

¿Por qué la *apomorfia* y no más bien la *plesiomorfia*?

La Teoría de la Selección Natural según su *ideal de orden natural*

Gustavo Caponi*

1 PRESENTACIÓN

Según una interpretación ya clásica del darwinismo, explicar la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales sería el objetivo explanatorio central de la *Teoría de la Selección Natural*¹. Ésta, como Ayala (2010, p. 379) sugiere, habría “sido propuesta por Darwin primeramente para dar cuenta de la organización adaptativa, o diseño, de los seres vivos”. Con todo, si se analiza la estructura de la *Teoría de la Selección Natural* atendiendo a lo que a Stephen Toulmin (1961, p. 44 y ss) llamaría su *ideal de orden natural*, se llega a la conclusión de que lo que para ella aparece primeramente como necesitado de explicación es justamente la diversificación de las formas vivas (Cf. Caponi, 2004; 2005; 2008). En ese contexto, la explicación de la adaptación sería un caso especial, tal vez el más importante y frecuente, de la explicación de la diversificación. Así vista, y formulada en el lenguaje de la *Sistemática Filogenética*, la pregunta fundamental del darwinismo sería: ¿por qué la *apomorfia* y no más bien la *plesiomorfia*?; o dicho de otro modo: ¿por qué el estado derivado del carácter en análisis y no más bien su estado primitivo o ancestral?

2 LA PRIMERA LEY DE DARWIN

En *Predicción y Entendimiento*, Toulmin (1961, p. 57) presenta los *ideales de orden natural* como principios que, para una teoría determinada, definen el horizonte de constancia o de regularidad sobre el que habrán de recortarse, como desvíos de él, los hechos que dicha teoría apunta como necesitados y pasibles de explicación. Un hecho, podríamos decir, es lo inesperado que irrumpe sobre un horizonte de permanencia que la teoría en análisis presupone como algo obvio y auto-explicado. Lo que define ese horizonte es precisamente eso que aquí, siguiendo a Toulmin (1961, p. 63), llamaré *ideal de orden natural*.

Así, como ejemplo paradigmático de esos *ideales*, Toulmin (1961, p. 56) nos propone al Principio de Inercia: *todo cuerpo continúa en estado de reposo, o de movimiento rectilíneo y uniforme, a menos que sea compelido a cambiar dicho estado de movimiento por aplicación de una fuerza*. Esta *primera ley de Newton*, nos dice Toulmin (1961, p. 62-63), indica que, para la mecánica newtoniana, la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo *esperable*, lo *normal*, lo *natural*: lo que *va de suyo* y, por eso, no requiere

* Departamento de Filosofía da Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil. E-mail: caponi@cfh.ufsc.br

¹ Se pueden encontrar ejemplos de esa lectura *adaptacionista* de Darwin en los más diversos autores. Cito algunos: Sober (1984, p. 171); Ruse (1987, p. 19); Cronin (1991, p. 15); Maynard Smith (1993, p. 26); Lennox (1993, p. 418); Dennett (1995, p. 35); Dawkins (1996, p. 21); Gould (2002, p. 157); Lewens (2007, p. 268); y Ginnobili (2010, p. 54). Sin embargo, el más claro y decidido de todos en lo que atañe a este punto es, sin duda, Francisco Ayala (1970, p. 2; 2004, p. 52; 2009, p. 4; 2010, p. 379).

explicación². Lo que debe ser explicado es, por lo tanto, la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme; y las demás leyes de la mecánica newtoniana se ofrecen como los recursos adecuados y pertinentes para explicar y calcular los desvíos de ese estado u *orden ideal*.

Desde su aparente trivialidad, el Principio de Inercia define, simultáneamente, *cómo* son las cosas cuando *nada ocurre*, *qué* significa que algo ocurra y *cuál* debe ser la naturaleza de la causa de ese acontecimiento que ocurre. Si un cuerpo está en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme; entonces, nada ocurre y, por eso mismo, nada debe ser explicado. Pero, si él se desvía de ese estado, la teoría define el repertorio de fuerzas que nos permitirían, no solamente explicar y prever ese desvío; sino también calcular su magnitud y su sentido. Las indagaciones deberán versar, entonces, sobre el modo en que ese repertorio de fuerzas habrá de utilizarse, y eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y predicciones.

Pero, al igual que otros aspectos de la gramática científica, los *ideales de orden natural* son regionales: diferentes teorías científicas, al interior de diferentes dominios disciplinares, obedecen a *ideales diferentes*; y es en este sentido que puede decirse que el *movimiento rectilíneo uniforme* de la *Teoría de la Selección Natural*, aquello que para ella constituye el *estado natural de las cosas*, su *ideal de orden natural*, es siempre la *permanencia de la forma ancestral*; y es el alejamiento de esta forma ancestral lo que, en cada caso particular, debe ser explicado. Eso es lo que debe sorprendernos y movilizar nuestros recursos explicativos. Si las especies no cambiasen y no se diversificasen, nada habría para explicar; pero, en la medida en que eso ocurra, como de hecho parece que ocurre, será preciso preguntar *¿por qué?* Es decir: *¿por qué toda esa diversidad y ese cambio y no más bien la permanencia de la forma originaria?* O para citar un ejemplo célebre y concreto: *¿por qué todos esos diseños diferentes de pico de pinzón y no más bien un único diseño?* Si los pinzones de Galápagos hubiesen permanecido idénticos a sus ancestros ecuatorianos, nada de conspicuo habría en ellos; pero su diversidad sorprende y pide que el *ingenio darwiniano* sea movilizado para darle una explicación a toda esa diversidad de especies y caracteres.

La *permanencia de la forma ancestral*, de todos modos, no es la única forma en la cual puede ser entendido o formulado el *ideal darwiniano de orden natural*. En trabajos anteriores (Caponi, 2004; 2005; 2008), presenté al *Principio de Hardy-Weinberg* como siendo otra formulación posible de dicho *ideal*. Ese principio, que a menudo fue comparado con el *principio de inercia* (Sober, 1984, p. 32 y p. 158; Ruse, 1979, p. 45 y 1989, p. 30; Caponi, 2008, p. 9), puede ser considerado como la expresión, en el lenguaje de la *Genética de Poblaciones*, del horizonte de permanencia sobre el que se recorta un hecho micro-evolutivo pensado de una forma puramente anagénética; es decir: por referencia a un estado primitivo de la población que está siendo considerada como universo de análisis.

Recientemente, Robert Brandon y Daniel McShea (2010, p. 100-101) han recusado esta comparación entre el *Principio de Hardy-Weinberg* y el *Principio de Inercia*: para ellos la *Primera Ley de la Biología* sería la postulación de una tendencia a la diversificación y al incremento de la complejidad común a todos los seres vivos. Creo, sin embargo, que esa pretensión es insostenible: en su condición de *ideal de orden natural*, el *Principio de Inercia* no alude a nada que pueda ser considerado como una tendencia; ni siquiera una tendencia a permanecer en determinado estado (Cf. Kant, [1786] 1989, p. 135 y p. 144). Por otra parte, esa putativa *Primera de ley de la Biología* a la que aluden Brandon y McShea, posee, según ellos mismos la presentan, demasiada capacidad explicativa como para poder ser considerada un *ideal de orden natural*

² La *obviedad* de un *ideal de orden natural* es una *obviedad teórico-dependiente*: depende de la aceptación de una teoría y no de nuestra subjetividad. No hay por qué esperar que los ideales de orden natural nos resulten obvios a nosotros.

(Cf., por ejemplo, Brandon, McShea, 2010, p. 126-127). Estos principios, debemos entenderlo, nada explican: ellos nos indican lo que sí debe ser explicado; y, en este sentido, el *Principio de Hardy-Weinberg* me sigue pareciendo un buen candidato a [una formulación posible de la] *Primera ley de la Biología Evolucionaria*. Aunque la formulación más general de esa *primera ley darwiniana* sea *las formas permanecen*.

Lo que Brandon y McShea no parecen percibir es que principios como el de inercia, o como el de Hardy-Weinberg, en la medida en que ellos enuncian ideales de orden natural, no aluden a nada que pueda darse en la experiencia. Ellos son la condición de posibilidad de esa experiencia. Todo lo que pueda darse en dicha experiencia, toda lo que pueda ser el caso, no podrá ser otra cosa que un desvío del estado ideal, y nunca real, que ellos definen. Como Koyré (1980, p. 195) decía del *principio de inercia*, nosotros también podemos decir que el *Principio de Hardy-Weinberg* nos permite “explicar lo que es a partir de lo que no es, de lo que *no es* nunca. E incluso a partir de lo que *no puede nunca ser*”. Como si dijésemos: lo real es un desvío de lo imposible (Cf. Caponi, 2004, p. 30). De la *primera ley* de Brandon y McShea no se puede decir nada semejante; y por eso no creo que quepa compararla con el *Principio de Inercia*.

3 EXPLICAR ES EXPLICAR DIFERENCIAS

Se me podría objetar, lo sé, que la *Teoría de la Selección Natural* no sólo busca explicar diferencias: ella también pretende y puede explicar semejanzas. Tal el caso, por ejemplo, de los caracteres análogos. Su presencia en dos o más especies filogenéticamente distantes puede y, en general, debe ser explicada por selección natural; y eso parece ir en contra de la alegación de que el objetivo explanatorio propio de dicha teoría sea siempre la diferenciación o la divergencia de formas. Es necesario entender, sin embargo, que en la *Teoría de la Selección Natural* esas analogías son consideradas como el *entrecruzamiento accidental*, en el *morfoespacio*, de dos procesos independientes de diferenciación cuyos puntos de partida son formas ancestrales distintas.

Pensemos, por ejemplo, en las membranas interdigitales de esa zarigüeya semi-acuática, el *Chironectes minimus*, que en Brasil es conocida como *gamba d'agua*. Esta adaptación al nado constituye un carácter *apomorfico* si comparada con la ausencia de esas membranas que encontramos en las otras especies del género. Especies entre las que, suponemos, también se encontraría el ancestro del *Chironectes minimus*. Pero, ese mismo carácter también constituye una *homoplasia*, una *analogía*, si comparado con las membranas interdigitales de las nutrias. Y, sea en cuanto que *apomorfia* o en cuanto que *homoplasia*, dicho carácter podrá ser explicado apelando a la selección natural. En el primer caso, se tratará, claramente, de la explicación de una diferencia; y en el segundo caso se tratará, aparentemente, de la explicación de una semejanza. Sin embargo, si analizamos más detenidamente la cuestión, veremos que la *explicación de la semejanza* se reduce a la *explicación de la diferencia*. En este ejemplo, como en cualquier otro ejemplo similar, la *homoplasia* quedará *reducida* a una semejanza *accidental* producida por dos procesos selectivos independientes que generaron dos *apomorfias* distintas en dos linajes separados.

Cada uno de esos procesos ocurre con total independencia de que la *homoplasia* ocurra o no. Las nutrias podrían no tener membranas interdigitales, o simplemente podrían no existir; pero aun así las presiones selectivas que afectaron al *gambá d'agua* producirían ese carácter en él. Y lo mismo podría decirse de las nutrias con relación a las zarigüeyas. Lo que en ellas produjo el rasgo en cuestión es un proceso, tal vez semejante, pero completamente distinto e independiente, del proceso que lo produjo en el *gambá* acuático. Las convergencias evolutivas no son más que el *efecto de superficie* de procesos independientes de divergencia a partir de formas ancestrales diferentes; y lo que la *Teoría de la Selección Natural* realmente explica son esos *procesos de divergencia*. Aquí, igual que en los casos en donde ninguna

convergencia es verificada o conocida, la verdadera pregunta es *¿por qué la especie X tiene un rasgo ausente en su forma ancestral Y?*; y por eso se puede también decir que el *ideal de orden natural* que le da sentido a esta pregunta es esa presunción de *permanencia de las formas* a la que aquí se ha aludido. La pregunta clave siempre es: *¿por qué la diferencia y no más bien la semejanza?*; *¿por qué el cambio y no la permanencia?*; *¿por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?*

Por otro lado, es también importante reparar en el hecho de que lo que aquí hemos considerado como explicación de una *apomorfia* es, al mismo tiempo, la explicación de una adaptación. Esto no tiene por qué ser así en todos los casos: las divergencias morfológicas pueden ser también el resultado de procesos de deriva genética y migración. Pero, de hecho, en casos como el de las membranas interdigitales del *gambá d'agua*, la coincidencia entre la explicación de la divergencia y la explicación de la adaptación es clara: en la perspectiva de la *Teoría de la Selección Natural* explicar una adaptación es, primariamente, explicar un proceso de divergencias morfológicas o etológicas producidas por presiones selectivas que premiaron cada uno de los pasos, cada una de las bifurcaciones, de dicho proceso.

4 ADAPTACIÓN Y DIVERGENCIA

Esto lo subrayó muy bien Robert Brandon (1990, p. 171), en *Adaptación y ambiente*, cuando señaló a la *información filogenética sobre la polaridad de rasgos* como uno de los componentes más importantes de cualquier explicación de una adaptación. En dicha obra, Brandon (1990, p. 165) destaca cinco elementos que deberían componer una explicación idealmente completa de la adaptación:

[1] Evidencia de que la selección natural ha ocurrido, esto es, que algunos tipos están mejor adaptados que otros al ambiente selectivamente relevante (y que eso ha resultado en reproducción diferencial); [2] una explicación ecológica del hecho de que algunos están mejor adaptados que otros; [3] evidencia de que las características en cuestión son heredables; [4] información sobre la estructura de la población tanto desde un punto de vista genético como selectivo, esto es, información sobre patrones de flujo genético y patrones de los ambientes selectivos; y [5] información filogenética concerniente a qué ha evolucionado a partir de qué, esto es, cuáles estados del carácter son primitivos y cuáles son evolucionados.

Pero, cuando analiza ese *quinto elemento*, el de la información filogenética sobre la polaridad del rasgo en estudio, el propio Brandon (1990, p. 171) dice que:

Pese a haber mencionado esa categoría al final, quizá ella debería ser listada en primer lugar, pues sin información sobre qué ha evolucionado a partir de qué, no podemos formular hipótesis significativas sobre si un rasgo es o no una adaptación. [...]. La tolerancia a metales [pesados] evoluciona en poblaciones de plantas que crecen en suelos contaminados porque los tipos tolerantes están mejor adaptados a ese ambiente que los tipos no tolerantes. Pero supóngase que todos los miembros de alguna especie de planta, o sus ancestros, fuesen ya previamente tolerantes a esos metales aun sin haber estado nunca expuestos al suelo contaminado. En este caso, el hecho de que las plantas que crecen en suelo contaminado sean tolerantes a los metales pesados no exigiría una explicación en términos de adaptación. La tolerancia a metales no sería una adaptación en esa especie, sería una *aptación* [aptation].

Es decir: si un carácter no puede ser entendido como la modificación de otro del cual quepa decir que es su forma derivada, entonces tampoco puede ser considerado como una adaptación. Por eso, explicar adaptaciones es lo mismo que explicar divergencias de caracteres. Pero es también por eso que no hay explicación adaptativa de un rasgo si ello no conlleva al mismo tiempo la explicación de una divergencia.

Es decir: el fenómeno a ser explicado es primariamente entendido como una divergencia morfológica o etológica; y el considerar que esa divergencia es adaptativa funciona como una hipótesis plausible para explicarla.

Pero se trata, insisto, de una hipótesis plausible pero no necesaria: la divergencia morfológica, como ya dije, puede también explicarse por procesos de deriva genética y migración. Puede decirse así que la suposición y la explicación de la divergencia es lógicamente anterior a la suposición y la explicación de la adaptación. Ésta no puede existir sin aquella. Pero la reciproca no es válida: en términos darwinistas explicar una adaptación es siempre ya antes la explicación de una divergencia; porque sin esta última no hay fenómeno para ser explicado. Y afirmar esto no es más que repetir mi tesis central: sin divergencia de caracteres no hay nada que irrumpa en el horizonte predefinido por ese *ideal de orden natural* que es la permanencia de la forma ancestral.

Esto, además, vale no sólo en el caso del surgimiento de una variedad que, por estar sometida a presiones selectivas diferentes, diverge morfológica o etológicamente del resto de las poblaciones de la misma especie, pudiendo dar lugar a un proceso de especiación; sino que también vale para lo que ocurre con una población que, en su totalidad, evoluciona a partir de un estado primitivo. Es decir: tanto en el caso de la *cladogénesis* como en el caso de la *anagénesis*, la evolución, en general, y la adaptación, en particular, son siempre entendidas como procesos de divergencias o alejamientos que se apartan de una forma ancestral o primitiva. Sólo que en el primer caso, cuando se piensa *cladogenéticamente*, se hace alusión explícita a una *forma hermana* que no ha sufrido ese proceso de divergencia; y en el segundo caso, cuando se piensa *anagenéticamente*, esa alusión es elidida. Pero, incluso en este último caso, la referencia a un estado primitivo anterior, del cual el nuevo es una divergencia, sigue siendo inevitable.

Por eso, aun cuando sea verdad que la explicación de cualquier proceso cladogenético suponga la explicación de un proceso anagenético en el cual una población dentro de una especie diverge toda ella en una misma dirección, dando lugar a una nueva variedad o a una nueva especie; lo cierto es que, sea por referencia a la constitución inicial de toda esa población particular, o sea por referencia a la constitución de la especie de la cual ella se aparta, el proceso evolutivo es siempre entendido como alejamiento o divergencia de una forma ancestral. Así, el incremento del tamaño medio de los castores fueguinos que, se supone, ocurrió desde la llegada de estos animales a Tierra del Fuego en la década de 1940, puede ser analizado por referencia exclusiva a la manada fundadora de esa población, que tal vez por haber sido transportada desde Canadá con inciertos fines comerciales ya haya estado compuesta por individuos, en promedio, más corpulentos que la media de los castores canadienses; o también puede ser analizada por referencia a sus hermanos del hemisferio norte.

En ambos casos, sin embargo, se tratará más o menos de lo mismo: se considerará ese putativo incremento de tamaño como divergencia a partir de una forma ancestral, o *primitiva*; y se discutirán hipótesis sobre presiones selectivas, tal vez conjugadas con la incidencia del llamado *efecto fundador*, para explicar dicha divergencia. Sólo que en un caso se tomará como forma primitiva de referencia a los primeros castores desembarcados en la isla y en el otro a los que se quedaron en Canadá. Pero, sea para pensar en ese proceso considerándolo como el posible surgimiento de una nueva variedad de castor, sea para considerarlo como un caso interesante de evolución y posible adaptación de toda una población sometida a cambios ambientales significativos, la indagación tendrá que tener un mismo punto de partida y apuntar a un mismo objetivo: la referencia a una forma primitiva como *condición inicial* y la ocurrencia de una divergencia como hecho a ser explicado (Cf. Amundson, 2005, p. 105).

5 COMPLEJIDAD Y DIVERGENCIA

Pero esto es así no sólo en procesos evolutivos relativamente simples como el incremento de tamaño o el cambio de una coloración que ese modo de proceder se aplica. Darwinianamente, el surgimiento y la conformación de órganos *complejos* como los ojos, es entendido de la misma forma; es decir: como una larga serie de sucesivas divergencias a partir de una forma ancestral. En realidad, no existe una explicación por selección natural del origen del ojo; como existe, por ejemplo, una explicación por selección natural del *melanismo industrial* en *Biston betularia*. Lo que existe es una explicación de por qué, en determinadas especies, se ha fijado una variante de ojo distinto al de su forma ancestral; y, también puede existir una explicación de *por qué*, en la historia evolutiva de algunos linajes, en órganos cuya función no era, estrictamente hablando, la visión, fueron premiadas divergencias morfológicas que posibilitaron el ejercicio de algo que sí pudiese merecer ese nombre (Cf. Darwin, 1998[1872], p. 228-229).

Desde células particularmente fotosensibles, hasta el ojo más humilde de un vertebrado, y desde éste hasta el ojo de un águila, no hay más que una larga historia de sucesivos alejamientos de formas ancestrales: el ojo de un mamífero es un desvío evolutivo desde el ojo de un reptil, y el ojo más simple de un molusco es un desvío morfológico a partir de un *órgano ciego*. Y la *Teoría de la Selección Natural* es la que nos lleva a sospechar que cada uno de esos desvíos debió acarrear alguna mínima ventaja para la forma de vida en la que ocurrió (Cf. Darwin, 1859, p. 486). La explicación de eso que Ayala llama *complejidad adaptativa* nunca podrá ser, y no precisa ser, otra cosa que la larga cadena de explicaciones dadas para sucesivos y en general minúsculos, *casi eleáticos*, alejamientos de formas preexistentes. Formas que, para cada uno de esos pasos, deben ser consideradas como el estado o la forma primitiva del estado de carácter a ser explicado; y es siempre prudente recordar que la ventaja implicada en cada uno de esos pasos no tiene por qué ser necesariamente buscada en el mejoramiento de una función semejante a la que ese órgano cumple en aquello que nosotros estemos considerando como el *fin de la serie*. La historia natural del ojo no tiene por qué ser, toda ella, la historia de la visión (Cf. Caponi, 2009).

6 UN PRINCIPIO DE ECONOMÍA: MINIMIZAR LAS DIVERGENCIAS

Se me podría objetar que el tratamiento aquí dado a la explicación de la semejanza fue sesgado e incompleto porque sólo aludió a la explicación de homoplasias o analogías; cuando es sabido que no son ellas, sino las homologías, las semejanzas que más importan en la *Biología Evolucionaria*. Y ciertamente que una cosa es la mera explicación de las analogías por *convergencia adaptativa*; y otra cosa totalmente distinta es el tratamiento que la *Teoría de la Selección Natural* propone para esas *verdaderas* semejanzas que son las homologías. La genuina *unidad de tipo*, esa que se denuncia en la correspondencia estructural que existe entre los miembros delanteros del ñandú y los miembros delanteros de los murciélagos, no recibe, desde una perspectiva darwiniana, el mismo tratamiento que puede recibir esa analogía funcional que existe entre las alas del gorrión y las alas de esos mismos murciélagos. En el darwinismo, se dice, esa unidad de tipo se explica *por filiación común* (Darwin, 1859, p. 206); y esto parece ir en contra de la alegación de que el objetivo explanatorio de la *teoría darwiniana* se encuentra en las diferencias, y nunca en las *semejanzas*, entre los seres vivos.

El uso generalizado de esa regla de inferencia que Sober (2008, p. 265) llamó *Modus Darwin* (“semejanza, luego filiación común”), y que en realidad debería ser enunciada diciendo *unidad de tipo, luego filiación común*, no parece indicar otra cosa. ¿Por qué los yacarés y los cocodrilos se parecen? ¿Tal vez porque su modo de vida es semejante y entonces están sometidos a presiones selectivas similares? No,

antes que eso, ellos se parecen porque derivan de un ancestro común; y son en todo caso las diferencias en sus modos de vida las que, selección natural mediante, explicarán las diferencias morfológicas que ellos presentan (Darwin, 1859, p. 206; Amundson, 2005, p. 102-103) El modo de vida, como vimos en el caso de las membranas interdigitales de nutrias y *gambás d'agua*, puede eventualmente producir esta semejanza; pero lo que en principio se da por supuesto, hasta que sea desmentido por evidencia adicional, es que la semejanza obedece a la filiación común.

Sin embargo, el hecho de que, *a priori*, se prefiera la explicación por filiación común, por *Modus Darwin*, a la explicación por convergencia o reversión (Cf. Tassy, 1998, p. 250), refuerza la tesis que aquí está siendo sostenida. Es que el *Modus Darwin* sólo puede funcionar como genuina *regla de inferencia*, y no como mera generalización empírica, en un mundo donde la *permanencia de la forma originaria o inicial* es considerada como el *grado de cero* de cualquier explicación. Todo lo demás, todo lo que ocurra por sobre ese horizonte de permanencia, será explicado por selección natural o por otros factores como deriva genética, migración o, si se quiere, selección sexual. Atribuir la semejanza al origen común, pensarla como homología y no analogía, es siempre la alternativa menos problemática, no por ser la hipótesis más segura sino por ser la *hipótesis mínima*. Diferentemente de lo que ocurre con las divergencias evolutivas, que son lo que hay que explicar, el recurso a la filiación común supone una *inversión* o un *esfuerzo explicativo* nulo; porque ella remite directamente al ideal de orden natural de la *Teoría de la Selección Natural*.

7 ¡BÁRBAROS, LAS APOMORFIAS NO SE COMEN!

Las explicaciones evolutivas son siempre explicaciones de caracteres o de estados de caracteres. De *apomorfias* en el caso de las explicaciones por selección natural, por selección sexual, por deriva genética o por migración; y de *plesiomorfias* cuando, por recurso directo al *ideal de orden natural*, se apela a la *filiación común*. En el primer caso se explica la alteración de un carácter; y en el segundo su preservación. Y tener en cuenta esto puede contribuir a clarificar aquel problema que Lewontin (1979, p. 145) planteó con relación a la necesidad de dividir un organismo en *partes* diferentes que tendrían las explicaciones por selección natural. Esa división, según Lewontin afirmaba, debía obedecer a *decisiones apriorísticas* y algo arbitrarias: “¿Es la mano la unidad de evolución y función?”, se preguntaba él, “¿o más bien el dedo o una falange? (Lewontin, 2000, p. 77).

La cuestión puede parecer intrigante; pero creo que está mal planteada. Ella supone la confusión entre *hablar de partes* y *hablar de caracteres*. El objetivo de una *explicación seleccional* está dado siempre por un cambio en el estado de un carácter: allí donde se constata una *apomorfia* es donde puede preguntarse *¿por qué ese estado derivado y no más bien el estado primitivo?*; y no es improbable que la respuesta para esa cuestión resida en una presión selectiva que será menester identificar. Sin referencia a la *plesiomorfia*, al estado primitivo del carácter, no hay modo de percibir la *apomorfia* a ser explicada. Pero es justamente esa referencia, y ese contraste entre el estado primitivo y el estado derivado del carácter, lo que permite que la *pregunta adaptacionista* sea correctamente formulada sin mayor riesgo de arbitrariedad: ese contraste le fija un blanco definido a las explicaciones seleccionales. Las adaptaciones no son *partes de organismos*: ellas son *estados de caracteres* que pueden ser explicados por selección natural. Ellas, para decirlo de otro modo, deben ser siempre entendidas como *caracteres de linajes* y no como *partes de un cuerpo*. Nadiese come una adaptación, nadie se come una apomorfia; como sí puede comerse el muslo de un pollo o el jamón de un cerdo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMUNDSON, Ron. *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- AYALA, Francisco. Teleological explanations in Evolutionary Biology. *Philosophy of Science* **37**: 1-15, 1970.
- _____. In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design. *Ludus Vitalis* **21**: 50-66, 2004.
- _____. En el centenario de Darwin. *Ludus Vitalis* **32**: 1-16, 2009.
- _____. There is no place for *intelligent design* in the Philosophy of Biology: *intelligent design* is not science. Pp. 364-390, in: AYALA, Francisco & ARP, Robert. (eds.). *Contemporary debates in philosophy of biology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2010.
- BRANDON, Robert. *Adaptation and environment*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- _____; McSHEA, Daniel. *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*. Chicago: The University of Chicago Press, 2010.
- CAPONI, Gustavo. La navaja de Darwin. *Ludus Vitalis* **22**: 9-38, 2004.
- _____. O princípio de Hardy-Weinberg como ideal de ordem natural da biologia evolutiva. Pp. 225-235, in: REGNER, Anna & ROHDEN, Luiz. (eds.). *A filosofia e a ciência redesenham horizontes*. São Leopoldo: Unisinos, 2005.
- _____. El segundo pilar: la biología evolucionaria desenvolvimienta y el surgimiento de una teoría complementaria a la teoría de la selección natural. *Ludus Vitalis* **29**: 2-32, 2008.
- _____. Historia del ojo: Nietzsche para darwinianos; Darwin para nietzscheanos. *Revista Temas & Matizes* **8**: 10-26, 2009.
- CRONIN, Helena. *The ant and the peacock*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- DARWIN, Charles. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- _____. *The origin of species*. 6ª ed. [1872]. New York: The Modern Library, 1998.
- DAWKINS, Richard. *The blind watchmaker*. London: Norton, 1996.
- DENNETT, Daniel. *Darwin's dangerous idea*. London: Penguin, 1995.
- GINNOBILI, Santiago. La teoría de la selección natural darwiniana. *Theoria* **67**: 37-58, 2010.
- GOULD, Stephen. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- KANT, Immanuel. *Principios metafísicos de la ciencia de la naturaleza* [1786]. Trad. de Carlos Másmela. Alianza: Madrid, 1989.
- KOYRÉ, Alexander. Galileo y la ley de inercia. Pp. 149-278, in: KOYRÉ, Alexander. *Estudios galileanos*. Trad. de Mariano Gonzáles. Madrid: Siglo XXI, 1980.
- LENNOX, James. Darwin was a teleologist? *Biology & Philosophy* **8**: 409-21, 1993.
- LEWENS, Tim. *Darwin*. London: Routledge, 2007.
- LEWONTIN, Richard. La adaptación. Pp. 139-152, in: Los libros de Investigación & Ciencia: *Evolución*. Sin detalle de traductor. Barcelona: Labor, 1979.
- _____. *The triple helix*. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- MAYNARD SMITH, John. *The theory of evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- RUSE, Michael. *La filosofía de la biología*. Trad. de Ignacio Cabrera. Madrid: Alianza, 1979.
- _____. *Tomándose a Darwin en serio*. Trad. de Margarita Vicedo. Barcelona: Salvat, 1987.
- _____. *Sociobiología*. Trad. de Martín Santos. Madrid: Cátedra, 1989.
- SOBER, Elliott. *The nature of selection*. Chicago: The Chicago University Press, 1984.

_____. *Evidence and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.

TASSY, Pascal. *L'arbre a remonter le temps*. Paris: Diderot, 1998.

TOULMIN, Stephen. *Foresight and understanding*. Indianapolis: Indiana University Press, 1961.