

METÁFORAS DE LA SELECCIÓN NATURAL

Román Vilas Peteiro

Universidade de Santiago de Compostela

Resumen

Buena parte de la elegancia del concepto de selección natural reside en una falsa apariencia de sencillez, y a menudo se expresa metafóricamente. En este artículo reviso diferentes metáforas de la selección natural con el fin de revelar algunas complejidades ocultas. En realidad, el concepto de selección natural es un concepto difícil estrechamente relacionado con otros conceptos complejos, tales como el concepto de eficacia biológica y de adaptación. Una discusión sobre las metáforas de la selección natural es pertinente porque la imagen que ellas evocan puede obstaculizar la investigación del proceso natural al cual se refieren. *Palabras clave:* selección natural, adaptación, eficacia biológica, metáforas, *vera causa*.

Abstract

Much of the elegance of the concept of natural selection lies in a false appearance of simplicity and it is commonly described metaphorically. In this paper, I review different metaphors of the natural selection with the aim of showing some hidden complexities. The concept of natural selection is highly controversial and closely related with other controversial concepts, such as fitness and adaptation. A discussion on metaphors of natural selection is important because the image that they evoke may hamper research on the natural process. *Keywords:* natural selection, adaptation, fitness, metaphors, *vera causa*.

La ciencia necesita metáforas. Expresiones que sugieren una comparación con conceptos u objetos conocidos, resultan útiles para la comprensión y la comunicación de conceptos referidos a nuevos descubrimientos científicos. Si las matemáticas constituyen el lenguaje de la naturaleza, las metáforas representan algunas de sus mejores fórmulas. Pero, en la reflexión científica sobre el hecho o proceso al que se refiere una metáfora, tanto si es o

Recibido: 21/01/2010. Aceptado: 13/07/2010.

no motivada directamente por la imagen que esta evoca, siempre resultará conveniente tener presente su imperfección, ya que, al contrario de lo que pensaba Darwin, no siempre es cierto que “todos sabemos lo que se entiende e implican tales expresiones metafóricas” (Darwin [1859], p. 124). En ocasiones, la metáfora ni siquiera es identificada como tal.

La selección natural es un concepto elegante porque expresa con gran sencillez una idea profunda de extraordinarias implicaciones. Explica el diseño de los organismos sin recurrir a la acción de un diseñador y contribuye a explicar la diversidad natural. “Qué absolutamente estúpido no haber pensado en eso”, exclamó Thomas Henry Huxley “sorprendido por la elegancia y la gestión de los recursos de la teoría” (Browne [2002], p. 126). Sin embargo, aquella imagen intuida por el “bulldog de Darwin”, clara como un iceberg, no era más que un espejismo de profundidades ocultas; pues la teoría había sido el fruto de “una larga argumentación” cuya última palabra no se ha escrito todavía (Darwin [1859], p. 491). Y es que la naturaleza de la selección natural continúa siendo motivo de controversia. Quizás la mejor prueba de la complejidad que esconde la selección natural sea el hecho de que a lo largo de la historia se haya recurrido a diferentes metáforas para comprenderla, algunas fácilmente reconocibles, otras más sutiles, y, con todo, haya sido tan frecuentemente malinterpretada. Una idea genial y compleja que ha sido expresada también de modo extremadamente compendioso: “Si a está mejor adaptado que b a su ambiente común E , entonces (probablemente) a tendrá un mayor éxito reproductivo que b en E ” (Brandon [1990], p.11). La aplicación de este principio en la naturaleza puede conllevar cambio evolutivo que, de acuerdo con una norma de extrapolación característicamente darwiniana causaría la estructura de la biodiversidad. No obstante, la evolución de las especies no debe confundirse con la selección natural, pues la primera es posible sin que se produzca la segunda y viceversa, puede tener lugar la selección natural sin que venga acompañada de un cambio sustancial de las poblaciones si sus efectos están siendo contrarrestados por otros factores evolutivos, tales como la migración o la deriva genética. Pero, si lo que se pretende aquí es ahondar en las profundidades de la selección natural a través de un recorrido por algunas de sus metáforas, entonces, empezar el camino con buen pie es no olvidar que describir la selección natural como una selección ejercida por la naturaleza constituye en sí mismo una metáfora. “En el sentido literal de la palabra, indudablemente, selección natural es una expresión falsa”, (Darwin [1859], p. 124).

1. La selección natural como selección natural

La selección natural fue imaginada por Darwin como una analogía con la selección artificial realizada por el hombre en la formación de razas domésticas. La naturaleza escogería, a través de la selección natural, aquellos organismos con las variantes fenotípicas que les resultan más favorables en su adecuación al ambiente, de manera análoga a como el hombre selecciona los rasgos que le son de interés para realizar sus intenciones. “Metafóricamente puede decirse que la selección natural está buscando cada día y cada hora por todo el mundo las más ligeras variaciones; rechazando las que son malas; conservando y sumando todas las que son buenas; trabajando silenciosa e insensiblemente, *cuando quiera y donde quiera que se ofrece la oportunidad*, por el perfeccionamiento de cada ser orgánico en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida” (Darwin [1859], p. 127). Uno de los riesgos que implica la no identificación de esta metáfora es interpretar la selección natural como si fuera un agente, en relación con entidades que tienen propósitos y siguen estrategias. Algunos de los contemporáneos de Darwin fueron víctimas de prejuicio semejante cuando veían en ella una muestra de inteligencia, el instrumento del que se servía Dios para generar la armonía natural y, en último término, el único ser capaz de conocerle a través de su obra. Como ocurría con los grandes filósofos naturales de épocas pasadas, que cuando descubrían las leyes naturales creían estar accediendo a los planes de la divinidad. Al co-descubridor de la selección natural, Alfred Russell Wallace, le disgustaba sobremanera esta metáfora debido a sus connotaciones antropocéntricas, por lo que sugirió a Darwin que abandonase el concepto de selección natural y la sustituyese por la expresión “la supervivencia de los más adecuados”, que había sido acuñada por Herbert Spencer (Darwin [1859], p. 108). Sin embargo, esta nueva metáfora daría lugar a algunos de los errores más comunes y persistentes a la hora de comprender la selección natural.

2. La selección natural como la supervivencia de los más aptos

La metáfora de la supervivencia de los más aptos destaca del proceso evolutivo la idea de la lucha por la existencia. En la naturaleza reinaría el caos a nivel individual, cada uno lucharía afirmando su propia vida por encima de todo, sin otro afán que la supervivencia y el poder contribuir con sus genes a la constitución de la siguiente generación. Una metáfora que inspiraría otras como la comparación de la selección natural con aquella mano

invisible que llevaba al orden natural, en clara analogía con el liberalismo económico de Adam Smith. Así, de una competencia salvaje ocurriendo a nivel individual emergería un orden, reflejado en la adecuación de las especies a su ambiente, que, dicho sea de paso, incluye también a otras especies, pues únicamente los organismos más aptos sobrevivirían.

Las opiniones de dos grandes filósofos, Friedrich Nietzsche y Karl Popper, pueden servir para presentar dos equívocos comunes derivados de esta metáfora. A Nietzsche le fascinaba el darwinismo entendido como la supervivencia de los más aptos porque resultaba coherente con su crítica de la moral cristiana, una moral de la compasión por el débil, que se oponía a la naturaleza, y así a la vida misma. Además, los instintos dirigidos hacia la supervivencia y la reproducción, aunque insuficientes, encajaban bien con los conceptos de lo dionisiaco y de la voluntad de poder. Sin embargo, no es preciso que exista la competencia para que se produzca la selección natural. Por ejemplo, dos cepas bacterianas creciendo de manera logarítmica en un medio pleno de recursos pueden diferir en eficacia si una de ellas tiende a crecer más rápidamente, por lo que es probable que en tales condiciones se produzca cambio evolutivo en la población sin que haya habido competencia por los mismos recursos.

La supervivencia de los más aptos abría además la puerta al problema de la tautología. Si los organismos más aptos son precisamente los que sobreviven, entonces la supervivencia de los más aptos no es más que una expresión vacía de contenido empírico, una suerte de proposición analítica, por utilizar una terminología kantiana, donde el predicado está contenido en el sujeto. Confundiendo la teoría de la evolución de Darwin con el concepto de selección natural, en la medida en que la basaba en la tautología, Popper llegaría a la conclusión de que “el darwinismo no es una teoría científica contrastable, sino un programa metafísico de investigación, un posible marco conceptual para teorías científicas contrastables” (Popper [1974], p. 227); inexpugnable desde el punto de vista empírico, en cierto modo análogo al psicoanálisis freudiano o al historicismo marxista. Pero, aunque el principio de selección natural fuese una tautología, que no lo es, ya que la selección natural no se reduce a la supervivencia de los más aptos, eso no implicaba necesariamente que la teoría no fuese falsable, pues como Ernst Mayr (1988, p. 198) ha dicho con razón, el paradigma darwiniano representa mucho más que la selección natural, consiste en cinco teorías que no forman “un paquete lógicamente inseparable”: la evolución entendida como la transmutación de las especies, que hoy en día reconocemos como un hecho, la ascendencia común, la multiplicación de las especies, el gradualismo, y la selección natural.

El problema de la tautología se resolvería no incurriendo en la falacia de considerar una cosa como su medida. Es decir, la eficacia entendida como una propiedad de los individuos que refleja sus probabilidades de dejar descendencia, y la medida de estas capacidades como el tamaño de progenie en relación con el genotipo que deja más descendientes son cosas distintas. Así, la eficacia a la que se refiere el principio de selección natural es una eficacia esperada sobre la base de la presencia en los individuos de variantes fenotípicas causalmente relacionadas con diferencias en supervivencia y éxito reproductivo. Luego, el paréntesis incluido en la breve formulación del principio de selección natural dada al comienzo de este escrito constituye la clave que permite deshacer la tautología: los individuos más aptos no son los que sobreviven, sino aquellos que tienen una mayor tendencia a sobrevivir. Esta resolución está pues íntimamente ligada al reconocimiento de la estocasticidad inherente a la selección natural, lo cual exige una perspectiva probabilística del proceso evolutivo.

3. La selección natural como un mecanismo

El mecanicismo newtoniano representaba en tiempos de Darwin la ciencia ejemplar. Como Newton había hecho en el ámbito de la física, Darwin pretendía encontrar una *vera causa*, una causa eficiente que explicase la diversidad natural y su exquisita adecuación al ambiente. Pretendía desenrañar el mecanismo en la máquina de la naturaleza, cuyo funcionamiento generaba una ingente cantidad de formas de vida adaptadas a su entorno. Pero aquellos prejuicios científicos, que tan exitosos se mostraran en la física, colisionaron con dificultades específicamente planteadas por el estudio de los seres vivos, cuya superación conllevará una revolución de carácter metodológico. Así por ejemplo, la variación era considerada por la física newtoniana un error, una desviación del tipo ideal, pero en el caso de los seres vivos la variación era un hecho fundamental que demandaba explicación. Además, la variación debía de ser aleatoria y profusa para que la selección natural pudiese causar la adaptación. Era necesario abandonar el esencialismo platónico, que a través de Aristóteles había contaminado a las ciencias y que persistía tenazmente en la física newtoniana. Una forma de pensamiento que menospreciaba la variación dentro de las poblaciones al observarla conforme a una idea platónica, que Aristóteles había hecho inmanente al organismo, la cual era responsable de su morfología básica. El estudio de poblaciones naturales exigía la adopción de una perspectiva probabilística, que Ernst Mayr (1976, pp. 26-29) entenderá como el

“pensamiento poblacional” en contraposición al “pensamiento tipológico”, ya que los fenómenos que intrigaban a Darwin, tales como la evolución, la especiación, la adaptación..., son procesos que sufren las poblaciones y no los individuos. Así, la variación que alberga la población servirá de combustible al mecanismo que potencialmente la conducirá hacia mayores cotas de eficacia funcional en relación con un ambiente particular. La *vera causa*, una ley “sin espíritu ni subjetividad” como las leyes físicas, debía derivarse directamente de la naturaleza, en lugar de consistir en una mera especulación teórica por mucho que sirviese para explicar los hechos. Darwin comprendió la selección natural como el resultado de la consecución de otros dos hechos, además de la variación, que eran comunes en las poblaciones naturales: la herencia y la sobreproducción de individuos en relación con la disponibilidad de recursos.

4. La receta de la selección natural

De acuerdo con la tradición empirista y aquella aversión a las hipótesis que manifestara Newton, Darwin presentó la selección natural casi de manera silogística, como si, dados ciertos hechos observados en la naturaleza, el proceso resultase ineluctablemente. Esta suerte de necesidad lógica puede ilustrarse como una receta, según la cual la selección natural sobreviene de la conjunción de tres ingredientes fundamentales: “el principio de variación, el principio de herencia y el principio de eficacia diferencial” (Levins y Lewontin [1985], p. 76). Una concepción que trata deliberadamente la competición como un aspecto secundario. Generalmente, existe variación fenotípica en cualquier población natural (principio de variación). Parte de esta variación es heredable, es decir, para ciertos rasgos los hijos se parecen por término medio más a sus padres de lo que se parecen a otros individuos de la población con los que no están emparentados (principio de herencia). Parte de esta variación heredable es responsable de diferencias en el éxito reproductivo de los individuos (principio de eficacia diferencial). Estos tres ingredientes se entienden generalmente como condiciones necesarias, y su conjunción suficiente, para que se produzca la selección natural, pero lo cierto es que en la naturaleza pueden darse los tres principios sin que por ello tenga lugar cambio evolutivo, y viceversa, uno de los tres podría estar ausente y aún así producirse la selección natural. Por ejemplo, es teóricamente posible que en una población exista variación para un rasgo cuantitativo que manifieste cierta ambigüedad en el patrón de herencia, de tal manera que su dispersión compense las diferencias en eficacia. Por otro lado,

puede darse el caso en el que estén presentes los principios de variación y herencia, pero no haya diferencias en eficacia, si esta se definiese como el número de descendientes por individuo de cada variante o el producido por término medio por las distintas variantes, y, no obstante, tenga lugar cambio evolutivo si, por ejemplo, una de las variantes cierra el ciclo vital más rápidamente. En este caso la diferencia entre variantes se hallaría meramente en el número de nuevos individuos generados por unidad de tiempo. La debilidad de la receta como expresión inclusiva, que tales ejemplos ilustran, podría deberse a su pretensión de satisfacer simultáneamente dos demandas diferentes: definir las condiciones necesarias y suficientes para que se produzca la selección natural, en cuyo caso uno debe saber lo que es, o sólo las condiciones suficientes que permitan identificar un caso de selección natural. Es decir, en nuestra explicación “el objetivo podría ser responder una pregunta causal acerca de la evolución (¿cómo tiene lugar?), o una pregunta constitutiva (¿qué es?)” (Godfrey-Smith [2009], p. 20). La receta constituye una metáfora en la que se expresa la idealización de una realidad natural siempre más compleja que la síntesis científica conveniente. Una realidad que comprende, por ejemplo, poblaciones estructuradas demográficamente en las que se produce el solapamiento de varias generaciones.

5. La selección natural como un ácido universal

En combinación con la concepción de la receta, la selección natural entendida como un mecanismo articulado por tres piezas fundamentales constituye una visión imperfecta, mas poderosa en la medida en que revela su carácter abstracto, esto es, una cierta neutralidad de sustrato. En teoría, cualquier entidad que cumpliera las tres propiedades mencionadas sería susceptible de evolucionar por selección natural. Daniel Dennett (1995, p. 67) sugiere que Darwin descubrió en realidad un proceso algorítmico que funciona generando un tipo particular de orden, la adaptación, allí donde estén presentes poblaciones de cualquier cosa capaces de reproducirse y que manifiesten variación heredable en dicha capacidad. Darwin asignó la selección natural al nivel más básico por él observado, los organismos, pero, teóricamente, nada impediría que genes, linajes celulares, individuos, poblaciones, especies e incluso ecosistemas evolucionen mediante selección natural. Este sería un principio generador de orden que resultaría incontenible, al igual que un “ácido universal”, capaz de corroer cualquier material, por lo que se extendería a lo largo y ancho de los distintos niveles jerárquicos de la materia. Es mas, la idea de Darwin se extendería hasta alcanzar

al espíritu: “aportando respuestas, bienvenidas o no, a interrogantes que afectaban a la cosmología (en una dirección) y a la psicología (en la otra dirección)” (Dennett [1995], p. 92). El tratamiento de las ideas como memes, con su necesaria atomización, reclama aun para la selección natural un papel preponderante en la evolución cultural. Esta metáfora refleja cuestiones que han despertado mucho interés, en particular las implicaciones del reduccionismo darwiniano. Pero conlleva riesgos evidentes, pues se construye desde un posicionamiento radicalmente centrado en la adaptación y explícitamente no considera límites a la selección natural, viendo en ella una fuerza casi omnipotente.

6. La selección natural como una fuerza

El menosprecio que la mecánica newtoniana dedicaba a la variación se encuentra reflejado en la independencia del contexto que caracterizaba a la *vera causa*. Así por ejemplo, las fuerzas newtonianas actúan en la Tierra de igual manera que en los confines del Universo y, puesto que se trata de una presunción básica, no sería relevante para la teoría si así no aconteciese. Pero el contexto es fundamental en la teoría darwiniana, pues, en cierto modo, será el ambiente el que, a través de la selección natural, contribuya a dar forma al organismo. Sin embargo, una de las metáforas más comunes y sutiles de la selección natural es comprenderla precisamente como una fuerza y, en relación con esto, referirse a “presiones” selectivas, insistir en su direccionalidad, afirmar que tiene cierta “intensidad”, o que “actúa sobre” algo. Una comprensión integrada en una teoría evolutiva que se presenta como una “teoría de fuerzas que comienza con una afirmación acerca de lo que le ocurrirá al sistema cuando ninguna fuerza actúe sobre él” (Sober [1993], p.31). Las leyes del movimiento newtonianas actuaban desde fuera sobre una materia esencialmente inerte. Análogamente, entender la selección natural como una fuerza supone considerar que el estado fundamental de la naturaleza es estático. El sistema no se mueve, no evoluciona, si no actúa una fuerza sobre él. Semejante visión de la naturaleza está ejemplificada en el modelo de Hardy-Weinberg, según el cual si no actúa una fuerza evolutiva sobre la población, ya sea la selección natural, la deriva genética, la migración..., no se producirá cambio genético en el tiempo. El equilibrio de Hardy-Weinberg especifica así el estado de fuerza cero. Pero el estado fundamental de la naturaleza dista mucho de ser estático, pues una población natural cualquiera está derivando continuamente. En este sentido, puede afirmarse que ninguna población natural se encuentra en equilibrio

Hardy-Weinberg. Y ese continuo dinamismo que caracteriza a las poblaciones naturales puede causar la reproducción diferencial de genotipos, y así un cambio evolutivo aleatorio. La selección natural representaría simplemente un sesgo en dicho proceso.

Un riesgo que acompaña a la no identificación de esta metáfora es suponer que una fuerza evolutiva se comporta como lo haría una fuerza física, ya que, por ejemplo, no existe necesariamente una relación aditiva entre diferentes factores evolutivos, ni estos se comportan como si fuesen vectores. En la elaboración de modelos matemáticos tal vez resulte apropiado asumir que si la selección natural se produce con una determinada magnitud en un determinado sentido y la deriva genética lo hace con igual magnitud en el sentido opuesto el resultado neto será cero, equilibrio, la ausencia de cambio evolutivo. Sin embargo, una vez más, conviene tener en cuenta que dicha asunción responde a una idealización. Además, comprender la selección natural como una fuerza evolutiva induce a pensar que se trata de un proceso distinto de la deriva genética, entendida como otra fuerza evolutiva. No obstante, ambos fenómenos pueden verse como distintas consecuencias de un mismo proceso estadístico, ya sea como una propiedad de la población que emerge del comportamiento determinista de los individuos o como una propensión poblacional donde “probabilidades a nivel poblacional pueden derivarse de probabilidades a nivel individual” (Brandon y Ramsey [2007], p. 68). Desde este punto de vista, la selección natural no sería más que la reproducción diferencial de los individuos de una población sesgada por la presencia de determinadas variantes fenotípicas. En caso de que el sesgo no fuese observado, las diferencias serían atribuidas a la deriva genética, lo cual sugiere que tal vez la selección natural y la deriva genética sólo puedan ser diferenciadas por sus efectos, esto es, de manera retrospectiva.

7. La selección natural y la erosión geológica

Al igual que ocurría con la metáfora de la selección natural, concebir la selección natural como una fuerza puede alimentar el error de considerarla un agente. Michael Ghiselin (1969, p. 93) advierte de esta posibilidad cuando se afirma que la selección “actúa” sobre los organismos: “¿cómo puede actuar sobre un organismo? Se podría pensar que debe haber algún agente o fuerza que se identifique mediante el nombre. Pero eso sería absurdo, ya que la selección natural no es ninguna fuerza ni ningún objeto tangible, y tampoco actúa sobre los organismos de la misma manera que las manos de un alfarero moldean la arcilla. El término describe simplemente lo que sucede,

cuando se cumplen ciertas condiciones, en las relaciones entre las unidades que componen una población”. La descripción de la selección natural como una fuerza confundiría pues el cambio en un objeto con el cambio en las relaciones entre objetos. La selección natural “es el resultado de diferencias biológicas heredables entre los individuos, de manera análoga a como la erosión es el resultado de la variación en la resistencia de la roca a ser conformada por la escorrentía “(Endler [1984], p. 29). La selección natural es un proceso que resultaría de la interacción entre un ambiente determinado e individuos variables integrando una población. En este sentido, afirmar que la selección natural es una fuerza que “actúa” sobre los organismos confundiría causa y efecto, de manera similar a lo que ocurre cuando se dice que la erosión “actúa” sobre una montaña. Esta consideración podría arrojar luz sobre el llamado problema de las unidades de selección, revelándolo como una cuestión puramente semántica derivada de la metáfora de la selección natural como una fuerza que “actúa”.

8. La doble metáfora y la selección natural

Uno de los aspectos más singulares de la selección natural, que la diferenciaban de otras propuestas evolutivas, tales como el lamarckismo, es su condición de *vera causa* actuando sobre los organismos desde fuera y generando, en virtud del principio de divergencia, una topología arborescente. Aunque tanto el darwinismo como el lamarckismo adoptan un enfoque funcionalista, sólo en el último el incremento en complejidad estructural resultaba de la propia dinámica interna de la materia. La forma del organismo se debía a causas internas, si bien puramente materialistas, que lo conducían en una trayectoria lineal hacia una mayor perfección, sólo desviada secundariamente por la adaptación al entorno posibilitada por la herencia de los caracteres adquiridos. El lamarckismo consistía así en una concepción explícitamente teleológica, aunque no vitalista. Como ya ocurriera en la biología aristotélica, la teleología asociada a un creador fue sustituida por una teleología relacionada con la acción inmanente de causas internas. Este enfoque internalista guarda una interesante similitud con la aproximación mendeliana, ya que Mendel había descubierto factores causales internos al organismo, y, en este sentido, resultaba antitética con la perspectiva darwiniana, característicamente externalista. A principios del siglo XX se producirá la síntesis de ambas perspectivas, de la cual germinará una doble metáfora que servirá para proteger la relevancia de la selección natural y de la adaptación desde el nuevo punto de vista instalado en los genes.

La doble metáfora consistirá en observar la ontogenia como el despliegue de una información esencialmente contenida en los genes y la filogenia como el resultado de un compromiso entre los desafíos que plantea el ambiente al individuo y las soluciones que este encuentra a través de la selección natural. En palabras de Richard Lewontin (2001, p. 60), “el organismo propone; el ambiente dispone”. Pero como este autor ha recordado repetidas veces, genes, organismos y ambientes interaccionan de manera recíproca. Ni el fenotipo está determinado por el genotipo, sino que resulta de su interacción con el ambiente, pues en la génesis del fenotipo el ambiente es una fuente de recursos al igual que lo es el genotipo; ni las especies están determinadas por aquellos ambientes con los que hubieron de bregar, sino que existen constricciones que limitan la actuación de la selección natural, por ejemplo impuestas por la propia historia evolutiva. Esta doble metáfora, la interpretación de la forma de los organismos como el resultado de causas autónomas internas y externas, de manera que los genes proporcionan la variación entre individuos sobre la cual actuará la selección natural causando la adaptación de la población al ambiente (subestimando así el papel creativo de la mutación), es, una vez más, una simplificación conveniente, pues la interacción y el papel que juega el azar en el proceso evolutivo plantean dificultades adicionales al análisis científico.

9. La selección natural como un relojero ciego

La metáfora del “relojero ciego” (Dawkins, 1986) resalta la adaptación como el resultado de un diseño sin diseñador, haciendo hincapié en la capacidad creativa de la selección natural. En tiempos de Darwin, muchos de los que aceptaban la selección natural como un proceso evolutivo, fueron incapaces de entenderla como la única responsable del fino ajuste que observaban entre las especies y su medio natural. Incluso actuando durante largos períodos de tiempo de manera gradual, eliminando las formas peor adaptadas y preservando las mejores variantes, funcionando como una “fuerza” esencialmente negativa, resultaba difícil explicar las grandes novedades evolutivas si la mutación es aleatoria, en el sentido de que se produce con independencia de las necesidades del organismo. Luego, no es de extrañar que muchos buscasen la posibilidad de causas finales en el azar subyacente a la variación. Debido a que Darwin desconocía las fuentes últimas de la misma, así como el fundamento de la herencia, resulta muy meritorio que llevase hasta sus últimas consecuencias el carácter acumulativo de la selección natural, ya que este reside esencialmente en la capacidad de

la selección de alterar de forma no aleatoria el fondo de variación sobre el que actuará la mutación. De esta manera se incrementa la probabilidad de que se produzcan formas intermedias en la adquisición de rasgos complejos sin que por ello la mutación deje de ser al azar. Sin embargo, la preservación de tales formas parecía exigir que fuesen funcionales, lo cual planteaba un desafío a la tesis gradualista.

Paradójicamente, la existencia de límites a la selección natural contribuirá a explicar su carácter acumulativo. Darwin reconocía estas limitaciones en el concepto de “unidad de tipo”, planes corporales fijados de tal manera que constriñen la acción de la selección natural. En la ontogenia del individuo son frecuentes estados muy difíciles de cambiar sin tener que rediseñar múltiples rasgos dispuestos a partir de aquellos. Este tipo de constricciones que impone el desarrollo embrionario favorece la acumulación gradual de pequeños cambios sobre la estructura básica y así la aparición de adaptaciones complejas. En esencia, el sometimiento de la selección natural a este tipo de constricciones constituye el fundamento de la homología.

La dimensión positiva de la restricción se expresa además en el concepto de “exaptación” (Gould, [2002] p.1260), en cuanto admite la posibilidad de cambio de la función de cada estado intermedio. Un carácter que cumple con eficiencia una función determinada pudo haber desempeñado en el pasado otra muy diferente por la cual fue originalmente seleccionado. Es incluso posible que un rasgo beneficioso para la especie, esto es, adaptativo, no haya sido el producto directo de la selección natural. La selección natural para un rasgo concreto puede arrastrar secundariamente a otros, generando subproductos del proceso que en potencia abren nuevos cauces evolutivos. Por ejemplo, la selección *de* la gramática universal, que Chomsky reconoce innata, podría haberse producido gracias a un andamiaje neuronal en un principio seleccionado *para* la realización de otras tareas, tales como el manejo de herramientas etc. Esas nuevas posibilidades, las cuales reflejan límites al proceso, facilitan la formación de caracteres complejos mediante selección natural. Si resultaba potencialmente equívoco decir “*selección sobre*”, Sober (1993, p. 97) nos recuerda la conveniencia de distinguir además la “*selección para*” de la “*selección de*”, y es que en nuestras proposiciones las preposiciones importan. Pero el concepto de exaptación condensa únicamente una muestra de casos que hacen conveniente distinguir lo adaptativo de la adaptación, definida esta última en un sentido etiológico.

10. La selección natural como un chapucero

La selección natural andaría a tientas, sin dirigirse hacia ningún fin prefijado, ni siquiera hacia un óptimo funcional, porque lo relevante no es conseguir el mejor diseño posible, sino que los individuos no se hallen en desventaja con respecto a otros miembros de la población. El concepto de selección natural debe comprenderse de manera relativa y no como un instrumento dedicado a la búsqueda del diseño que realizaría un ingeniero con los ojos puestos en el beneficio de la especie. “La selección natural trabaja no como un ingeniero, sino como un experto en bricolaje [...] los objetos que produce no responden a ningún proyecto de conjunto, sino que son el resultado de una serie de acontecimientos contingentes” (Jacob [1981], p. 72). Insistiendo en cómo la vida refleja las contingencias de la situación, Michael Ruse (2006, p. 138) utiliza una metáfora algo pueril, pero ilustradora de la acción chapucera de la selección natural, cuando afirma que la selección trabaja como si tuviéramos que cruzar el desierto con un coche viejo, de tal manera que, si se avería en un entorno tan escaso, uno no pueda regresar al taller buscando la solución ideal, sino que debe arreglárselas con lo que tenga al alcance inmediato. La selección natural es un proceso oportunista que utiliza la variación disponible para la resolución de problemas planteados por el ambiente. Esta interpretación, que no se detiene a considerar sutilezas en la relación entre el organismo y el ambiente, sino que se instala cómodamente en el seno de la doble metáfora, previene, sin embargo, sobre algunos riesgos del programa adaptacionista, el cual implica la atomización fenotípica, no exenta de cierta arbitrariedad, y la posterior búsqueda del problema de diseño que cada una de las partes resultantes del proceso de descomposición habría solucionado de manera óptima. En particular, la metáfora del relojero ciego destaca la imperfección del diseño natural resultante del proceso selectivo. De hecho, la selección natural puede conducir a la mala adaptación, incluso a la extinción, si, por ejemplo, entra en conflicto con la selección sexual, o conduce a una especialización extrema. Un alto grado de especialización puede advertirse en la simplificación estructural, consecuencia de la selección natural, que caracteriza a muchos parásitos.

La pleiotropía también puede suponer una limitación de la selección natural a la hora de explicar el diseño. Debido a que los organismos son entidades integradas, es posible que la selección de un rasgo implique cambios indeseables en otros. En este sentido, una cierta modularidad en el desarrollo ontogénico parece una condición necesaria para que tenga lugar la evolución de la complejidad por selección natural. El propio Darwin

reconocía algunas de estas limitaciones cuando se refería a “correlaciones de crecimiento”, esto es, la alometría en el crecimiento de los organismos, y era seguramente consciente del fenómeno de la depresión consanguínea asociado a la selección artificial de variantes de interés. Luego, la selección natural contribuye a explicar tanto la aparente idoneidad de las adaptaciones, ya sean de exquisita complejidad o de evidente sencillez anatómica, como las frecuentes imperfecciones del diseño.

11. La complejidad de la selección natural

La selección natural es una idea compleja porque afecta a los tres pilares que sostienen la teoría darwiniana definidos por Gould como “la agencia, la eficacia y el alcance”, relacionándose con controversias vigentes que enriquecen la teoría (Gould [2002], p. 38). En relación con la agencia, la complejidad de la selección natural está representada por la dilucidación de las entidades que, en relación con otras, se ven afectadas por la selección; y el establecimiento de relaciones causales entre distintos niveles jerárquicos. En relación con la eficacia, está presente en la crítica del programa adaptacionista y en el reconocimiento de una relación dialéctica entre la selección natural y las causas internas responsables del proceso evolutivo. Esto implica, por ejemplo, el reconocimiento de constricciones que limitan su acción en la génesis fenotípica; pero no sólo evidentes constricciones negativas de carácter físico-matemático, sino también límites positivos impuestos por el desarrollo histórico de la estructura del organismo, que canalizarían la evolución por selección natural y explicarían la ocupación heterogénea del espacio morfogenético. Finalmente, las complejidades de la selección natural afloran también en la determinación de su alcance, lo que supone decidir si la topología del hecho evolutivo se explica a partir de la mera extrapolación de causas que están teniendo lugar en poblaciones de organismos de la misma especie.

12. Final

Los conceptos estructuran nuestra experiencia y con frecuencia se insertan en un sistema de naturaleza metafórica. La revisión de algunas de las metáforas de la selección natural pone de manifiesto que integración semejante se realiza no sólo por razones retóricas o estéticas, sino también para facilitar la comprensión del fenómeno. La metáfora cumple así una

importante función didáctica. Además, la metáfora tiene un valor heurístico y epistémico fundamental, pues sirve de inspiración en la formulación de nuevas hipótesis y orienta el proceso de descubrimiento. Por ejemplo, la comprensión de los factores evolutivos como fuerzas, incluido la selección natural, constituye la piedra angular de la teorización en genética de poblaciones, y subyace en controversias, tales como el papel que juegan el azar y la necesidad en el proceso evolutivo. A través de la metáfora el científico da muestras de una creatividad cognoscitiva, tal y como denuncia la complejidad oculta en la expresión metafórica. Sin embargo, se da la paradoja de que la potencia de la misma reside en su carácter impreciso. En este sentido, la metáfora funciona como una suerte de modelo tan seductor a veces que se torna literal, y entonces problemático. Si algo hubiese de original en este escrito no sería otra cosa que la confianza en que anegando en metáforas salgan a la superficie recelos del bello reclamo de la analogía.

Agradecimientos

Este ensayo es una versión extendida de una conferencia que impartí con motivo de los IX Encuentros Galegos de Filosofía, dedicado a las implicaciones filosóficas del legado de Darwin. Agradezco a Luis Rodríguez Camarero y a M^a Uxía Rivas Monroy su invitación a participar en un evento tan interesante, y a Gonzalo Álvarez Jurado por las muchas conversaciones que todavía mantenemos sobre estos temas.

Bibliografía

- Brandon, R. N. (1990). *Adaptation and environment*. Princeton University Press.
- Brandon, R. N., Ramsey, G. (2007). What's wrong with the emergentist statistical interpretation of natural selection and random drift? En D. L. Hull y M. Ruse (ed.), *The Cambridge companion to Philosophy of Biology*. Cambridge University Press, 2007, pp. 66-84.
- Browne, J. (2002). *Charles Darwin. El poder del lugar*. Publicacions de la Universitat de València, 2009.
- Darwin C. (1859). *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Alianza, 2009.
- Dawkins, R (1986). *El relojero ciego*. Labor, 1988.
- Dennett, D. (1995). *La peligrosa idea de Darwin*. Galaxia Gutenberg, 1999.

- Endler, J. A. (1984). *Natural selection in the wild*. Princeton University Press.
- Ghiselin, M. (1969). *El triunfo de Darwin*. Cátedra, 1983.
- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press.
- Gould, S. J. (2002). *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets, 2004.
- Jacob, F. (1981). *El juego de lo posible*. Grijalbo Mondadori, 1982.
- Lewontin, R. C. (2001). Gene, organism and environment. En S. Oyama, P. E. Griffiths, y R. D. Gray (ed.), *Cycles of contingency. Developmental systems and evolution*. M. I. T. Press, 2001, pp. 59-66.
- Levins, R., Lewontin, R. C. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press.
- Mayr, E. (1976). *Evolution and the diversity of life*. Harvard University Press.
- Mayr, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology*. Harvard University Press.
- Popper, K. (1974). *Búsqueda sin término. Una autobiografía intelectual*. Tecnos, 1994.
- Ruse, M. (2006). *Darwinism and its discontents*. Cambridge University Press.
- Sober, E. (1993). *The nature of selection: a philosophical inquiry*. The University of Chicago Press.