

# Separación entre forma y función biológica

## Consecuencias para la tesis de la contingencia radical

Víctor Emilio Parra Leal<sup>1</sup>

Recibido: 14 de marzo de 2021

Aceptado: 11 de mayo de 2021

---

**Resumen:** La tesis de la contingencia radical (TCR) plantea que las formas biológicas que han evolucionado son contingentes en el sentido en que son impredecibles, pues su evolución depende de la ocurrencia de otros estados evolutivos previos que, si bien llevaron a determinada forma biológica, podrían haber resultado en otra distinta. En este artículo se plantea una nueva versión de la contingencia evolutiva, entendida como la separación entre forma y función biológica. Existen elementos y evidencia suficientes para defender la idea de que la manera como opera la evolución por selección natural es tal que, dada la dependencia de una adaptación biológica del medio, se da una separación entre forma y función biológica. Esta concepción implica contingencia respecto a las distintas estrategias de los seres vivos para cumplir las distintas funciones, pero convergencia en las funciones biológicas generales, que se derivan incluso de los requerimientos para que se considere a un organismo como 'vivo'. Este enfoque permite aclarar la naturaleza de la contingencia evolutiva, al mostrar que la convergencia o contingencia de un rasgo biológico depende de la determinación general o específica de sus características. Otra consecuencia importante del análisis es mostrar que, entendida así, la contingencia no puede ser radical.

**Palabras clave:** contingencia, evolución, selección natural, funciones biológicas.

**Title:** Distinction between Form and Biological Function: Consequences for the Radical Contingency Thesis

**Abstract:** The radical contingency thesis (RCT) claims that evolved biological traits are contingent in the sense that are unpredictable, because their evolution depends on the happenings of previous evolutive states, which, despite ending in some specific biological forms, could have derived in very different ones. This paper offers a new version about evolutive contingency, understood as the sharp distinction between function and biological form. There are enough elements for supporting the idea that, given the way natural selection works, in which the environment plays a key role, there is a clear distinction between biological form and function. This view implies contingency regarding the strategies that natural selection uses for accomplishing the varied required functions, but convergence in the general functions that traits are intended to fulfill. This view sheds light on the very nature of biological contingency in the sense that it shows that contingency is impossible if some general and basic functional effects are posited for every living organism.

---

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Colombia.

✉ [vparra@unal.edu.co](mailto:vparra@unal.edu.co) |  [0000-0002-1874-4927](https://orcid.org/0000-0002-1874-4927)

Parra Leal, Víctor Emilio (2021). Separación entre forma y función biológica. *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 5(2), 82–104.

<https://revistas.unc.edu.ar/index.php/afjor/article/view/32434>



**Keywords:** contingency, evolution, natural selection, biological functions.

---

## 1. Introducción: La tesis de la contingencia radical

Gould (1989) resalta el carácter contingente de la biología evolutiva cuando propone el famoso experimento mental de imaginar qué ocurriría si pudiera devolverse —como si de una videocinta se tratara— todo el proceso evolutivo, para empezarlo de nuevo. Según este autor “cualquier repetición de la cinta, llevaría a la evolución por un camino radicalmente diferente del que actualmente ha tomado” (Gould, 1989, p. 51, traducción propia). Esta caracterización del proceso evolutivo se conoce como la tesis de la contingencia radical (en adelante TCR). Planteada de manera general, dicha tesis sostiene que ciertos rasgos biológicos, producto de un proceso evolutivo, podrían haberse desarrollado de otra forma. Esta creencia está basada en la idea de que la evolución de las formas biológicas está fuertemente influenciada por elementos azarosos que han determinado las características de tales formas (Wong, 2019).

A esta tesis se opone el punto de vista robusto de la vida (en adelante PRV), según el cual existen ciertos rasgos biológicos que tenderán a repetirse o a converger<sup>2</sup>, porque constituyen la solución óptima que la selección natural provee a los organismos para adaptarse, o por ciertos constreñimientos que tienen que ver con leyes físicas o químicas que determinan de manera invariable y robusta las formas biológicas (Solé & Goodwin, 2000).

Se han diseñado múltiples experimentos y estudios para evaluar hasta qué punto la evolución biológica funciona de acuerdo con la TCR o al PRV. Algunos estudios se han centrado en análisis de datos macroevolutivos que evalúan la convergencia en los rasgos fenotípicos (Emerson, 2001); otros estudios se han centrado en determinar la contingencia o convergencia en la evolución de la manera como los genes sintetizan las proteínas (Starr, Picton, & Thornton, 2017). Sin embargo, el principal enfoque ha consistido en llevar a cabo el experimento propuesto por Gould, a pequeña escala, a través de modelos computarizados (Yedid, Ofria, & Lenski, 2008) o a través de estudios en el laboratorio con organismos que evolucionan rápidamente (Travisano, Vasi, & Lenski, 1995), experimentos en la naturaleza, o estudios comparativos de linajes que han experimentado ambientes similares (Losos, Jackman, Larson, de Queiroz, & Rodríguez-Schettino, 1998).

A pesar de la multitud de enfoques, los estudios mencionados asumen que hay claridad respecto a qué se quiere decir cuando se habla de “contingencia”. Gould mismo usa el término con dos sentidos distintos, lo cual sugiere que una tarea importante del filósofo de la ciencia es aclarar el concepto de contingencia cuando se hace referencia a la evolución biológica. Gould entendió la contingencia, en primer lugar, como dependencia causal. Esta versión concibe a las explicaciones evolutivas como históricas, pues toman la forma de una narrativa, en la que determinado fenómeno E, que requiere ser explicado, surge a causa de que ocurrió D, precedido por C, B y A. Bajo esta concepción, si cualquiera de los estados previos a E no hubiera ocurrido, o se hubiera dado de manera distinta, E no existiría, o se presentaría en una forma distinta E’,

---

<sup>2</sup> La convergencia consiste en la evolución independiente de rasgos biológicos similares, a partir de estructuras ancestrales distintas y por procesos de desarrollo diferentes.

requiriendo una explicación diferente. De esta manera, E puede ser explicado como el resultado de A, pasando por D (Gould, 1989). El otro sentido, adoptado por Gould, es el de la contingencia como impredecibilidad. Bajo esta versión, la contingencia consiste en que no es posible predecir cuál será el siguiente fenómeno que se generará a partir de determinado evento evolutivo. Los caminos que toma la evolución, a partir de determinado estado A, dependen del carácter azaroso de las mutaciones genéticas, por ejemplo, y por eso resultan impredecibles. Las dos versiones son compatibles y pueden dar cuenta de la manera como opera la evolución; en últimas, la contingencia significa que una determinada ocurrencia evolutiva depende de una historia (versión de la dependencia causal) que podría o no haber ocurrido (versión de la impredecibilidad) (Beatty, 2006). Dicho de otra manera, la contingencia de los rasgos biológicos consiste en que su evolución depende de un determinado camino evolutivo, el cual, a pesar de tener un punto de partida similar al de otros rasgos, podría tener resultados distintos, pues en cada etapa del proceso, fenómenos como las mutaciones azarosas y la deriva génica<sup>3</sup>, entre otros, pueden hacer que el resultado sea distinto en cada caso (Powell & Mariscal, 2015).

En este artículo se propone una nueva versión de la contingencia de los rasgos biológicos, basada en la separación que existe entre forma biológica y función biológica en la manera como opera la selección natural.<sup>4</sup> Ya se mencionó que se puede evaluar la TCR a través de medir si se da la convergencia de los rasgos biológicos, la cual puede producirse por constreñimientos físicos o químicos, tanto a nivel micro como macro evolutivo (Rosenblum, Parent, & Brandt, 2014). Sin embargo, el presente trabajo no analiza las implicaciones de dicha posibilidad, sino que se centra en la contingencia o convergencia que pueda existir, dada la manera como se concibe la selección natural. Este enfoque está justificado, pues Gould, al formular la TCR está enfatizando el carácter histórico de la evolución, el cual es dado principalmente por cómo se considera que funciona la selección natural.

## 2. Selección natural, formas biológicas y contingencia evolutiva

A continuación, se construirá la versión de contingencia como separación entre forma y función biológica. Para hacerlo, será necesario primero entrar en la discusión acerca de si la selección natural explica o no las adaptaciones biológicas y en qué sentido lo hace. Como se verá más adelante, en la medida en que las funciones biológicas se determinan generalmente por las adaptaciones, este debate conducirá a la definición de contingencia propuesta en este trabajo. Luego se evaluará si dada esta definición, es posible sostener la TCR.

Elliott Sober (1984) cree que la selección natural no puede explicar las adaptaciones o rasgos biológicos. Su argumento básico consiste en hacer una distinción

---

<sup>3</sup> La deriva génica es una fuerza evolutiva que cambia las frecuencias alélicas de las especies en el tiempo. Es un efecto estocástico, consecuencia del muestreo aleatorio en la reproducción y de la pérdida de alelos por azar y no por selección natural.

<sup>4</sup> La selección natural es un fenómeno de la evolución en el cual, dada la lucha por la existencia, impuesta por las restricciones ambientales, los individuos que conforman una población biológica y que presentan variaciones o diferencias en sus genotipos más ventajosas frente al resto, tienen una mayor probabilidad de transmitir tales rasgos a su descendencia, aumentando su adaptación al medio.

entre explicaciones del desarrollo (tal como la de Lamarck) y explicaciones seleccionistas o variacionales (como la de Darwin).

Para ilustrar la distinción entre una explicación seleccionista y una del desarrollo, Sober pide imaginar que todos los niños en un salón leen al nivel de un niño de tercer año. Este hecho puede explicarse de dos maneras. Una explicación (la del desarrollo) consistiría en tomar niño por niño y describir las experiencias tempranas y las condiciones psicológicas o estados mentales que lo llevaron a adquirir la capacidad de leer a ese nivel. Una explicación completa del salón podría incluir la recopilación de las explicaciones del desarrollo de cada niño. La otra explicación (la seleccionista) daría cuenta de la presencia de los niños, apelando al hecho (suponiéndolo cierto) de que ningún niño que no lea al nivel de tercer grado puede estar en el salón (Sober 1984). Nótese que, a diferencia de la explicación del desarrollo, la seleccionista no explicaría mejor el hecho a nivel poblacional, sumando las explicaciones seleccionistas de cada niño.

Así, el *explanandum* “¿Por qué todos los niños del salón leen al nivel de un niño de tercer año?” puede, según Sober, ser puesto en dos contextos de contraste diferente, de suerte que puede tener dos *explanans*: uno que muestra por qué cada individuo tiene un nivel de lectura más que otro nivel y otro que nos dice por qué el salón está lleno con individuos que leen al nivel de tercer grado, más que con otros individuos con otras capacidades de lectura. El primer *explanans* es individual, y el segundo poblacional. De esta manera, cree Sober, funcionan las explicaciones biológicas:

La Selección Natural no explica por qué tengo un pulgar oponible (más que carecer de uno). Este hecho cae bajo la perspectiva del mecanismo de la herencia (Cummins, 1975). Hay solamente dos clases de hechos a nivel individual que la selección natural puede explicar. Puede dar cuenta de por qué organismos particulares sobreviven y por qué disfrutan de un grado particular de éxito reproductivo. Pero las propiedades fenotípicas y genotípicas de los individuos -propiedades de morfología, fisiología y comportamiento- caen fuera del dominio privativo de la selección natural.<sup>5</sup> (Sober, 1984, p.152)

Así, la selección natural no puede explicar las propiedades fenotípicas y genotípicas de los organismos. Lo máximo que puede hacer a nivel individual es, según Sober, explicar por qué organismos particulares sobreviven y por qué disfrutan de cierto grado de éxito reproductivo.

La explicación seleccionista no es reducible a explicaciones del desarrollo. Si en el lamarckismo la pregunta a resolver era por qué las jirafas tienen cuellos más largos, en el darwinismo la pregunta a resolver será por qué la población de jirafas está compuesta de individuos con cuellos largos, más que de individuos que no tienen cuellos largos. En un caso, la explicación se centra en la evolución del organismo, en el otro, en la evolución de la población.

En las explicaciones del desarrollo, el estímulo del cambio es endógeno y el ambiente, aunque dispara los cambios, juega un papel relativamente secundario. Por el contrario, en el darwinismo, cree Sober, los organismos no cambian, sino que varían. No

---

<sup>5</sup> Todas las citas textuales del artículo, originalmente escritas en inglés, son traducidas al español por el autor. Los conceptos o expresiones ambiguos o difíciles, serán mencionados en notas al pie de página para que el lector juzgue la fidelidad de la traducción.

hay una tendencia inmanente al cambio, sino que hay una especie de oportunismo (Sober 1984). El darwinismo supone que los organismos son estáticos, a pesar de eso, las poblaciones evolucionan.

El argumento básico para negar que la selección natural pueda explicar las formas biológicas, consiste en afirmar que la teoría evolutiva por selección natural no provee una explicación del desarrollo sino una seleccionista, en la que no se explica la evolución de organismos particulares, sino de las poblaciones.

Neander responde a los argumentos de Sober, a través del concepto de *selección natural acumulativa* (1995). En lo central, Neander y Sober están de acuerdo en que las variaciones heredables pueden surgir a través de mutaciones genéticas azarosas y que la selección natural selecciona, entre las mismas, a las más adaptativas. Sin embargo, Neander cree que es posible demostrar que la selección natural, entendida como un proceso de selección gradual y acumulativa, es decir, como un proceso histórico, puede explicar las adaptaciones.

En su corrección a Sober (1984), Neander analiza el ejemplo de los niños que leen al nivel de un niño de tercer grado. Recuérdese que Sober utiliza el ejemplo para mostrar que una cosa son las explicaciones seleccionistas y otra diferente las del desarrollo. Respecto a tal ejemplo, Neander señala que no se puede establecer que las explicaciones del desarrollo nunca involucren la descripción de procesos seleccionistas. Así, por ejemplo, que los niños hayan adquirido la habilidad de leer al nivel que lo hacen, se puede explicar también, según Neander, por el hecho de que fueron seleccionados para ir a la escuela y no para trabajar en las minas o en el campo (Neander, 1988). Esta referencia seleccionista, cree Neander, bien podría ayudar a entender por qué los niños tienen la capacidad lectora que poseen. El punto de esta primera respuesta a Sober, que posteriormente desarrollará, consiste en señalar que *una explicación completa* de los rasgos requiere no solo de explicaciones del desarrollo, sino también de explicaciones seleccionistas.

Neander dedica parte de su trabajo a intentar aclarar, una vez establecido que en lo central está de acuerdo con Sober, qué es entonces lo que está en juego en el debate. Así, cuando se hace la pregunta de si la selección natural podría explicar al pulgar oponible humano, según Neander, podría estarse preguntando tres cosas distintas (Neander, 1995). La pregunta, en primer lugar, podría ser por el desarrollo de individuos particulares y por las influencias causales que generaron el desarrollo ontogenético del pulgar prensil. Una respuesta completa a esta pregunta requeriría de una descripción del proceso que inicia con la concepción del organismo, lo que se ha heredado del genoma de los padres, describir el desarrollo embriológico y la manera como las células de los miembros superiores se diferencian, etc. Neander la llama “la pregunta por el desarrollo de los rasgos” (1995, p. 62).

Una segunda pregunta, tendría que ver con cómo o por qué seres orgánicos con pulgares prensiles han llegado a prosperar y han persistido en la población humana. Imagínese que cierto grupo de primates prehumanos carecían de pulgar prensil, mientras que otro grupo sí tenía, siendo el caso que este último grupo prevaleció y prosperó mientras que el otro fue eliminado. Esta pregunta podría entonces estar pidiendo la razón de por qué primates con pulgar prensil sobrevivieron y tuvieron descendencia. A esta pregunta, Neander la llama “la pregunta por la persistencia” (1995, p. 62).

Por último, con la pregunta podría estarse pidiendo una explicación de cómo o por qué surgió un plan genético que incluye el pulgar prensil en la especie humana. Esta pregunta pide que se dé cuenta de cómo se originó el plan inicial. Neander llama a esta “la pregunta por la creación” o “por el origen” (en sentido amplio y no solo en sentido divino, sino incluyendo también procesos no intencionales). Esta pregunta pediría que se respondiera cómo se originó el plan genético del pulgar prensil en la especie humana o en sus ancestros (Neander, 1995, p. 63).

Neander cree que Sober parece estar hablando solamente de la respuesta a la primera pregunta, es decir, la respuesta a la pregunta por el desarrollo de los rasgos (Neander, 1995). Por supuesto, Neander cree que una respuesta completa requiere de una respuesta sobre el origen del plan genético, es decir, requiere una respuesta a la pregunta por la creación (Neander, 1995).

Respecto a la pregunta por la persistencia, los dos parecen estar de acuerdo en conceder que la selección natural puede explicar por qué ciertos rasgos prosperan o persisten en una población una vez han sido originados. Así, el pulgar prensil ha persistido porque dio a la especie cierta destreza que permitió, a la postre, el manejo de herramientas, lo cual incrementó la capacidad humana de alimentarse y defenderse. Es importante señalar que esta respuesta puede darse sin necesidad de responder a la pregunta por la creación de los rasgos. Según Neander, la pregunta por la persistencia presupone que el rasgo ya está allí y simplemente pide que se explique por qué organismos que poseen dicho rasgo, más que aquéllos que no lo tienen, lograron prosperar y persistir (Neander, 1995). Lo que resulta controversial según Neander, es si la selección natural puede responder a la pregunta por la creación, tanto como a la pregunta por la persistencia, o si responde a la pregunta por la persistencia, en vez de a la pregunta por la creación (Neander, 1995).

Lo que está en juego en este debate es justamente la contingencia de los rasgos biológicos o las adaptaciones. Tanto Sober como Neander admiten que los rasgos han sido seleccionados porque poseen ventajas adaptativas (es decir, responden a la pregunta por la persistencia), pero mientras el primero sostiene que esas estructuras podrían ser reemplazadas por otras que pueden cumplir la misma función que les confiere ventaja adaptativa, Neander intentará justificar su necesidad apelando a su historia; de ahí que insista en responder a la pregunta por el origen. Preguntar por el origen puede ser entendido en varios sentidos. Podría estarse preguntando sobre los procesos genéticos y moleculares que dan origen a la estructura, pero Neander aclara que la pregunta por el origen se refiere al *origen histórico*. O por lo menos eso es lo que se infiere de su caracterización de la pregunta que llama “pregunta por la creación” de los rasgos. Según Neander, esta pregunta responde cómo o por qué se originaron los rasgos: “[...] podría preguntarse cómo o por qué surgió en primer lugar un plan genético para los pulgares prénsiles en la especie humana (o en sus ancestros pre-humanos)” (Neander, 1995, p. 62). Nótese que Neander trata de manera indistinta a la pregunta del “cómo” y a la del “por qué”. (1) ¿Cómo evolucionó el plan genético del pulgar prensil? (2) ¿Por qué evolucionó el plan genético del pulgar prensil? La pregunta (2) podría ser entendida como la que Neander llama pregunta por la persistencia de un rasgo; podría responderse señalando que evolucionó porque representó cierta ventaja adaptativa para los organismos y porque fue favorecido por la selección natural, y podría mostrarse de qué manera tal rasgo

concede ventaja adaptativa a organismos que lo poseen, sobre organismos que no. La pregunta (1) en cambio, parece pedir una descripción histórica de cómo el plan *original* del pulgar prensil evolucionó hasta el plan que persiste hoy en día en los organismos con pulgar prensil.

Aquí es necesario hacer la siguiente observación, que permite desarrollar la definición de contingencia presentada en este trabajo. La pretensión explicativa de Neander funciona siempre y cuando se dé una relación estrecha entre forma y función. En otras palabras, solamente si las funciones dependen esencialmente (endógenamente) de la forma del rasgo, es posible adivinar la función de un rasgo atendiendo a su forma. Pero si, como se verá más adelante, cabe la posibilidad de que los rasgos adquieran diferentes funciones con independencia de la forma, pues la función depende de la relación de la forma con el medio, la pretensión de Neander se ve comprometida. De esta manera, no es válido explicar la forma de un rasgo apelando a su función original. Neander no podría explicar el pulgar prensil apelando a la pretendida función original del rasgo, porque no se podría garantizar que la forma se debe a su pretendida *función original*. Por tanto, lo máximo que podría esperarse de la respuesta de Neander a la pregunta por la creación es una descripción histórica de los procesos que han llevado al rasgo a tener la forma que actualmente tiene, sin consideraciones de tipo funcional. Pero ¿es esto lo que pretende Neander? Según parece, la pretensión de Neander es, por el contrario, utilizar consideraciones funcionales para responder a la pregunta sobre el origen: “La selección natural sí responde, por supuesto, Preguntas por la Persistencia; pero no responde Preguntas por la Persistencia en vez de Preguntas por la Creación: responde Preguntas por la Creación respondiendo Preguntas por la Persistencia. O eso es lo que argumentaré” (Neander, 1995, p. 67).

Las preguntas por la creación se responden haciendo referencia a la *función original*<sup>6</sup> del rasgo. Neander considera que la selección natural acumulativa puede mostrar la forma como un rasgo biológico adquiere esa función original.

La *selección acumulativa* se caracteriza por la acumulación de secuencias de producción azarosa [*random*] / selección [*selection*] (R/S). En este proceso, las secuencias anteriores de R/S alteran el resultado de secuencias posteriores. Por el contrario, un proceso de selección de un solo paso está separado del próximo y por lo mismo, no puede alterar los resultados de futuras secuencias (Neander, 1995).

Neander ejemplifica su concepto de *selección acumulativa*, pidiendo que se piense en una máquina de lotería que tiene 30 balotas blancas, cada una de las cuales está marcada con un número del 1 al 30. En el fondo de la máquina hay siete agujeros, en cada uno de los cuales caen las balotas en cada giro de la máquina. Cada intento consiste en que las balotas caigan en dichos agujeros de forma que el intento se completa cuando cada uno de los agujeros tiene una balota. Imagínese que se han vendido tiquetes, los cuales tienen siete números entre 1 y 30 en un orden específico; por ejemplo, un tiquete puede tener los números 24, 15, 01, 02, 18, 30, 19. Si las balotas que caen en los agujeros del fondo de la máquina corresponden a los del tiquete en el orden establecido, es decir

---

<sup>6</sup> La teoría de las funciones propias sostiene que los rasgos biológicos poseen una función original que es aquel efecto funcional por el cual fueron seleccionados, lo cual permite distinguir entre funciones accidentales y propias, y permite determinar un buen o mal funcionamiento del rasgo. (Wright, 1973)

si en el primer agujero está la balota con el número 24, en el segundo agujero la balota 15, etc., de tal manera que todos los números coinciden en el respectivo orden, entonces el comprador del tiquete se convierte en millonario. Inicialmente, la probabilidad de que caiga el número del boleto en cada lugar es de  $1/30$  para cada uno de los agujeros de la máquina. Supóngase que se dan cuarenta intentos para acertar. Esto no cambia para nada la probabilidad, porque los intentos son independientes los unos de los otros. El aumento en los intentos no ejemplificaría, según Neander, en qué consiste la selección acumulativa, en la medida en que los intentos anteriores no alteran la probabilidad de los siguientes intentos.

Supóngase ahora que la máquina ha sido alterada de tal forma que cada vez que una balota cae en el lugar correcto, es decir coincide el número y el lugar que se le tiene asignado en el tiquete, deja a la balota en ese sitio y procede al siguiente intento. Aquí la probabilidad para cada agujero va aumentando, de suerte que la probabilidad de ganar en los cuarenta intentos que se han concedido aumenta considerablemente. Así, por ejemplo, si en el cuarto agujero cae la balota 02, según el tiquete de muestra, la máquina dejaría esa balota en dicho agujero y procedería al siguiente intento. La probabilidad en el siguiente intento, para cada uno de los agujeros habría aumentado, de tal manera que sería de  $1/29$ , aumentando cada vez que una balota cayera en el agujero correcto, de suerte que cuando seis balotas hayan caído en los agujeros correctos, la probabilidad de acertar en el siguiente intento será de  $1/24$ , teniendo entonces una probabilidad altísima de completar todos los números del boleto en el orden establecido, lo cual no habría ocurrido si el proceso no hubiera sido *acumulativo*. De esta manera, lo que pretende mostrar Neander es que en un proceso de selección acumulativa, las secuencias tempranas de R/S pueden alterar los probables resultados de posteriores secuencias R/S, convirtiendo al proceso en algo creativo, pues una vez se toma un rumbo adaptativo específico, los cambios siguientes están influenciados por ese camino inicial que se ha tomado. Según Neander, Sober se centra en lo que ocurre cuando la mutación es seguida por la selección, pero parece ignorar lo que ocurre cuando la selección es seguida por posterior recombinación genética y mutación; la selección precedente puede alterar bastante la probabilidad de la ocurrencia de subsecuentes recombinaciones genéticas (Neander, 1995).

Neander ofrece el siguiente ejemplo para mostrar cómo las probables combinaciones genéticas pueden estar limitadas por el proceso de selección. Imagínese que hay una población de 100 individuos haploides, en la cual se han fijado los genes  $A_1$  y  $B_1$ . Supóngase entonces que dos mutaciones ocurren, una después de la otra en diferentes individuos, de suerte que  $A_1$  muta a  $A_2$ , y en otro individuo  $B_1$  muta a  $B_2$ . Supóngase que  $A_2$  es más adaptativo que  $A_1$ , y que  $B_2$ , por su parte, es menos adaptativo que  $B_1$ , a menos que se combine con  $A_2$ , de suerte que las posibles adaptaciones en orden de su ventaja adaptativa, serían las siguientes:  $(A_2, B_2) > (A_2, B_1) > (A_1, B_1) > (A_1, B_2)$ . Cabe entonces preguntarse qué tan probable es que el par genético más adaptativo surja. La respuesta de Neander es que todo depende, entre otras cosas, de qué tanto  $A_2$  se ha fijado en la población antes de que surja  $B_2$ . Si  $A_2$  se ha fijado para cuando  $B_2$  surge, la probabilidad de que el par más adaptativo ocurra es de 1. Por otra parte, si no ha habido selección de  $A_1$  para cuando  $B_2$  surge, entonces la probabilidad será mucho menor (Neander 1995).

Así, para Neander, la probabilidad de una combinación exitosa tal como  $A_2$ ,  $B_2$ , depende de procesos selectivos previos y acumulativos. Para ella, aunque es cierto que el proceso de evolución por selección natural tiene una fase de generación azarosa de mutaciones y otra de selección, de esto no se sigue que sea la mutación y no la de selección la que explique la creación de las secuencias genéticas y las adaptaciones a las que dan lugar dichas secuencias:

Muchas, frecuentemente millones, de tales secuencias, están involucradas en producir adaptaciones tales como nuestros pulgares préniles, nuestros ojos y oídos, la cresta del gallo y la tela de araña. Y estas secuencias distan de estar causalmente aisladas unas de otras. La mutación altera al resultado de la selección subsecuente, el cual, a su vez, altera el resultado de la subsecuente generación azarosa de nuevas secuencias genéticas y así sucesivamente. (Neander 1995, p. 77)

Solamente, cree Neander, si el análisis se centra en las causas locales de la generación de la forma, puede concebirse un mundo en el cual los seres humanos, que han sido favorecidos por la selección natural, podrían vivir con criaturas que han sido eliminadas por dicho proceso. Sin embargo, si se mira cómo actúa la selección natural, y si se es consciente de la influencia que la selección ejerce sobre la probabilidad de determinadas combinaciones genéticas, entonces la aparente coherencia de este “mundo posible” se desintegra. En otras palabras, para Neander, una correcta comprensión de la manera como actúa la evolución por selección natural, a saber, con un carácter acumulativo y gradual, podría explicar por qué existe el corazón para hacer circular la sangre y no otro órgano, o por qué la clorofila es necesaria para realizar la fotosíntesis.

A pesar de que Neander está de acuerdo con Sober en que la selección natural no explica los cambios en una población agregando explicaciones de los cambios en individuos, no es cierto que no pueda explicar las propiedades de estos: “[la selección natural] sí puede: explicando cómo surgieron inicialmente los planes genéticos que heredaron los individuos” (Neander, 1995, p. 79).

A favor del argumento de Neander, podría decirse que el suyo concuerda con la forma como Darwin concebía el proceso de selección natural. Para Darwin, la estructura de los seres biológicos más elementales es altamente maleable y el camino evolutivo que tales estructuras pueden tomar es impredecible (Darwin, 1872). Sin embargo, una vez los rasgos han tomado un camino evolutivo específico, la producción azarosa de mutaciones se restringe, como sostiene Neander, y el espacio morfológico se limita. Una vez un órgano inicia el camino de la “especialización”, tiende a ser perfeccionado por la selección natural para la tarea en la que se inicia a especializar.

Darwin tenía cierto interés por entender lo que significa un avance en la organización de la forma, y el criterio que parece tener en mente para establecer qué tan avanzada está una estructura, es el de la cantidad de diferenciación y especialización de los diversos órganos que componen un organismo:

Si tomamos como estándar de organización elevada, la cantidad de diferenciación y especialización de los diversos órganos en cada ser adulto (y esto incluirá el avance del cerebro para propósitos intelectuales), la selección natural claramente conduce hacia dicho estándar: los fisiólogos admiten que la especialización de los órganos, en la medida en que favorece la adecuada realización de su función, es una ventaja para cada ser; de ahí que la

acumulación de variaciones, tendiente a la especialización, esté dentro del alcance de la selección natural. (Darwin, 1872, p. 98)

En este pasaje Darwin vincula directamente la acumulación de las variaciones con la especialización para llevar a cabo una función determinada. A pesar de que Darwin no elaboró una definición formal del concepto de función, puede inferirse de este pasaje que entiende a las funciones como el efecto especializado que produce un órgano que ha devenido como resultado de un proceso de selección acumulativa y gradual. Podría concederse que ese “efecto especializado” es en esencia equivalente al concepto de “función propia”.

### **3. La contingencia evolutiva como separación entre forma y función biológica**

Neander insiste en que la selección natural puede dirigir la evolución de las formas, de tal suerte que la producción de ciertas estructuras, en vez de otras, se ve favorecida por la selección previa. ¿Qué es entonces lo que Sober no acepta? Sober cree que la selección natural puede explicar por qué criaturas con rasgos determinados poseen más progenie que las que no los tienen, pero no acepta que la selección juegue un papel causal en la generación de la forma. Neander quiere mostrar que la generación de la forma depende de lo que ha sido seleccionado, luego la forma sí se explica por la selección. Nuevamente Sober sostiene que la forma en cuanto forma, nada tiene que ver con la selección: no existe una relación causal entre lo que es seleccionado y la forma en cuanto forma. Podría generarse otra estructura con forma distinta y, sin embargo, ser seleccionada para adaptar al organismo a su entorno. No hay necesidad nomológica entre la forma y aquello para lo que es seleccionado. Ese es el verdadero sentido de la contingencia en la generación de la forma biológica. Para Sober, la vida produce ciegamente variaciones y las más aptas se quedan. Pero las que se quedan no tienen ningún tipo de necesidad. Podrían ser o no. Cuando Sober caracterizaba al lamarckismo como una estrategia explicativa del desarrollo, resaltaba que lo característico de estas estrategias es que conciben a la evolución como el desenvolvimiento de un plan que se da, quiérase o no (Sober, 1984). El darwinismo, por otra parte, concibe a la evolución como algo no dirigido. Lo que hace Neander es intentar justificar la idea de que existen “canales adaptativos” por los que se dirigen las formas biológicas y que una vez se han tomado, la contingencia total de este mundo biológico se reduce. Su argumento más fuerte se centra en que es evidente que existen estructuras complejas bien adaptadas, que han tomado un camino adaptativo y que a partir de acumular cambios graduales, han logrado convertirse en estructuras cuya complejidad no puede ser generada en un solo paso, sino que requiere de la lenta acumulación de variaciones en un sentido determinado (por supuesto no-predeterminado). De esta forma, Neander pretende responder a la pregunta por el origen, respondiendo a las preguntas por la persistencia (Neander, 1995). Sin embargo, esta pretensión se basa en la asunción de que los rasgos conservan su función original. ¿Qué ocurriría con la pretensión de Neander si se da la posibilidad de que un rasgo no conserve su función inicial? ¿Sería posible aún responder a preguntas por el origen, si se descubre que las respuestas a las preguntas por la persistencia de un rasgo varían dependiendo de la historia evolutiva del mismo? O lo que es lo mismo, ¿Qué consecuencias tendría para el debate la separación entre forma y función?

Para buscar una respuesta a estas preguntas, se analizará el concepto de *adaptación* y las consecuencias que se siguen de su aclaración. Según Gould y Vrba (1982), ha faltado crear una terminología adecuada para distinguir entre rasgos que han sido diseñados por la selección natural para llevar a cabo la función que actualmente cumplen, y rasgos que no fueron moldeados por la selección natural para llevar a cabo la tarea que actualmente cumplen. Así, al proceso por el cual la selección natural moldea el rasgo para su uso actual, lo denominan *adaptación* (del latín *ad aptus*, que significa *hacia* una aptitud o adecuación); al proceso por el cual la selección natural moldea un rasgo para un uso específico (*adaptación*) pero posteriormente adquiere otro uso (es cooptado, es decir, ajustado para otro uso), lo denominan *exaptación*. Igual nombre les dan a los rasgos que no fueron moldeados por la selección natural para ningún uso específico (una no-*aptación*) pero que posteriormente fueron cooptados para el uso que actualmente tienen. Tanto adaptaciones como exaptaciones son, para Gould y Vrba, *aptaciones* (adecuaciones del rasgo para una tarea específica), pero, en la medida en que las adaptaciones fueron moldeadas por la selección natural, se dice que poseen funciones, mientras que las exaptaciones producen meros efectos accidentales (Gould & Vrba, 1982) (ver tabla 1).

**Tabla 1:** Taxonomía de la aptación

Proceso	Carácter del ítem	Uso
La selección natural moldea el ítem <sup>7</sup> para su uso corriente – adaptación	Adaptación (es una aptación)	Función
Un ítem previamente moldeado por la selección natural para una función particular (una adaptación), es cooptado para un nuevo uso- cooptación	Exaptación (es también una aptación)	Efecto
Un ítem cuyo origen no podría adscribirse directamente a la acción de la selección natural (una no-aptación), es cooptado para un uso actual –cooptación.		

Fuente: Traducción propia de (Gould & Vrba, 1982, p. 5).

Ya Darwin era consciente de la necesidad de diferenciar entre adaptaciones y estructuras resultantes de las que llama “leyes del desarrollo”. Las suturas en el cráneo de los mamíferos no son adaptaciones para el parto sino exaptaciones, (Darwin, 1872) y, de acuerdo a la terminología de Gould y Vrba, no es una función de las suturas en el cráneo ayudar en el parto, sino es solo un efecto accidental. Para Gould y Vrba, la adquisición de nuevas funciones va ligada al cambio de diseño para cumplir esas nuevas funciones: de un rasgo que, sin alterar su diseño, cumple una función diferente a la que inicialmente cumplía, no se puede decir que posee función. ¿Por qué? En el fondo de esta conceptualización subyace la idea de que la función de un rasgo está *esencialmente* ligada al diseño del rasgo. Gould y Vrba dan algunos ejemplos de exaptación, entre ellos, citan el de la evolución del vuelo. Basados en el trabajo de diversos investigadores (como Ostrom, Bakker y Oster), dan la siguiente versión de la evolución del vuelo: el *archaeopterix* (el ave más primitiva hasta ahora encontrada) no tenía una estructura ósea que le facilitara el vuelo, sin embargo, tenía todo su cuerpo cubierto de plumas; esto hace suponer que la función inicial de las plumas era regular la temperatura del cuerpo.

<sup>7</sup> La palabra original en inglés que se ha traducido como “ítem” es “character”.

Posteriormente este rasgo se usa para una tarea (efecto) diferente (se convierte en una exaptación), la cual consiste en atrapar insectos. Sin embargo, no es sino hasta cuando ese rasgo se modifica (los brazos se ensanchan) que no se dice que ha adquirido una nueva función (la de atrapar insectos). De esta manera, una superficie más grande permitía al *archaeopterix* atrapar más fácilmente insectos. Posteriormente este cambio se convierte en una exaptación para el vuelo, el cual sólo se convierte en la función de las alas cuando otros cambios morfológicos, tales como cambios en el esqueleto y en patrones neuromotores, dieron como resultado la aparición del vuelo (1982). Así, para Gould y Vrba la evolución por selección natural se da a través de una secuencia de adaptaciones, que se convierten en exaptaciones y que sientan las bases para una nueva adaptación. Esta secuencia, creen los autores, da resultados que no podrían haberse producido solamente con el concurso del incremento paulatino de la adaptación (1982).

Paul Griffiths (1992) critica la idea de que en el proceso evolutivo por selección natural hay adaptación *solamente* cuando el rasgo se modifica y se fija en la población por la nueva función que realiza, es decir, si un rasgo, sin modificarse, adquiere una nueva función para la cual inicialmente no fue diseñado (la que Gould llamaría efecto) y por realizar esa nueva función el rasgo se fija en la población, entonces podemos decir con seguridad que esa nueva función es también una adaptación. Según Griffiths, Gould y Vrba fallan en el sentido en que no detectan esta segunda fase del proceso evolutivo. Una primera fase sería la coaptación, es decir, el uso de una adaptación o un rasgo no necesariamente adaptativo para un nuevo uso o para un uso aptativo, tales rasgos serían llamados por Gould y Vrba exaptaciones. Sin embargo, una vez el rasgo coaptado ha producido un efecto que favorece la supervivencia del organismo (en esta primera fase Griffiths estaría de acuerdo con Gould y Vrba en llamar al efecto del rasgo simplemente *mero efecto*) tiende a fijarse en la población. Si se fija y llega a ser exitoso por la producción de ese efecto, Griffiths cree que merece ser llamado función:

En la explicación darwiniana de la evolución de la emoción, se encuentran ejemplos clásicos de tales funciones. Darwin hipotetiza que muchos comportamientos expresivos fueron inicialmente favorecidos para algún propósito utilitario y, posteriormente retenidos, a causa del rol que habían adquirido en la comunicación al interior de la especie.<sup>8</sup> Así por ejemplo, Darwin sugiere que el mostrar los dientes durante los episodios de ira en los primates, pudo haber sido inicialmente seleccionado como una preparación para el ataque, pero posteriormente adquirió un uso secundario para mostrar agresión, y ha sido retenido por dicha función secundaria en los humanos, mientras que se ha convertido en un vestigio con respecto a su función original (la noción de vestigialidad con respecto a una función dada es formalmente definida más abajo). Sostengo que esta función “secundaria” del comportamiento de mostrar los dientes<sup>9</sup> es una función biológica propia. Digo esto porque una explicación selectiva correcta de la actual prevalencia del rasgo, debe mencionar esta función. (Griffiths, 1992, pp. 117-118)

Griffiths pretende basar la fortaleza de su argumento en el ejemplo del comportamiento de los primates de mostrar los dientes. Tal rasgo, asegura Griffiths, aunque inicialmente tenía la función de ser una preparación para el ataque, con

<sup>8</sup> El concepto “intra-specific” ha sido traducido como “al interior de la especie”.

<sup>9</sup> Original en inglés: “tooth baring”.

posterioridad se convierte en una ayuda para la comunicación al interior de la especie. Nótese que la forma del rasgo no cambia y a pesar de eso, desde el punto de vista de Griffiths, adquiere una nueva función. Solamente si el rasgo cambia, sostendrían Gould y Vrba, entonces podríamos estar hablando de una adaptación. Griffiths propone (siguiendo un poco la terminología de Gould y Vrba), llamar a estos rasgos no exaptaciones sino *exadaptaciones*, es decir adaptaciones que han adquirido una nueva función. La diferencia fundamental es que Griffiths sí les atribuye funciones a estos rasgos, y considera que Gould y Vrba han malinterpretado el proceso evolutivo, pues la exaptación tiene, según Griffiths, dos fases ya señaladas, a saber, el uso inicial de un rasgo para una nueva función, la cual inicialmente es un mero efecto (y seguiría siendo de no fijarse este nuevo efecto en la población), y la segunda fase que consiste en la fijación del rasgo en la población. Griffiths sostiene que este efecto, convertido en función, es una “función propia” del rasgo en mención, pues, siguiendo con el ejemplo del comportamiento de mostrar los dientes, una explicación de la prevalencia del rasgo incluye una referencia al efecto de servir de ayuda en la comunicación (Griffiths, 1992).

Griffiths considera que la falla fundamental de Gould y Vrba está en atribuir una nueva función a un rasgo, solamente cuando es modificado (lo otro lo llamaría exaptación), y es solamente la modificación o la parte modificada la que adquiere esa nueva función, siendo las otras partes efectos accidentales.

Si se analiza la explicación de Gould y Vrba sobre la evolución del vuelo, a la luz de la crítica hecha por Griffiths, resultaría que para aquéllos solo las modificaciones secundarias de las plumas tienen la función de permitir el vuelo y las otras características, que igualmente asisten el vuelo, solamente lo hacen como efectos secundarios. Ahora bien, según Gould y Vrba las plumas tenían inicialmente la función de servir de termorreguladoras y posteriormente son exaptaciones para atrapar insectos; solo cuando las plumas del contorno de los brazos se modifican (se agrandan) se convierten, en adaptaciones para atrapar insectos. A Griffiths le molesta que solamente a la parte de las plumas que se ha modificado, se le atribuya esta nueva función. Según Griffiths, si un rasgo ha adquirido una nueva función, aún sin modificar su forma, y esa nueva función explica la prevalencia del rasgo en la población, puede hablarse, sin dificultad, de que ese nuevo efecto (llamado así en la explicación de Gould y Vrba) puede ser denominado una “función”:

Al introducir la noción de exadaptación, podemos permitir que las plumas tengan funciones tales como el vuelo o la termoregulación, aun si fueron inicialmente seleccionadas para atrapar insectos. Todo lo que se requiere es que deficiencias en el vuelo y la termoregulación, más que en atrapar insectos, hayan sido, por algún tiempo, las mayores desventajas que eviten la proliferación de mutaciones de las plumas, que las alejen de su forma estándar. Siempre que haya selección activa, habrá explicación selectiva y, por lo tanto, funciones propias. (Griffiths, 1992, p. 121)

En resumen, lo que Griffiths pretende sacar en claro de la discusión, es que los sucesivos períodos de selección, a través de los que pasa un rasgo, pueden conferir al mismo una serie distinta de funciones, una para cada efecto del rasgo que ha jugado un papel importante en su historia selectiva. En este punto, cobra especial importancia su teoría de los vestigios. Según dicha teoría, un rasgo es un vestigio *simpliciter* cuando ha

dejado de ser seleccionado por cierta función que realiza, lo cual no quiere decir que no pueda ser seleccionado a causa de una nueva función. Es decir, un rasgo puede ser vestigio respecto a una función, pero continuar siendo seleccionado por una nueva función, sin necesidad de ser modificado (Griffiths, 1992). Pero, Griffiths cree que esta idea requiere de soporte empírico:

Sin embargo, esta conclusión no puede sacarse solamente en base a un análisis de la noción de función propia. Lo máximo que puede hacer el análisis filosófico, es describir una noción de función coherente y metodológicamente plausible. La pregunta sobre si existen tales funciones, no es una cuestión empírica. En particular, la sucesión de funciones que he descrito, solamente ocurrirá si los rasgos permanecen relativamente abiertos a la influencia de la selección, luego de su proliferación inicial en la población. (Griffiths, 1992, p. 122)

Griffiths considera que una vez que se reconoce que procesos selectivos próximos (temporalmente hablando) también poseen funciones propias y explicaciones adaptativas, éstas resultan ser más accesibles epistémicamente: “[las explicaciones adaptativas] llegan a ser parte de una estrategia general de explicación, por sucesivas etapas de selección, cada una de las cuales está constreñida históricamente por etapas previas. Cada etapa confiere funciones a un rasgo, y deja sus rastros en las funciones vestigiales de los rasgos, en etapas posteriores” (Griffiths, 1992, p.123).

De esta manera, la propuesta de Griffiths aclara la dificultad que se planteaba a Neander cuando señalaba que su intención era recurrir a la función original de un rasgo para determinar su diseño o explicar su forma. Si se admite la posibilidad de que los rasgos cambien de función con independencia de su forma, entonces la pretensión de explicar su forma apelando al diseño original queda totalmente descartada. Por supuesto, a favor de Neander y complementando los requerimientos de Griffiths, podría decirse que esta hipótesis necesita comprobación empírica y algo más que el ejemplo del gesto de agresión en los primates.

Sin embargo, lo interesante de la formulación de Griffiths, es que en el fondo es una crítica a la tendencia a creer que la selección puede explicar los orígenes de un rasgo. Es esta tendencia la que ha generado la idea de que la causa del diseño es la pretendida “función original del rasgo”:

[...] la función de un rasgo [...] sería aquéllo por lo que inicialmente fue seleccionado. Esto, por supuesto, no solamente sería difícil de descubrir, sino que aún si pudiera ser descubierto, podría no ser la función actual del rasgo. La función del ala del pingüino es asistirlo en su nado, pero esta no fue la función original por la cual sus alas evolucionaron. (Griffiths, 1992, p. 123)

La propuesta de Griffiths consiste en distinguir entre la adquisición de rasgos y la de funciones. Si un rasgo puede adquirir nuevas funciones sin modificarse, no tiene sentido decir que la causa del diseño es la pretendida función original del rasgo.

Además de Griffiths, hay otros autores a los que les molesta la equiparación que se hace entre forma y función. Allen y Bekoff (1995), por ejemplo, ofrecen un argumento para sostener que la ecuación “Diseño Natural = Función” debe ser negada. Para Allen y Bekoff, la función es neutral respecto al camino filogenético por el cual un rasgo adquiere

la forma que posee. Un rasgo podría tener una función biológica mas no haber sido naturalmente diseñado para llevar a cabo esa función:

La discusión de Gould (1980) sobre el pulgar del panda, provee un ejemplo intuitivamente plausible de un rasgo no comportamental<sup>10</sup> con una función - rasgar la corteza del bambú- para la cual aparentemente no está diseñado, pues el pulgar aparentemente no muestra modificaciones especiales para rasgar la corteza, aunque la permanencia de este rasgo puede, presumiblemente (al menos parcialmente), ser explicado por su contribución a rasgar la corteza. Sin embargo, la evidencia comparativa necesaria para apoyar esta afirmación, no está aún disponible. (Allen & Bekoff, 1995, p. 617)

El argumento sería más convincente si logra mostrar que un rasgo, a pesar de estar muy bien adaptado para una función actual particular, no fue diseñado para dicha tarea. En ese sentido resultan más útiles los ejemplos que usan Gould y Vrba de la evolución del vuelo y de la estructura ósea (1982). En general, Allen y Bekoff (1995) se limitan a criticar la ya señalada distinción que hace Gould y Vrba entre adaptación y exaptación, pues consideran, como Griffiths, que las que Gould y Vrba llaman exaptaciones (rasgo cooptado para un nuevo uso, o rasgo producido y mantenido por mecanismos distintos a la selección natural y cooptado para un uso actual), sí poseen funciones.

A la luz de esta reflexión sobre la posibilidad de la separación entre la forma y la función, sería interesante plantar la pregunta acerca de si puede explicar la selección natural las formas biológicas. A primera vista parece sensato decir que si se traza la historia evolutiva de un rasgo (supóngase para efectos de la argumentación que es absolutamente posible trazar en detalle), puede explicar por qué ese rasgo ha sobrevivido hasta ahora, diciendo en cada período evolutivo, qué función particular hacía que el rasgo proliferara en la población. Sober diría que eso es responder a la pregunta por la persistencia. Si al trazar la historia del rasgo comprobamos que se ha venido perfeccionando gradualmente, de suerte que ha resultado en una estructura perfectamente adaptada para un propósito específico, ¿no podría decirse que la selección natural puede explicar la forma, en el sentido en que es posible explicar por qué esta estructura tiene tales características? Sober diría que afirmar eso es traspasar el valor adaptativo a la forma física, cuando en realidad el valor adaptativo lo da la relación de las propiedades físicas del organismo con el medio. Esta idea está expresada en el famoso concepto de *superveniencia*, según el cual, la adaptación superviene sobre las cualidades físicas de los organismos:

Las propiedades físicas de un organismo y el ambiente que habita, determinan qué tan adaptado está dicho organismo. Pero la aptitud biológica<sup>11</sup> que posee un organismo -qué tan viable o fértil es-, no determina cómo deberían ser sus propiedades físicas. Esta relación asimétrica entre las propiedades físicas de un organismo en su ambiente y su aptitud biológica, implica que ésta *superviene*<sup>12</sup> sobre las propiedades físicas. (Rosenberg, 1978, 1985, citado en Sober, 2000, p. 74)

Una prueba de que la adecuación de un organismo superviene sobre las propiedades físicas, es que no solamente un rasgo puede adquirir funciones diferentes a

<sup>10</sup> En inglés “nonbehavioral”.

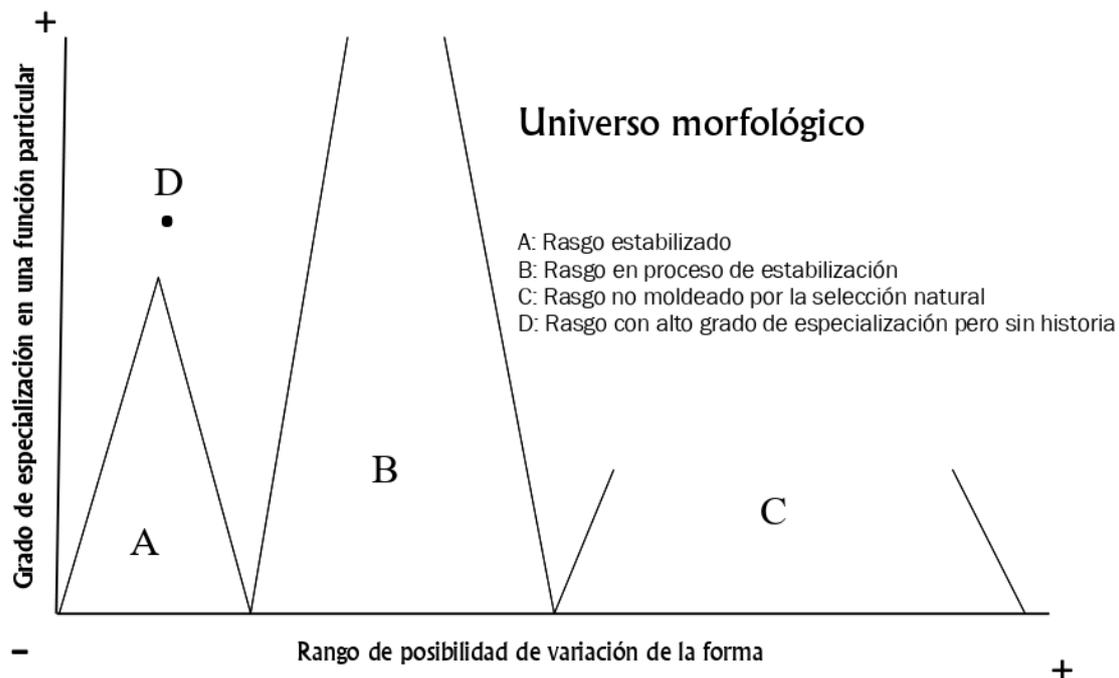
<sup>11</sup> Se ha traducido “fitness” como “aptitud biológica”.

<sup>12</sup> Se ha traducido “fitness supervenes” como “la aptitud biológica *superviene*”.

las que cumplía en su origen, sino que además las estructuras más especializadas se pueden convertir en vestigios. Para Sober no se puede hacer referencia a explicaciones seleccionistas para explicar por qué un rasgo es de esta forma y no de otra, porque si la función no depende de la forma sino de la relación entre propiedades físicas y adaptación (que superviene sobre las propiedades físicas), entonces la función puede variar con independencia de la forma.

Bajo esta perspectiva, lo máximo que puede hacer la selección natural es explicar la proliferación de un rasgo en una población. Cuando se cree que se puede explicar a través de la selección natural el diseño de un rasgo, se cae en el error de atribuir nuevas funciones a los rasgos solamente cuando cambian su forma. Esto genera, por supuesto, la falsa creencia de que se puede explicar la variación de la forma atendiendo a su valor adaptativo. Las teorías que separan forma y función muestran que, incluso sin variar la forma, un rasgo puede adquirir nuevas funciones, dependiendo de si su nuevo uso resulta útil para la supervivencia del organismo; por tal motivo, tales teorías (como la de Griffiths) distinguen entre adquirir un rasgo y adquirir una función.

Se ha intentado equiparar el debate sobre lo que explica la selección natural, intentando mostrar que lo que está en juego es la contingencia de las formas biológicas. Esta necesidad asume la forma de la gradualidad acumulativa en la teoría de Neander, mientras que en Sober se mantiene la idea de la contingencia bajo el argumento de que los rasgos no poseen un valor adaptativo intrínseco; caso contrario ocurre con la teoría de Neander. En la figura 1 pueden verse las principales características de la forma como Neander cree, opera la selección natural. En la gráfica se muestran tres rasgos, cada uno de los cuales está abierto a la posibilidad de la variación en su forma dependiendo de si ha sido sometido a la acción de la selección natural, de suerte que, una vez iniciado el camino de un rasgo tendiente a especializarse en una tarea determinada, tiende también a estabilizarse cerrando la posibilidad de variar. Tal es el caso del rasgo A, que se ha estabilizado y por eso posee menos opciones de variar su forma. Los rasgos que aún no se han estabilizado, sino que aún continúan especializándose en una determinada tarea (como es el caso del rasgo B), aunque aún están abiertos a la posibilidad de variar, su variación sigue una dirección que está cada vez más constreñida por la especialización de dicho rasgo en una función particular. Finalmente, están los rasgos que no se han especializado en ninguna tarea particular y que no poseen una función definida. Tal es el caso del rasgo C, frente al cual se abre todo un universo morfológico indeterminado, el cual se irá cerrando a medida que el rasgo se especialice en una función particular. Mientras tanto, el rasgo C es maleable. No ha adquirido una ruta de especialización y, por lo tanto, no ha adquirido ningún grado de necesidad. Bajo esta perspectiva un alto grado de especialización es precedido por una historia evolutiva previa. La necesidad que ganan los rasgos especializados se da de forma gradual y a través de la acumulación de pequeñas variaciones que conducen a la especialización. En la figura 1 esto se representa con la forma como los rasgos van delimitando el universo morfológico a medida que se desarrollan. Por tal motivo, el rasgo más especializado (D) que ha venido abruptamente a la existencia, no es posible. No ha tenido la historia evolutiva que le ha llevado hasta allá. Este se erige como el argumento más fuerte para favorecer una visión acumulativa de la



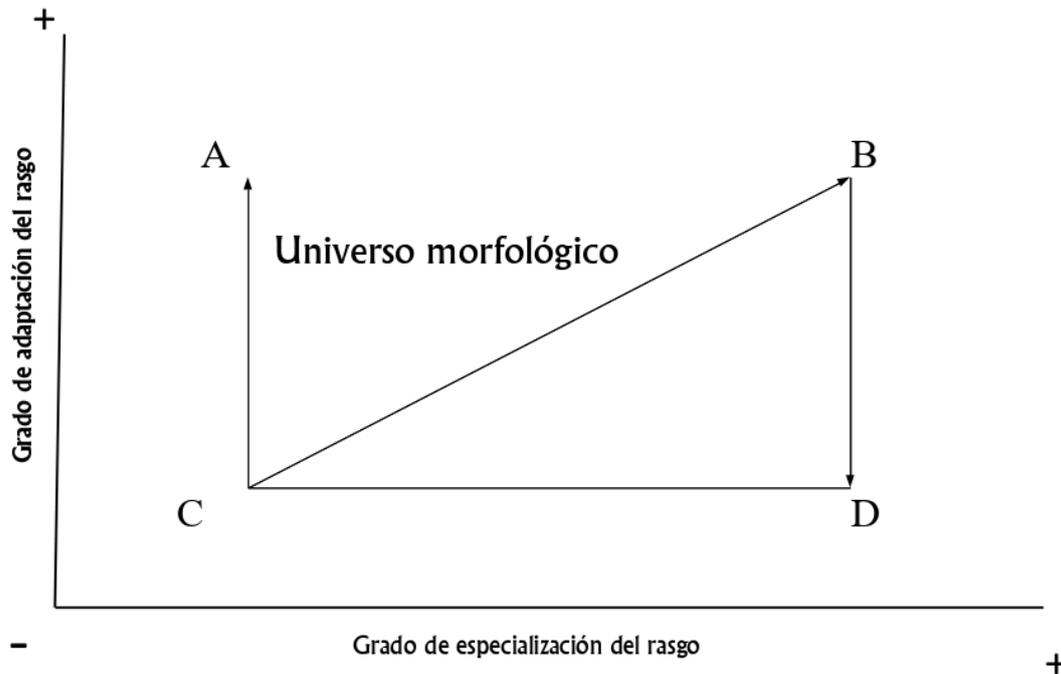
**Figura 1:** Funciones y rasgos en la teoría etiológica de Neander. Elaboración propia.

selección natural, y al mismo tiempo para sostener que la selección natural sí explica los rasgos o adaptaciones.

Sin embargo, esta explicación tiene mucho de lo que Sober atribuía a las explicaciones del desarrollo. Nótese que la direccionalidad implica desarrollo, e igualmente que, desde esta perspectiva, el valor adaptativo de los rasgos es algo casi que intrínseco a los rasgos mismos.

Desde este punto de vista, son los rasgos los que determinan el grado de adaptación y el medio juega un papel secundario. Lo que Griffiths ha hecho notar es que una teoría funcional que dé cuenta de la correcta relación entre forma y función, debe incluir en su explicación a los vestigios. Si las alas dejan de ser ventajosas para los organismos, pierden su función, se convierten en vestigios porque (y aquí se pone en evidencia la importancia de la discusión sobre la explicación de la forma) la adaptación superviene sobre las propiedades físicas del rasgo. Lo que determina la adaptación de un rasgo es la relación de la estructura física con el medio, pero no hay nada inherente a las propiedades físicas del rasgo que determinen qué es adaptativo o qué no. Creerlo es creer de cierta forma que la aptitud del rasgo determina la forma de este. Así como el argumento de Neander posee su punto fuerte, el cual es mostrar la imposibilidad de que el rasgo D se produzca de forma abrupta, también posee su punto débil y es no poder dar cuenta de los vestigios. ¿Cómo podría representarse en la gráfica un vestigio? No es posible, pues sería negar su historia previa.

Ahora, vale la pena analizar cómo la postura de Sober respecto a la selección natural podría dar cuenta tanto del rasgo D de la figura 1, como de los vestigios, si es que es eso posible. Desde esta perspectiva se asume que lo que la selección natural puede explicar es la persistencia de los rasgos, mas no por qué poseen esta o aquella forma. De



**Figura 2:** El espacio morfológico según Sober. Elaboración propia.

ahí que sea clave postular la independencia entre forma y función. El grado de especialización del rasgo no determina su aptitud para sobrevivir a la acción de la selección natural, es decir, no determina su grado de aptitud o adaptación. Nótese en la figura 2 que a pesar de que los rasgos B y D poseen el mismo grado de especialización para una tarea específica, podría ocurrir, que el rasgo resultara perjudicial para el organismo. En esto consiste, una explicación seleccionista. La selección elimina los rasgos que no se relacionan exitosamente con el medio. Por tal motivo, un rasgo con un alto grado de especialización puede ser adaptativo, pero puede, por un cambio ambiental (abrupto, si se quiere), llegar a tener un bajo valor adaptativo y por lo mismo, ser eliminado del espacio morfológico. Igualmente, podríamos aceptar que estructuras poco especializadas, pueden resultar bien adaptadas a su entorno. De hecho, una de las explicaciones que daba Darwin para justificar la presencia de organismos rudimentarios es que el medio en el que se desenvuelven no requiere probablemente de estructuras muy especializadas y diferenciadas:

En nuestra teoría, la permanencia de organismos inferiores no ofrece dificultad; porque la selección natural, o la supervivencia del más apto, no necesariamente incluye desarrollo progresivo -aquella solamente toma ventaja de las variaciones a medida que surgen y son beneficiosas para cada criatura en sus complejas relaciones con la vida. Y podría preguntarse qué ventaja, hasta donde puede observarse, tendría para un animalculo infusorio -para una lombriz intestinal- o aún para una lombriz de tierra, estar altamente organizados. Si no hubiera ventaja en ello, estas formas permanecerían inalteradas por la selección natural, sin mejorarse o con pequeñas mejoras, y

podrían permanecer en su condición presente de organismos inferiores, por tiempo indefinido.<sup>13</sup> (Darwin, 1872, p. 98)

Los rasgos propios de una lombriz intestinal estarían representados por el rasgo A. Para Sober, resultaría posible que el rasgo C ocupara el espacio del rasgo A, e igualmente que el rasgo B ocupara el espacio del rasgo D. Lo que sostendría Neander es que el movimiento del rasgo C al B prueba que la selección natural puede explicar las formas en la medida en que, si un rasgo tiende a especializarse más en una función específica para adaptarse mejor a su entorno, las características del rasgo se explicarán mostrando cómo ha sido ese proceso histórico de especialización en una función. El problema es que, si la forma y la función son diferentes, un rasgo podría estarse especializando para una tarea y posteriormente adquirir otra función diferente, resultando que la nueva tarea es igualmente adaptativa. Es en este sentido en que la selección natural explica la persistencia del rasgo, pero no su forma. Puede señalarse en cada etapa evolutiva la función que cumplió el rasgo y que permitió que persistiera, pero no puede decirse que la función explica la forma que el rasgo tiene, porque la función puede cambiar en la medida en que depende de la relación de la estructura física con el medio. La adaptación superviene sobre la estructura física.

#### 4. ¿Contingencia radical?

Una adecuada comprensión de la manera como opera la selección natural, en la cual el ambiente juega un papel fundamental, pues la relación de la forma con el ambiente es lo que determina si aquella cumple una función adaptativa, permite plantear una nueva versión de la contingencia de los rasgos biológicos, la cual se define como la separación entre las características morfológicas del rasgo y su función. Esto implica que una misma función puede cumplirse o instanciarse por diversas características morfológicas ¿Qué consecuencias tiene esta definición para la TCR?

Es importante tener presente que la concepción de contingencia expuesta en este trabajo es consistente con los defensores de la separación entre los conceptos de función y adaptación. Un análisis funcional de las alas de un ave, por ejemplo, requiere consideraciones de tipo anatómico y físico que nada tienen que ver con la adaptación (Cummins, 1975). Bajo esta perspectiva, es el interés del investigador en analizar cierto proceso en particular el que determina el marco de atribución funcional: “Lo único que limita esas atribuciones funcionales, en todo caso, es el interés del investigador en analizar cierto proceso en particular” (Caponi, 2010, p. 61).

Así, por ejemplo, si el ruido que produce un corazón al latir no parece una función de dicho movimiento, es porque se da por supuesto que el proceso en cuestión es la circulación sanguínea. Pero si se piensa en el adormecimiento de un bebé cuando está en

---

<sup>13</sup> Dada la complejidad de la traducción, se incluye el original en inglés: “On our theory the continued existence of lowly organisms offers no difficulty; for natural selection, or the survival of the fittest, does not necessarily include progressive development—it only takes advantage of such variations as arise and are beneficial to each creature under its complex relations of life. And it may be asked what advantage, as far as we can see, it would be to an infusorian animalcule — to an intestinal worm— or even to an earthworm, to be highly organised. If it were no advantage, these forms would be left, by natural selection, unimproved or but little improved, and might remain for indefinite ages in their present lowly condition” (Darwin, 1872, p. 98).

el regazo de su madre, ahí es posible pensar que ese ruido, si es acompasado y regular, tiene una función en dicho proceso.

Esta postura acerca de las funciones biológicas aporta la valiosa idea de que las relaciones funcionales son siempre terciarias: un efecto funcional  $x$  es la función del rasgo  $t$  en el marco de un proceso o sistema  $z$ . Lo que aporta este detalle a la investigación respecto a la contingencia de los rasgos biológicos, es que el proceso o sistema  $z$ , en el caso de las *funciones biológicas*, ha de estar relacionado con la supervivencia o adaptación de los organismos. Por tal motivo, algunas de las definiciones más convincentes de “función biológica” hacen referencia a que el sistema  $z$  es un sistema autopoyético<sup>14</sup> o auto-reproductivo (Caponi, 2010).

La permanencia de la auto-reproductividad de  $z$  es lo que determina si el ítem funcional cumple o no su función. La definición de función biológica no puede separarse de la idea de que ha de contribuir a la supervivencia de los organismos. Esto lleva a plantear el interrogante acerca de si pueden identificarse con precisión los efectos funcionales  $x$  que contribuyan, a través de los rasgos  $t$ , a la auto-reproducción de  $z$ .

Este interrogante se traduce en la pregunta acerca de si pueden identificarse los efectos funcionales necesarios para que un organismo se considere como “vivo”. Hay quienes proponen que un organismo está vivo si cumple con cuatro efectos funcionales básicos  $x$  tales como disipación, autocatálisis, homeostasis y aprendizaje (Bartlett & Wong, 2020).

Sin entrar en discusiones complejas acerca de si estos son los efectos funcionales que necesita un organismo  $z$  para mantener su autopoiesis, lo interesante de esta idea es que postula la necesidad de fijar de manera universal los efectos funcionales que ha de cumplir  $t$ , con independencia de sus características morfológicas. Tales características, como se vio a lo largo de este trabajo, son contingentes y dependen de los caminos evolutivos de los organismos.

Dada la separación entre forma y función sostenida en este artículo, la evolución por selección natural de los rasgos  $t$  es contingente, al punto que rasgos con características distintas pueden tener el mismo efecto funcional. Mientras más general sea  $x$  (como las cuatro funciones que se plantean aquí a modo de ejemplo), se pone en cuestión la TCR propuesta por Gould y la convergencia queda asegurada.

Un claro ejemplo de esto es el estudio en el que se intenta demostrar que existe convergencia biológica respecto a la cognición. Sin embargo, para defender esta idea, se amplía el concepto de cognición de los organismos biológicos, de tal manera que se abandona la concepción mental y se adopta una concepción de cognición biológica corporeizada (BEC por sus siglas en inglés):

El estudio de la convergencia cognitiva llega a ser más amplio: la cognición biológica corporeizada, involucra un enorme dominio de organismos unicelulares, donde estilos de vida específicos pueden evolucionar, de manera que proporcionan importantes casos para estudios sobre convergencia. A este nivel, muchos o aún los más probables casos de convergencia, debe presumirse que ocurren a niveles de organización celular y molecular. Por ejemplo, la noción de un IQ bacterial, o sus derivados, pueden ser usados

<sup>14</sup> El término autopoyético define la química de automantenimiento de las células vivas, y se usa en general para hacer referencia a sistemas capaces de mantenerse y reproducirse por sí mismos.

como indicadores de convergencia, sugeridos por la necesidad de dar cuenta de nichos que requieren estilos de vida complejos. (Keijzer, 2017, p. 7)

En el ejemplo, la cognición aparece como una de esas funciones universales que cumplen los organismos vivos. Si se aplica este mismo enfoque a otros efectos funcionales generales como la homeostasis, o incluso a funciones más específicas, derivadas de aquella, como las involucradas en el metabolismo, la convergencia resulta inevitable. Estas funciones universales se convierten en puntos de convergencia biológica, teniendo claro que, tal como actúa la selección natural, la manera como se llevan a cabo es contingente, pues se pueden instanciar de múltiples maneras.

## 5. Conclusión

Frente a la posibilidad de imaginar qué ocurriría si se pudiera devolver todo el proceso evolutivo por selección natural para empezarlo de nuevo, hay tres formas básicas de entender la idea de que dicho proceso es contingente: en primer lugar, significa que hay una dependencia causal entre un estadio evolutivo y los precedentes, de manera que, sin la ocurrencia de estadios previos, los posteriores no se presentarán. En segundo lugar, la contingencia se concibe como impredecibilidad, pues dados ciertos estadios evolutivos, no es posible predecir cuáles serán los siguientes a los que lleve la selección natural. Y, en tercer lugar, la idea que se ha defendido a lo largo de este artículo es que el proceso es contingente, porque existe una separación entre las características morfológicas de los rasgos biológicos y la función que cumplen, de manera que una misma función se puede cumplir por diversos rasgos, con formas distintas.

Esta tercera interpretación del concepto de contingencia del proceso de evolución por selección natural, surge de explorar la manera como ésta opera. Según lo visto, en dicho proceso evolutivo el ambiente juega un papel esencial, lo cual está respaldado por la existencia de vestigios o de fenómenos adaptativos en los cuales un rasgo biológico adquiere una nueva función, tanto modificando sus características físicas, como sin hacerlo. Esta realidad lo que resalta es la poca atención que se ha prestado al hecho de que la aptitud biológica de un rasgo, o su capacidad para adaptarse al ambiente, no determina cómo deben ser sus características físicas. La adaptación superviene sobre las características físicas del rasgo, lo que significa que, en la adaptación, es fundamental la relación del rasgo con el medio, pues es finalmente el medio el que determina su aptitud.

Se dijo al principio del artículo que las dos primeras definiciones de contingencia no son contradictorias y que, incluso, son complementarias. Al analizar la relación de estas dos definiciones tradicionales con la elaborada en este trabajo, puede verse con claridad que, si bien la contingencia entendida como la separación entre forma y función biológica no riñe con la idea de que no es posible predecir el siguiente estadio evolutivo de determinada forma biológica, la dependencia causal entre un estado evolutivo y los precedentes se rompe, dada la importancia que tiene el medio en esta nueva manera de concebir la contingencia. En otras palabras, si la adaptación superviene sobre las características físicas del rasgo, poco importarán tales características para determinar el posible estadio evolutivo siguiente del rasgo, pues lo que importa finalmente es su respuesta al medio. Justamente los ejemplos que se ofrecieron en este artículo, apuntan a mostrar que cambios abruptos en el ambiente, modifican la adaptación del rasgo.

Sin embargo, más allá de las consecuencias que se generan para las relaciones conceptuales entre las tres definiciones ofrecidas de contingencia, lo que más interesa es evaluar si la definición elaborada en este artículo permite sostener o no la TCR, entendida como la idea de que comenzar todo el proceso evolutivo de nuevo, resultará en formas y funciones biológicas radicalmente diferentes a las que existen o han existido.

Lo que se encontró en el análisis es que, si bien la forma física de los rasgos resulta relativamente irrelevante para la adaptación, las funciones biológicas parecen gozar de cierta necesidad, y más si se generalizan, al punto de encontrar funciones universales que todo organismo ha de cumplir para considerarse “vivo”. Esto significa que, si bien inicialmente se dice que la selección natural no prevé, hay cierto sentido general en el que sí lo hace, el cual es el de buscar cumplir con esas funciones vitales básicas. Se han puesto, en este artículo, a manera de ejemplo, cuatro de tales funciones básicas; sin embargo, queda abierta la discusión sobre cuáles son y en qué medida corresponden a todo organismo vivo. Por ahora, basta con plantear que, en la medida en que existen funciones generales y universales a las que parece apuntar la evolución, la convergencia biológica está garantizada, porque no se da al nivel de la forma física, sino al nivel de las funciones. La manera como se cumplen tales funciones depende de los distintos caminos evolutivos que crean la variedad morfológica. Y como forma física y función están separadas, según lo que se argumentó en este trabajo, no importa si hay o no convergencia en la forma, la habrá en la función, por lo cual hay un sentido en el cual la contingencia no puede ser radical.

## Referencias

- Allen, C. & Bekoff M. (1995). Biological function, adaptation, and natural design. *Philosophy of Science*, 62(4), pp. 609-622. <https://www.jstor.org/stable/188555>
- Bartlett, S., & Wong, M. (2020). Defining life in the universe: From three privileged functions to four pillars. *Life*, 10(4), 42. <http://doi.org/10.3390/life10040042>
- Beatty, J. (2006). Replaying life's tape. *The Journal of Philosophy*, 103(7), 336-362. <http://www.jstor.org/stable/20619950>
- Caponi, G. (2010). Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en biología. Una crítica de la concepción etiológica del concepto de función. *Ideas y Valores*, 59(143), 51-72. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/idval/article/view/36654>
- Cummins, R. (1975). Functional analysis. *The Journal of Philosophy*, 72(20), 741-765. <https://doi.org/10.2307/2024640>
- Darwin, C. R. (1872). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (6<sup>th</sup> ed.). Londres: John Murray. <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F391&viewtype=text&pageseq=1>
- Emerson, S. B. (2001). A macroevolutionary study of historical contingency in the fanged frogs of Southeast Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(1), 139-151. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01352.x>
- Gould, S. J. (1989). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York: W. W Norton.

- Gould S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation –a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8(1), 4-15. <http://doi.org/10.1017/S0094837300004310>
- Griffiths, P. (1992). Adaptive explanation and the concept of a vestige. En P. Griffiths (Ed.), *Trees of life: Essays in philosophy of biology* (pp. 111-131). Londres: Springer.
- Keijzer, F. A. (2017). Evolutionary convergence and biologically embodied cognition. *Interface Focus*, 7(3), 20160123. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0123>
- Losos, J. B., Jackman, T. R., Larson, A., de Queiroz, K., & Rodríguez-Schettino, L. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science*, 279(5359), 2115-2118. <http://doi.org/10.1126/science.279.5359.2115>
- Neander, K. (1988) What does natural selection explain? Correction to Sober. *Philosophy of Science*, 55(3), 422-426. <https://www.jstor.org/stable/187658>
- Neander, K. (1995). Pruning the tree of life, *The British Journal for the Philosophy of Science*, 46(1), 59- 80
- Powell, R., & Mariscal, C. (2015). Convergent evolution as natural experiment: The tape of life reconsidered. *Interface Focus*, 5(6), 20150040. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2015.0040>
- Rosenblum, E., Parent, C., & Brandt, E. (2014). The molecular basis of phenotypic convergence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 203-226. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091851>
- Starr, T. N., Picton, L. K., & Thornton, J. W. (2017). Alternative evolutionary histories in the sequence space of an ancient protein. *Nature* 549, 409–413. <https://doi.org/10.1038/nature23902>
- Sober, E. (1984). *The nature of selection: Evolutionary theory in philosophical focus*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Sober, E. (2000). *Philosophy of biology* (2<sup>nd</sup> Ed.). Routledge.
- Solé, R., & Goodwin, B. (2000). *Signs of life: How complexity pervades biology*. New York: Basic Books.
- Travisano, M., Vasi, F., & Lenski, R. E. (1995). Long-Term experimental evolution in *Escherichia coli*. III. Variation among the replicate populations in correlated responses to novel environments. *Evolution*, 49(1), 189-200. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb05970.x>
- Yedid, G., Ofria, C. A., & Lenski, R. E. (2008). Historical and contingent factors affect re-evolution of a complex feature lost during mass extinction in communities of digital organisms. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(5), 1335–1357. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01564.x>
- Wong, T. Y. W. (2019). The evolutionary contingency thesis and evolutionary idiosyncrasies. *Biology & Philosophy*, 34(22). <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9684-0>
- Wright, L. (1973). Functions. *The Philosophical Review*, 82(2), 139-68. <https://doi.org/10.2307/2183766>