John Stevenson: **Guía de historia contemporánea de Europa**

796 Ricardo Gullón: **La novela española contemporánea**

797 Lawrence Sklar: **Filosofía de la física**

798 José Martínez Millán (dir.): **La corte de Felipe II**

799 Eduardo García de Enterría: **La lengua de los derechos**

800 Asa Brigs: **Historia social de Inglaterra**

801 Leo Howe y Alan Wain (eds.): **Predecir el futuro**

802 Juan Pan-Montojo: **La bodega del mundo**

803 Friedrich Schlegel: **Poesía y filosofía**

804 Jacques Vallin: **La población mundial**

805 Raymond Trousson: **Jean Jacques Rousseau**

806 Blanca Sánchez Alonso: **Las causas de la emmigración española 1880-1930**

807 Bruce Mazlish: **La cuarta discontinuidad. La coevolución de hombres y máquinas**

808 Ursula Pia Jauch: **Filosofía de damas y moral masculina**

809 John Tyler Bonner: **Ciclos vitales. Confesiones de un biólogo evolutivo**

810 Andreas Hillgruber: **La Segunda Guerra Mundial**

811 J. A. Gonzalo, J. L. Sánchez y M. A. Alario: **Cosmología astrofísica**

812 Klaus von Beyme: **La clase política en el Estado de partidos**

813 Bruno Latour y Steve Woolgar: **La vida en el laboratorio. La construcción de los hechos científicos**

814 Brian P. Levack: **La caza de brujas en la Europa moderna**

815 Guglielmo Cavallo: **Libros, editores y público en el Mundo Antiguo**

816 Luiz Carlos Bresser Pereira, José María Maravall y Adam Przeworski: **Las reformas económicas en las nuevas democracias**

817 Marjorie Grice-Hutchinson: **Ensayo sobre el pensamiento económico en España**

818 Jacques Vallin: **La demografía**

819 José Ramón Recalde: **Crisis y descomposición de la política**

820 Gonzalo Anes: **La ley agraria**

821 Manuel Fernández Alvarez: **Poder y sociedad en la España del Quinientos**

822 Sixto Ríos: **Modelización**

823 María Amérigo: **Satisfacción residencial**

824 F. Mora (Ed.): **El problema cerebro-mente**

826 Francisco Rodríguez Adrados: **Sociedad, amor y poesía en la Grecia antigua**

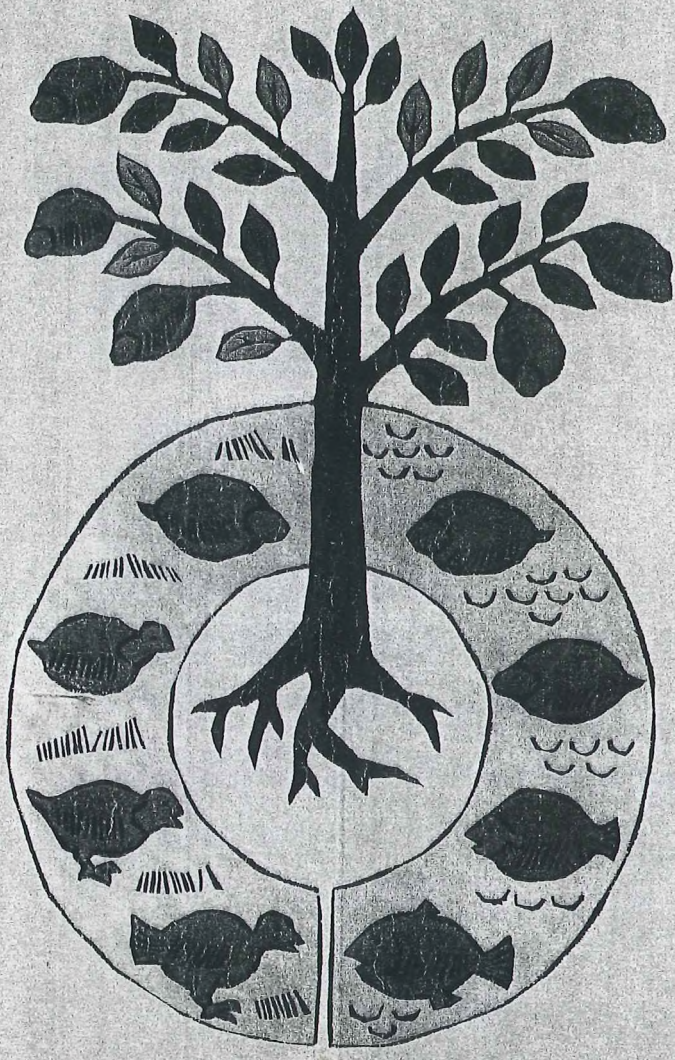
827 W. G. Rees: **La física en 200 problemas**

828 Ernst Gellner: **Encuentros con el nacionalismo**

829 Antonio Vela: **El gas como alternativa energética**

830 Juan Gil: **La India y el Catay**

Elliott Sober
Filosofía de la biología
Alianza Editorial



DURANTE muchos años la física ha sido la fuente de inspiración de la filosofía de la ciencia. ELLIOTT SOBER es uno de los principales filósofos que han tomado en serio los problemas planteados por la biología, la ciencia que junto con la física ha contribuido a modificar en mayor medida la visión tradicional de la naturaleza en general y de la humana en particular. La FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA se centra en las cuestiones filosóficas planteadas por el núcleo de la biología moderna: qué es la evolución, cuáles son sus agentes, qué evoluciona y sobre qué actúa la selección. La primera parte del libro estudia las críticas externas a la biología, como es el dogma creacionista, lo que sirve para plantear la cuestión general de qué hace que una doctrina sea o no científica. La segunda parte se ocupa de las cuestiones internas más debatidas, como la selección natural, la idea de adaptación, las unidades evolutivas, el altruismo, el egoísmo y el carácter de las explicaciones evolutivas. La tercera y última parte analiza las expansiones de la teoría de la evolución hacia otros dominios, especialmente la sociobiología que trata de robar campos a otras ciencias humanas ofreciendo explicaciones biológicas de sus temas de estudio, tradicionalmente tenidos por propios de la moral o la cultura, ambas ajenas a la naturaleza animal. También en esta colección «Filosofía de la física» (AU 797), de Lawrence Sklar.

Alianza Editorial

ISBN 84-206-2849

9 788420 628493

Cubierta: Ángel Uriarte