

Adaptación evolutiva y adaptación ontogenética

¿La distinción es todavía sostenible?

Gustavo Andrés Caponi¹

Resumen: La diferenciación entre las nociones de adaptación evolutiva y de adaptación ontogenética puede requerir algunas precisiones que van más allá de aquellas que se introducen en sus presentaciones más habituales. Pero reconocer eso no lleva, ni a invalidar esa distinción, ni tampoco a tornarla menos nítida. Por el contrario, esas precisiones, asociadas todas ellas con la noción de heredabilidad, permiten caracterizaciones de ambas nociones que son más claras que las habituales y que nos evitan la tentación de pensar que las mismas no son más que los polos, ideales e imposibles, de una gradación en la que toda distinción clara se disuelve.

Palabras Claves: Adaptación evolutiva, adaptación ontogenética, heredabilidad, selección natural, plasticidad fenotípica.

Title: Evolutionary adaptation and ontogenetic adaptation: Is the distinction still sustainable?

Abstract: The differentiation between the notions of evolutionary adaptation and ontogenetic adaptation may require some precisions that go beyond those introduced in their more usual presentations. But recognizing this does not lead either to invalidate this distinction or to make it less clear. On the contrary, these precisions, all of them associated with the notion of heritability, allow characterizations of both notions that are clearer than the usual ones and that avoid the temptation to think of them as nothing more than the ideal and impossible poles of a gradation in which any clear distinction is dissolved.

Keywords: Evolutionary adaptation, ontogenetic adaptation, heritability, natural selection, phenotypic plasticity.

Los diccionarios de Biología suelen advertirnos que el término ‘adaptación’ remite a dos nociones diferentes:² una de ellas alude a esos estados de caracteres, propios de un determinado linaje, que evolucionaron por selección natural; y la otra noción remite a esos ajustes de un viviente individual que permiten que el mismo responda funcionalmente a las contingencias de sus ambientes externo e interno (cf. West-Eberhard 1992, p. 13; Griffiths 1999, p. 3). Entretanto, si se consideran algunas complejidades conceptuales implicadas en la noción de heredabilidad, que es central para la comprensión de las explicaciones por selección natural, se podría llegar a la conclusión de que la distinción no es tan clara y que los diccionarios exageran su nitidez; ignorando

¹ Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

² Señalo tres ejemplos: Abercrombie et al. (1957, p. 10), Ruse et al. (1996, p. 7), y Lincoln et al. (2009, p. 19). Pero a ellos se le podrían agregar muchos más; mencionando, incluso, un vocabulario de filosofía como el de Edmond Globot (1901, p. 23).

✉ gustavoandrescaponi@gmail.com |  [0000-0002-3975-8367](https://orcid.org/0000-0002-3975-8367)

Caponi, Gustavo Andrés (2021). Adaptación evolutiva y adaptación ontogenética: ¿La distinción es todavía sostenible? *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 6(1), 48–68.

<https://revistas.unc.edu.ar/index.php/afjor/article/view/32838>



también las dificultades en ella implicadas. Entiendo, sin embargo, que, pese al hecho de que efectivamente existan algunas dificultades conceptuales que han sido ignoradas en las presentaciones usuales de la distinción entre adaptación evolutiva y adaptación ontogenética, la misma, pese a lo sugerido por Jablonka y Lamb (2005, p. 102), puede y debe ser preservada; ganando incluso claridad con la superación de esas dificultades conceptuales. Y será eso lo que intentaré mostrar en las próximas páginas.

Para tanto, presentaré primero la distinción en su forma más clásica; examinando luego la noción de heredabilidad, que está supuesta en las explicaciones por selección natural y que es central para definir el concepto de adaptación evolutiva. Después, teniendo muy en cuenta lo dicho sobre la idea de herencia, que en gran medida será una respuesta ante ciertas posiciones de lo que se da en llamar ‘Síntesis Extendida’, volveré sobre la noción de adaptación ontogenética para así insistir sobre la posibilidad y la necesidad de contraponerla a la noción de adaptación evolutiva. Procuraré mostrar que para mantener la distinción no es necesario, ni ignorar que el desarrollo de las adaptaciones evolutivas supone recursos ontogenéticos no-hereditarios, ni desconocer que las adaptaciones ontogenéticas también suponen recursos ontogenéticos hereditarios.

1. Adaptación evolutiva y adaptación ontogenética

Lo que aquí llamé ‘adaptación ontogenética’ abarca lo que habitualmente se caracteriza como adaptaciones fisiológicas: “ajustes fisiológicos a corto plazo por parte de individuos fenotípicamente plásticos” (West-Eberhard, 1992, p. 12); y cambios “en la capacidad de respuesta del tejido muscular/nervioso ante la estimulación repetida” (West-Eberhard, 1992, p. 12). Es decir: la sudoración ante el calor ambiente sería una adaptación fisiológica; pero también lo sería el aumento de la masa muscular en los brazos de una remera. Además, si esto último es una adaptación fisiológica, también debe considerarse así al conjunto de modificaciones somáticas que permiten la aclimatación de un organismo individual a un nuevo hábitat (Bates, 1950, p. 220) o a un cambio climático ocurrido en su hábitat original (Muñoz & Moritz, 2018, p. 316). Pudiendo entrecerse, incluso, una jerarquía en donde se pueden discriminar diferentes niveles de adaptación fisiológica según los cambios somáticos exigidos sean más o menos profundos o permanentes (Bateson, 1980, p. 137). En esa jerarquía, el oscurecimiento temporal de la piel, producido por el sol de un veraneo en Florianópolis, ocuparía un nivel intermedio entre, por un lado, la aclimatación que le exigiría a una persona oriunda de Rosario el radicarse en las alturas de La Paz, y, por otro lado, la aceleración cardíaca resultante de una carrera para alcanzar el ómnibus.

Pero, contrariamente a lo que Gregory Bateson (1980, p. 141) alguna vez sugirió, el eventual incremento de la capacidad hereditaria media de producir esos ajustes fisiológicos que puede verificarse en una determinada población, es un fenómeno ajeno a esa jerarquía de adaptaciones ontogenéticas. Se trata, en ese caso, de una adaptación evolutiva; que es un fenómeno de otro orden. El margen total de adaptabilidad fisiológica no es, él mismo, una adaptación fisiológica; esa capacidad constituye un ejemplo, entre otros, de adaptación evolutiva (cf. Griffiths, 1999, p. 3). Así, aunque una deportista pueda incrementar la capacidad de respuesta a los esfuerzos de su propio corazón, ese incremento sólo podrá darse dentro de una norma de reacción preestablecida

hereditariamente (cf. Gordon, 1992, p. 256; Lewontin, 2000, p. 22); y es justamente ese margen hereditario de adaptabilidad fisiológica lo que constituye una adaptación evolutiva: un fenómeno explicable por causas evolutivas que actúan a nivel de las poblaciones entendidas como *demes* (es decir: como linajes);³ y no por causas próximas que actúan sobre vivientes individuales (cf. Caponi, 2013).⁴ Por eso, el mejor modo de entender la diferencia entre ambos fenómenos es preguntarse por los planos, o niveles, en los cuales ellos habrán de registrarse.

Cuando se produce una adaptación fisiológica estamos ante un proceso que, tal vez, pueda ocurrir en todos los individuos de una población, y hasta repetirse a lo largo de varias generaciones. Pero, aun así, ese proceso tendrá lugar, y podrá verificarse, durante el ciclo vital de cada uno de esos organismos. La adaptación fisiológica es, en suma, un fenómeno que ocurre y se registra en el plano del viviente individual. Un organismo se ajusta o se acomoda a una presión, o a un requerimiento, del entorno; y ese proceso de ajuste o acomodamiento se producirá y se observará, en sus tejidos y funciones, a lo largo de su existencia individual. Es en cada uno de los organismos donde ocurre, o surge algo, que antes no estaba: sea un aumento en el tamaño del corazón o una callosidad en la mano derecha. Mientras tanto, en el caso de la adaptación evolutiva estamos ante un cambio que sólo puede registrarse en el plano poblacional: una adaptación es un cambio en el valor medio de carácter dentro de una población (cf. Muñoz & Moritz, 2018, p. 320).

La alteración en la frecuencia relativa de ejemplares claros y oscuros en una población de mariposas puede ser considerada un proceso evolutivo de adaptación. Mientras tanto, el cambio de color que padece un camaleón individual sólo puede ser considerado una adaptación fisiológica, aunque la capacidad de hacerlo sea una adaptación evolutiva que se da en las diferentes especies de la familia *Chamaeleonidae*. Y lo mismo ocurre con la capacidad, que se da en *Homo sapiens* y en otras especies, de formar callosidades cuando la piel se somete a fricciones reiteradas y constantes. Esa capacidad puede ser considerada una adaptación evolutiva: una disposición favorecida por selección natural. Pero, la callosidad particular causada, por ejemplo, por la manipulación habitual de una herramienta no lo es: “la ubicación y la forma de ese callo particular no puede ser explicada por la reproducción diferencial de variaciones heredables” (Griffiths, 1999, p. 3). Es decir: en lugar de ser explicada por selección natural, esa callosidad debe ser explicada por el tipo de fricción operada por esa herramienta sobre una parte de un individuo biológico en particular. Por eso se trata de una adaptación fisiológica. Se trata, en síntesis, de una modificación del viviente individual que constituye una respuesta, una acomodación o un ajuste, a una contingencia del entorno.

³ Conforme Niles Eldredge (1985, pp. 166-72) lo ha sabido subrayar, en el marco de la Biología Evolutiva la población es entendida como *deme*; es decir: como un linaje en evolución en el que, dada una secuencia de generaciones, es posible registrar cambios en el valor medios de caracteres (ver también: Caponi, 2016, p. 54). Obedezca eso a la selección natural o a otros factores evolutivos como la deriva génica o la migración.

⁴ Estoy refiriéndome aquí a esa distinción entre dos órdenes de la causación biológica que Ernst Mayr (1961) inicialmente designó con las expresiones ‘ultimate causes’ y ‘proximate causes’. Pero, siguiendo una sugerencia posterior del propio Mayr (1993, p. 94; 1998, p. 86), he optado aquí por substituir la expresión ‘causas últimas’ por ‘causas evolutivas’.

Y creo que llegados a este punto conviene hacer una referencia a la noción de plasticidad fenotípica que está involucrada en la noción de adaptación ontogenética. Conforme Mary Jane West-Eberhard (2003, p. 33) bien la define, esa plasticidad, o flexibilidad, “es la capacidad de un organismo para reaccionar a un *input* de su ambiente externo o interno con un cambio de forma, de estado, de movimiento, o nivel de actividad” (ver también: Muñoz & Moritz, 2018, p. 321). Pero, como ella también lo aclara, dicha plasticidad “puede ser o no ser adaptativa”; y eso quiere decir que no siempre es “una consecuencia de selección previa” (West-Eberhard, 2003, p. 33). Siendo por el mismo motivo que no siempre la respuesta permitida por esa plasticidad será, en sentido estricto, adaptativa (West-Eberhard, 2003, p. 33). Por eso, lo que aquí estamos caracterizando como adaptabilidad ontogenética (es decir: la capacidad de adaptación ontogenética) es sólo un caso de plasticidad: es aquella que resulta de un proceso selectivo; y, por lo mismo, sólo debe ser considerada como adaptación ontogenética una respuesta posibilitada o causada por un mecanismo o capacidad resultante de un proceso selectivo que operó en un momento más o menos remoto de la historia evolutiva del linaje que estemos considerando.

El concepto de adaptación evolutiva, podemos entonces decir, es teóricamente más fundamental que el concepto de adaptación ontogenética; y eso contribuye a sopesar la relevancia del tema discutido en este trabajo. Aclaro, de todos modos, que el hecho de que la aplicación del concepto de adaptación ontogenética presuponga una referencia al concepto de adaptación evolutiva, no significa que no pueda reconocerse la existencia de respuestas fenotípicas funcionalmente convenientes cuya condición de posibilidad resida en una plasticidad no seleccionada en virtud de esa capacidad. Por el contrario, para que las presiones selectivas puedan operar sobre mera plasticidad transformándola en genuina adaptabilidad, es preciso que esas respuestas funcionalmente convenientes puedan llegar a ocurrir. La selección natural sólo puede operar sobre una oferta previa de variantes cuyas diferencias sean funcionalmente relevantes; y, frecuentemente, eso presupone una plasticidad fenotípica anterior al proceso selectivo (West-Eberhard, 2003, p. 392).

Es necesario remarcar, por otra parte, que lo que se aplica a los ajustes fisiológicos cuando se los caracteriza como adaptaciones ontogenéticas, también se puede aplicar a los ajustes comportamentales. Un ser vivo individual no sólo puede responder a las exigencias de su entorno con reacciones fisiológicas y cambios morfológicos como el crecimiento muscular o la ampliación de la capacidad aeróbica: ese ajuste también puede ser comportamental (cf. Meyer, 1970, p. 11; West-Eberhardt, 2003, p. 24). Por eso, para evitar la restricción que puede sugerir el término ‘adaptación fisiológica’, para referirme a esos cambios que ocurren a lo largo del ciclo vital de los vivientes individuales, voy a preferir la expresión que usa Elliott Sober (1984, p. 204), y voy hablar de ‘adaptaciones ontogenéticas’. Esa expresión, además de no excluir a las adaptaciones por modificaciones o adquisiciones comportamentales, también parece contemplar el hecho de que esos ajustes pueden exigir y promover cambios significativos en lo que atañe al desarrollo del ser vivo individual, y no sólo reacciones puntuales, y por lo general reversibles, como en las que más fácilmente pensamos cuando aludimos a adaptaciones fisiológicas. Pero, creo que la mayor ventaja del término escogido por Sober radica en que el mismo subraya la diferencia entre algo que corre a lo largo de la ontogenia del individuo

y algo que ocurre en el plano poblacional. Como es el caso de la adaptación evolutiva. Y es al propio Sober que podemos recurrir para comenzar a delimitar más claramente esa última noción.

Conforme lo señalado en *The nature of selection*, desde un punto de vista evolutivo, se puede decir que “A es una adaptación para una tarea T en la población P”, si y solo si, “A se volvió más frecuente en P porque hubo selección para A, donde la ventaja selectiva de A se debió al hecho de que A ayudó a realizar la tarea T” (Sober, 1984, p. 208). Sober (1993, p. 84) deja claro así que, al “decir que un rasgo es una adaptación [en sentido evolutivo]”, se está aludiendo no a “su utilidad actual”, sino “a su historia”. El concepto evolutivo de adaptación, conforme Sober lo señala y no obstante algunos autores pasen eso por alto,⁵ debe entenderse como una noción histórica que necesariamente implica una referencia a un proceso selectivo del cual resultó el estado de carácter del cual dicho concepto pretende predicarse. Es decir: el concepto de adaptación evolutiva no se refiere a la utilidad o conveniencia actual de un estado de carácter; sino que alude a su historia evolutiva: al hecho de haber sido seleccionado en virtud de esa utilidad o conveniencia (cf. Sterelny & Griffiths, 1999, p. 217).

Sin embargo, a los fines de la argumentación aquí desarrollada, la doble definición de adaptación evolutiva que propone Douglas Futuyma (2005, p. 548) puede ser la más esclarecedora. Digo que se trata de una definición doble porque, muy apropiadamente, Futuyma distingue entre la adaptación evolutiva pensada como proceso de adaptación pautado por la selección natural y la adaptación evolutiva entendida como resultado de dicho proceso selectivo. En el primer caso, la adaptación es definida como “un proceso de cambio genético en una población donde, como resultado de la selección natural, el valor medio de un carácter se ve mejorado en lo relativo a un desempeño funcional específico” (Futuyma, 2005, p. 548). Mientras tanto, en el segundo caso, la adaptación es descrita como “una característica que deviene prevalente en una población en virtud de una ventaja selectiva otorgada por esa característica en el mejoramiento en el desempeño de una función” (Futuyma, 2005, p. 548). Y creo que lo que puede extractarse de esa doble definición es que una adaptación evolutiva es un cambio en el valor medio de un carácter, al interior de una población, que resulta de una presión selectiva actuante en dicha población.

Futuyma, es verdad, habla de cambio genético. Y, como podrá verse en la próxima sección, la elucidación de la noción de herencia que ahí propondré, que es una condición para caracterizar los procesos selectivos de los que resultan las adaptaciones evolutivas, no se compromete con la equiparación entre lo genético y lo hereditario a la que Futuyma se atiene. Entiendo, sin embargo, que eso no es óbice para admitir lo que extracté como núcleo de su doble definición de adaptación evolutiva. Pero, antes de entrar en el análisis de la noción de herencia, quiero dedicar unos párrafos breve sección del trabajo al examen de la relativización, o ablandamiento, de la distinción entre adaptación ontogenética y adaptación evolutiva que Eva Jablonka y Marion Lamb insinuaron en *Evolution in four dimensions* (Jablonka & Lamb, 2005).

Sin dar mayores razones para eso, estas autoras asocian la distinción entre ambos conceptos de adaptación, y también la distinción entre causas próximas y evolutivas, con

⁵ Por ejemplo: Reeve & Sherman (1993, p. 9); Bock & Wahlert (1998, p. 143); y Alcock (2001, p. 489).

con la contraposición entre procesos o mecanismos instructivos y procesos o mecanismos selectivos que Peter Medawar (1961, p. 122) y François Jacob (1982, p. 38) tomaron de Joshua Lederberg (1958, p. 398). La adaptación fisiológica, dicen ellas, habría sido siempre pensada como un mecanismo instructivo, donde la exigencia funcional planteada por el ambiente pauta cuál debe ser la respuesta que el organismo debe darle. La adaptación evolutiva, mientras tanto, habría sido siempre pensada como obedeciendo a un mecanismo selectivo. Valiendo algo semejante para la polaridad próximo-evolutivo: en una putativa visión clásica, o estándar, o 'recibida', que estas autoras estarían proponiendo superar, las causas próximas siempre actuarían en procesos y mecanismos instructivos, y las causas evolutivas harían lo propio en procesos o mecanismos selectivos. Siendo ciertamente muy fácil encontrar contraejemplos de esa supuesta asociación.

Así, la respuesta del sistema inmune de un organismo individual, o la definición de las sinapsis que deriva de un proceso de aprendizaje, que son procesos que seguirían un esquema más selectivo que instructivo (Edelman, 1983, p. 80; Changeux, 2010, p. 108), pero que obviamente deben ser considerados como un adaptaciones fisiológicas, aparecen como supuestas anomalías que, además de tornar más difusa a la distinción entre ambas nociones de *adaptación*, también harían temblar los fundamentos de la polaridad próximo-evolutivo. Y lo mismo ocurriría con esas variaciones hereditarias dirigidas que ciertos cambios ambientales podrían desencadenar en determinados linajes de seres vivos: ellas serían un mecanismo evolutivo, aunque parcialmente instructivo.

A mi entender, sin embargo, Francesca Merlin (2010; 2011) ha mostrado fehacientemente que los ejemplos de variación dirigida esgrimidos por Jablonka y Lamb (2005, p. 101), no están en conflicto con el núcleo más íntimo y fundamental de la noción de aleatoriedad, específicamente evolucionaria, que el neodarwinismo predica de la variación hereditaria. Merlin muestra, incluso, que la explicación de la adaptación evolutiva que Jablonka y Lamb de hecho dan cuando presentan esos ejemplos, continúa sujeta a un esquema seleccional. Pero, aun concediendo que Jablonka y Lamb (2005, p. 102) estén en lo cierto en lo que respecta a ese punto, creo que sus reticencias para con las duplas adaptación fisiológica-adaptación evolutiva y causas próximas-causas evolutivas están, ambas, desencaminadas.

Si no se pierde de vista que lo que define a una y otra forma de adaptación no son los tipos de mecanismos involucrados en ellas, sino el hecho de ser fenómenos que ocurren, como fue visto más arriba, en dos niveles diferentes, que son el individual y el poblacional (cf. Caponi, 2008; 2013), esos hechos que ellas apuntan dejan de aparecer como problemáticos para esas distinciones cuya pertinencia estoy sosteniendo. La respuesta del sistema inmune de un organismo individual y el aprendizaje, siguen siendo fenómenos que ocurren en el viviente individual (cf. Edelman, 1983, p. 86; Changeux, 2010, p. 112), aunque merezcan explicaciones de tipo variacional o selectivo; y el proceso selectivo que se desencadena a partir de esa *variación dirigida* sigue siendo un fenómeno poblacional. Como también fue poblacional el conjunto de presiones selectivas que habrían modelado esos mecanismos capaces de producir variación parcialmente dirigida o restringida. Valiendo lo mismo, incluso, para los resultados de esos procesos; que no dejarían de ser *adaptaciones* en el sentido evolutivo de la palabra.

2. La herencia

El vínculo entre adaptación evolutiva y selección natural supone, en efecto, la noción de heredabilidad (Muñoz & Moritz, 2018, p. 320). La selección natural debe operar sobre variaciones heredables; y es por eso que los estados de carácter que resultan de su operación son también heredables. Es imperativo, con todo, que esa noción de heredabilidad sea correctamente entendida y que se evite querer oponerla a lo que suele describirse como ‘lo adquirido’. Pese a ser un lugar común, la polaridad heredado-adquirido, lo mismo que la distinción *nature-nurture*, es insostenible y, en el límite, impensable (cf. Fox-Keller, 2010, pp. 5-6): no hay estructura biológica cuyo desarrollo no suponga recursos ontogenéticos que puedan merecer el calificativo de hereditarios; y tampoco hay ninguna estructura biológica que no sea resultado de un proceso de desarrollo en el que intervinieron recursos ontogenéticos provistos por el ambiente en el que dicho desarrollo ocurre. En cierto sentido, todo es hereditario y todo es adquirido (cf. Fox-Keller, 2010, p. 7; Lewontin, 2000, p. 18). Pero, que la noción de lo hereditario no opere como antítesis de la noción de lo adquirido, no significa que ella, y el concepto de heredabilidad que de ella depende, no tengan sentido y deban arrojarse al desván de las ideas inútiles o superadas.

Por el contrario, necesitamos mucho de esas ideas; y entre las razones de que eso sea así está el hecho de que la noción de heredabilidad, que depende de la noción de hereditario, sea muy importante para la Biología Evolucionaria en general y para la formulación de la Teoría de la Selección Natural en particular (Caponi, 2020). Por eso, sin negar que la idea de herencia puede albergar mucho más que la mera transmisión de secuencias de ácidos nucleicos (cf. Bonduriansky & Day, 2018, p. 7; Rose & Rose, 2019, p. 88), debemos tratar dicha noción con algún cuidado; evitando esa ampliación excesiva de su alcance que están promoviendo aquellos que patrocinan lo que se da en llamar ‘síntesis extendida’ (Jablonka et al., 2014, p. 2238; Laland et al., 2015, p. 4). En este sentido, las restricciones que Francesca Merlin (2014; 2017) ha propuesto en lo que atañe a esa ampliación son definitivamente muy pertinentes y necesarias. Ella propone una ampliación limitada de la noción de herencia que, además de estar muy bien fundada, resulta muy útil para entender de qué modo la operación de la selección natural puede ser entendida bajo la suposición de que hay más recursos ontogenéticos hereditarios que las simples secuencias de ácidos nucleicos supuestas en el concepto molecular de gen.

El primer requisito para que ocurra selección natural es la existencia de una población en la que se den formas variantes cuyas peculiaridades, resultando en el desempeño más o menos eficiente de alguna función biológica, produzcan diferencias de éxito reproductivo entre sus portadores. Pero ésa es sólo una primera condición para la existencia de la selección natural. Aún faltan otros dos requerimientos que también son cruciales, y que son relativos a la heredabilidad que deben tener esas variaciones que generan diferencias de éxito reproductivo. Uno de esos requerimientos tiene que ver con la transmisibilidad transgeneracional de las variaciones allí implicadas; y el otro está relacionado con lo que suele describirse como ‘la verticalidad’ de tal transmisión: la

misma es una transmisión necesariamente acoplada al vínculo progenitor-progenie.⁶ Es decir: para que una variación sea seleccionable, no alcanza con su transmisión y acumulación transgeneracional. También es necesario que dicha transmisión sea, como suele decirse, ‘vertical’ (Botelho, 2011, p. 58; Sterelny, 2001, p. 339): es preciso que ella vaya únicamente de los individuos que se reproducen a los individuos que resultan de esa reproducción (Merlin, 2014, p. 248). Y eso da lugar a una noción “restringida de herencia ampliada” (Merlin, 2014, p. 248) que puede contemplar materiales y factores hereditarios tales como:

Componentes de ADN y proteínas de la cromatina; factores epigenéticos celulares (proteínas que reproducen bucles autosuficientes, micro ARN, grupos metílicos y patrones resistentes a la reprogramación del epigenoma); organelas citoplasmáticas como las mitocondrias maternas; gradientes químicos intracelulares; membranas nucleares y celulares; y algunos endosimbiontes, en particular los que acompañan a los gametos maternos. (Merlin, 2017, p. 276)

Esa lista abarca mucho más que ácidos nucleicos, pero también excluye cualquier recurso ontogenético cuya transmisión sea independiente del proceso reproductivo. Esto es clave para entender los procesos selectivos: si una característica ventajosa no sólo se transmite a la propia prole, sino que también se transmite a la prole de los demás miembros de la población, eso hará que dicha característica no otorgue ventajas selectivas. Éstas no existirán porque el resto de la población, o por lo menos una parte de ella, también presentará esa característica; y no creo que se gane mucho introduciendo una partición entre dos tipos de transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos: la ‘herencia vertical’, resultante en posibles ventajas selectivas; y una otra ‘herencia’ que, no presentando esa restricción, tampoco acarrearía ventajas selectivas. Lo que ahí estaríamos haciendo no sería más que inventar términos nuevos para expresar conceptos ya conocidos; y para los cuales ya teníamos designaciones bien establecidas.

Pero me apuro a aclarar que no estoy negando que esas otras formas de transmisión de recursos ontogenéticos también sean cruciales para el desarrollo; ni tampoco pretendo desconocer que ellas sean factores evolutivos a ser muy considerados. La disponibilidad en una población de recursos ontogenéticos transgeneracionalmente transmitidos, cualquiera sea su naturaleza y cualquiera sea su canal de transmisión, siempre puede resultar en nuevas presiones selectivas actuantes sobre esa misma población (Caponi, 2017a, p. 134). Piénsese, por ejemplo, en nuevo patrón comportamental pasible de ser aprendido por imitación y sin que medie un vínculo filial entre imitado e imitador. La disponibilidad transgeneracional de ese recurso comportamental, cuya transmisión no está acoplada al vínculo progenitor-progenie y al proceso reproductivo allí implicado, también puede generar presiones selectivas que premien cualquier cambio verticalmente heredable que facilite u optimice ese comportamiento, o que facilite su aprendizaje (Diogo, 2017, p. 29). Aplicándose lo mismo para las invenciones simbólicas o técnicas. La producción de un recurso técnico o

⁶ Algo distinto de lo que ocurre, por ejemplo, con las invenciones comportamentales y culturales que pueden diseminarse en una población y ser transmitidas en la secuencia generacional sin que eso esté acoplado al vínculo progenitor-progenie.

simbólico que se transmita y preserve a lo largo de las generaciones puede resultar en presiones selectivas que premien cualquier modificación verticalmente heredable que facilite y optimice su aprovechamiento (Caponi, 2017b, p. 29).

3. La heredabilidad de las adaptaciones evolutivas

Ése, sin embargo, no es nuestro asunto aquí. Lo que ahora nos interesa es que, en virtud de esa asociación entre la noción de herencia y la noción de reproducción que Merlin subraya, se puede delimitar esa noción de variación heredable que es crucial para la Teoría de la Selección Natural y para la articulación de explicaciones seleccionales. Y lo primero a ser dicho en ese sentido es que la noción de variación, en general, es semejante a la de estado de carácter: ambas operan polarmente; es decir: haciendo referencia a una alternativa entre dos estados posibles. Un estado de carácter sólo se registra en la polaridad derivado-primitivo (Amorim, 1997, p. 266); y siempre es derivado o primitivo por referencia a otro estado de carácter (Caponi, 2011, p. 255). Una variación, por su parte, se define siempre por referencia a una alternativa: una variación es un estado de carácter del cual existe una variante alternativa en la población analizada;⁷ y, en la medida en que esa diferencia entre esos dos posibles estados de carácter que se dan en la población dependa de recursos o factores ontogenéticos de transmisión hereditaria (es decir: transmisión necesariamente acoplada a la reproducción) diremos que ella es una variación heredable. Y, por eso mismo, seleccionable. Siendo que, si esa selección efectivamente ocurre, el estado de carácter de ahí resultante será considerado como una adaptación evolutiva.

Insisto, sin embargo, en el hecho de que no se trata aquí de distinguir entre caracteres heredados, o hereditarios, o adquiridos. Se trata de considerar estados alternativos de un carácter y determinar si la diferencia entre ellos se debe, entre otras cosas, a recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria. Si eso es así, si esa diferencia supone diferencias en lo refiere a ese tipo de recursos ontogenéticos, aunque ciertamente suponga otros recursos no hereditarios (es decir: no verticalmente transmisibles); entonces, en ese caso, diremos que se trata de variaciones heredables, y por eso seleccionables. Si la diferencia de longitud en el largo del cuello que se da en una población de jirafas depende, aunque sea parcialmente, de una norma de reacción genéticamente delimitada, ahí estamos ante variaciones heredables y, por eso, seleccionables. En cambio, si en una población de *Homo sapiens* hay individuos cuya lengua materna es el catalán, y hay otros individuos cuya lengua materna es el castellano, eso no constituye una oferta de variaciones heredables y seleccionables. No hay ahí variaciones seleccionables porque no existe ningún recurso ontogenético realmente hereditario que haga que alguien sea más propenso a hablar uno de esos idiomas. La capacidad de hablar sí depende, en parte, de recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria; pero que la lengua materna sea una u otra no depende de ningún recurso así transmitido.

⁷ En lo que atañe a esta cuestión puntual, asumo una posición muy próxima de la de Eva Jablonka (2004, p. 366). Sólo que, en lugar de hablar de estados de carácter heredables y de variaciones heredables, ella usa las expresiones ‘rasgos fenotípicos heredables’ y ‘variaciones en rasgos fenotípicos heredables’.

Por eso, en lugar de hablar de caracteres, o de características, ‘hereditarias’, debemos hablar de caracteres o características cuya variancia pueda ser más o menos heredable; pudiendo ocurrir, incluso, que esa heredabilidad sea nula. Y, desde un punto de vista epistemológico, la diferencia entre ambas cosas es mucho más importante de lo que a primera vista podría pensarse. Para que esa noción escalar que es la heredabilidad tenga algún sentido, y resulte mínimamente operacional, es necesario dejar de considerar características o configuraciones particulares de un individuo (Fox-Keller, 2010, p. 30), e incluso diferencias respecto de una característica que se den entre dos individuos (Fox-Keller, 2010, p. 38). En lugar de eso, tenemos que pensar en términos poblacionales (Fox-Keller, 2010, p. 53). Es decir: tenemos que salir de la Biología del Desarrollo, ingresando en el campo de la Genética de Poblaciones (Feldman, 1992, p. 151; Fox-Keller, 2010, p. 57).

Allí, la heredabilidad no es entendida como atributo de una característica atribuida a un viviente individual, y pasa a ser definida como predicado poblacional. Concretamente, como la proporción atribuible a factores hereditarios de la variancia que los individuos de una población presentan con relación a una determinada característica (Futuyma, 2005, p. 548). La heredabilidad, conforme la define John Alcock (2001, p. 49), es “la proporción de la variancia total de un fenotipo en una población que resulta de la variancia genética entre los individuos”. Pero, aunque en Genética de Poblaciones, esos factores hereditarios son homologados a genes, el uso de la noción de *heredabilidad* no depende de tal homologación. Jablonka y Lamb (1995, p. 196) han mostrado que los modelos usados para explicar el comportamiento de los clásicos alelos de la Genética de Poblaciones, también se aplican a los epialelos de la herencia epigenética. Y eso muestra que la noción de heredabilidad es compatible con definiciones moderadamente ampliadas de herencia como la propuesta por Merlin. Así, en base a eso, se podría decir que la heredabilidad de un estado de carácter es la proporción de la variancia total de dicho estado que, en una población, resulta de la variancia de los recursos ontogenéticos de transmisión ontogenética involucrados en su desarrollo. Y para entender eso puede ser oportuno retornar al ejemplo del cuello de los diferentes individuos de una población de jirafas.

Ciertamente, esa longitud presentará una variancia dependiente tanto de factores hereditarios como de factores ambientales cuyo peso relativo es estimable siguiendo diferentes procedimientos (Feldman, 1992, p. 152). Y uno de esos procedimientos, que sería difícil de realizar, pero fácil de comprender, puede ser el de producir muchos clones de una única jirafa de esa misma población; implantado luego los embriones de ahí resultantes en hembras, también de esa misma población. Posteriormente, después del destete y también del tiempo necesario para que esos clones lleguen a su adultez, se podrá medir la variancia que presenta el largo de sus cuellos. Y será la comparación de esa variancia del cuello de los clones con la variancia, para esa misma característica, que se da en la totalidad de la población, lo que nos dará una idea respecto del grado de heredabilidad de esa característica en esa población específica. Es decir: esa comparación nos permitirá sopesar la heredabilidad de la variancia en el cuello que se da en esa población de jirafas que estamos examinando y en el ambiente concreto en el que esa población medra.

En sentido estricto, la heredabilidad es, entonces, una propiedad que se predica de la variancia de una característica en una población concreta (Cardellino & Rovira, 1987, p. 67). Es la variancia, y no la característica, la que puede ser más o menos heredable; y esa variancia es atributo de una población y no de un individuo (Fox-Keller, 2010, p. 57). Por eso, un índice de heredabilidad, nada nos dice sobre la probabilidad que una jirafa de cuello largo tiene de engendrar otra con esa misma característica. Ese índice sólo nos indica cuál sería el valor medio del cuello que es dable esperar en una generación subsiguiente de esa misma población de jirafas, si las condiciones ambientales relevantes se mantienen contantes. Con todo, aun así, el hecho de que el índice de la heredabilidad de la variancia de una característica sea superior a cero, nos indica algo que es muy importante para entender el concepto de variación heredable: si, en una población, la heredabilidad de la variancia de una característica es superior a cero, una parte de las variaciones individuales que resultan en esa variancia debe depender de recursos ontogenéticos hereditarios. Es decir: para que haya variancia debe haber variaciones; y para que una parte de esa variancia sea heredable es necesario que una parte de ella derive de recursos ontogenéticos cuya transmisión esté indisolublemente acoplada al vínculo reproductivo que se da entre progenitor y progenie. Y ahí ya está, implícito, el concepto de variación heredable que requieren las explicaciones por selección natural.

Dicho de otro modo: para que en una población puedan ocurrir presiones selectivas sobre un estado de carácter, la variancia de dicho carácter debe tener un grado mínimo de heredabilidad; y eso significa que una parte de las variaciones que determinan esa variancia obedece a recursos ontogenéticos hereditarios. Y con esto último, insisto, quiero decir que su transmisión intergeneracional debe estar acoplada a la reproducción: al vínculo progenitor-progenie. Satisfecho ese requisito no hay por qué negar que, en algunos casos, la selección natural pueda ocurrir sobre variantes que, conforme se viene proponiendo en los últimos años, no dependan de variaciones genéticas sino sólo de variaciones calificables como epigenéticas.⁸ Esto, en todo caso, es una cuestión empírica y no de mero análisis conceptual. Pero, si se llega a la conclusión de que esas variantes epigenéticas tienen la suficiente estabilidad transgeneracional, entonces, tanto en ese caso como cuando hay involucradas variaciones estrictamente genéticas, se podrá decir que el resultante de la selección que opera sobre ellas, que es la adaptación evolutiva, también deberá ser considerado como un estado de carácter cuya variancia es heredable.

Por eso, cuando hoy se admite el papel de la herencia epigenética en la evolución adaptativa, eso nunca se hace sin dejar de reconocer que la oferta de variantes epigenéticas, sea cual sea su origen, debe estar sometida al control de la selección natural (cf. Dragan & Jansen, 2021). La selección natural siempre será la encargada de diseñar la adaptación evolutiva que a partir de allí pueda configurarse. En este sentido, caracterizar a la 'epigenética' como siendo la "ciencia de la adaptación biológica heredable" (Devaskar & Raychaudhuri, 2007) es un exceso retórico, injustificable, que ignora el papel privilegiado que la selección natural no puede dejar de desempeñar en la evolución adaptativa. En lo que atañe a eso, la Biología moderna, más allá de las novedades de la herencia epigenética, sigue sin apartarse de Darwin; quien, aun aceptando la transmisión

⁸ Al respecto, véase: Jablonka & Lamb (1995, p. 196; 2005, p. 2); West-Eberhard (2007, p. 440); Jablonka & Raz (2009, p. 162); y Uller (2014, p. 177).

de los caracteres adquiridos, recurrió a la selección natural considerándola como el mecanismo adaptador fundamental (Darwin, 1859, p. 206).

Tal como Mary Jane West-Eberhard (2007, p. 440) lo señaló, el reconocimiento del impacto evolutivo de la herencia epigenética no tiene por qué llevarnos a flirtear con el fantasma de Lamarck. Quedando claro, por otra parte, que la insistencia sobre el papel protagónico de la selección natural en lo tocante a la evolución adaptativa no excluye, bajo ningún punto de vista, el reconocimiento de otros motores de cambio evolutivo. Tal el caso de la migración o la deriva génica, como ya ocurría en las formulaciones clásicas de la Genética de Poblaciones (cf. Gayon, 1992, p. 337; Sober, 1984, p. 34); pero también cabe mencionar aquí a los constreñimientos ontogenéticos, hoy destacados por la Biología Evolucionaria del Desarrollo (cf. Arthur, 2011, p. 200; Schuenk & Wagner, 2003, p. 54), que sin duda también definen la dirección de los cambios evolutivos. Además, es importante no perder de vista que la cuestión que aquí discutimos no es una cuestión teórica relativa a las causas del cambio evolutivo, sino una cuestión meta-teórica, o epistemológica, relativa a la discriminación entre dos conceptos.

4. La no heredabilidad de las adaptaciones ontogenéticas

El énfasis que acabo de hacer sobre el carácter hereditario de las adaptaciones evolutivas puede verse opacada por el reconocimiento, necesario, de que no hay estructura biológica cuyo desarrollo no suponga recursos ontogenéticos que puedan merecer el calificativo de ‘hereditarios’; y también podemos decir lo mismo de cualquier reacción de un viviente individual a las contingencias de su entorno: dichas reacciones suponen capacidades cuyo desarrollo no sería explicable sin la mediación de recursos ontogenéticos hereditarios (Bateson, 1980, p. 144). Pero, si no perdemos de vista sobre qué proceso hablamos cuando nos referimos a adaptaciones ontogenéticas, comprenderemos que la variancia que de ellas resulta nunca podrá ser caracterizada como heredable. Y de nuevo hay que acordarse de no poner el foco en la estructura; centrándonos, por el contrario, en la variancia poblacional de dicha estructura. Lo que hay que juzgar es el carácter hereditario de la variancia poblacional resultante de las adaptaciones ontogenéticas; y no el carácter más o menos hereditario de las características de los organismos individuales en cuya ontogenia estén involucrados ajustes pasibles de ser caracterizados como adaptaciones ontogenéticas.

Como lo vimos al inicio, las adaptaciones ontogenéticas suponen cierta plasticidad fenotípica previamente modelada por la selección natural; y entre los individuos de cualquier población, dicha plasticidad puede presentar una amplia variancia. Imaginemos el caso de dos tribus de una misma etnia que, al ser ambas desplazadas por los invasores de su territorio original, se ven obligadas a migrar hacia una elevada meseta cuya altitud es mucho mayor que la del valle en el que habitaban. Eso, podemos imaginarlo, exigiría a la totalidad de ambas tribus, un cierto proceso de aclimatación consistente en un aumento de capacidad aeróbica. Pero imaginemos, además, que, en promedio, los individuos de una de las dos tribus se aclimatan mejor que los individuos de la otra. En ambas tribus habrá individuos cuya plasticidad fenotípica les permitirá adaptarse con mayor facilidad y eficiencia; mientras que otros sufrirán más las nuevas condiciones sin poder ajustarse demasiado a ellas. Y es claro que todo eso siempre será una cuestión de grados. Pero, conforme lo estoy suponiendo, en una de las dos tribus,

llamémosla 'A', hay una adaptabilidad ontogenética que en media es mayor que la verificada en la tribu B; y eso permitirá que, en media, los individuos de A acaben estando ontogenéticamente más adaptados a las nuevas condiciones que los individuos de B.

Lo cierto, de todos modos, es que en ambos grupos las características asociadas a esa aclimatación presentarán cierta variancia. Pudiendo suponerse que parte de esa variancia obedece a diferencias asociadas con recursos ontogenéticos hereditarios; y que, por eso, en la próxima generación de A, la adaptación media a la altura continuaría siendo algo superior a la que se dé en B. Siendo eso, precisamente, lo que quizá pueda inducirnos a pensar que, en última instancia, esa aclimatación no es algo muy diferente del largo del cuello de aquellas jirafas a las que aludí en el ejemplo de la sección anterior. Con todo, si lo pensamos mejor, podremos ver que eso no es así. Una cosa es la transmisión hereditaria de los recursos ontogenéticos que hacen a la mayor adaptabilidad de los individuos; y otra cosa diferente sería la transmisión de las adaptaciones ontogenéticas que efectivamente ocurrieron en la primera generación.

Posiblemente, esa mayor o menor adaptabilidad, esa mayor o menor capacidad de aclimatarse, constituya un estado de carácter cuya variancia sea significativamente heredable. Pero, de ser así, eso no se trasfiere a las propias modificaciones resultantes del proceso de adaptación. Por tal motivo, si esas tribus pudiesen retornar rápidamente a su territorio original, y la generación siguiente a la que padeció la migración forzada ya es concebida, parida y criada después del retorno; entonces, en ese caso, las adaptaciones ontogenéticas derivadas de la vida en las alturas no ocurrirán en ninguno de los individuos de la nueva generación. Así, aunque los progenitores que retornan sólo sean los que consiguieron adaptarse con algún grado de éxito a las regiones de altura, porque los otros murieron allí sin poder volver al terruño, los cambios morfológicos y funcionales que ellos desarrollaron durante su destierro forzado, no se harán presentes en su progenie. Es decir: la adaptabilidad ontogenética puede presentar una variancia cuya heredabilidad es superior a cero; pero ese no se trasfiere a la propia adaptación ontogenética que dicha adaptabilidad permite. Pese a la heredabilidad de esta última, la heredabilidad de la propia adaptación ontogenética continuará siendo nula.

La posibilidad de desarrollar callos, ya lo recordé al inicio, es prevalente en *Homo sapiens*. Pero, si la hija o hijo de algún hachero se hace violinista, como quizá pudo ocurrir alguna vez en la provincia de Santiago del Estero, en Argentina, y la práctica de ese instrumento le hace nacer callos, éstos no crecerán en la palma de sus manos sino en la punta de sus dedos. Es verdad que en un linaje de hacheros pueden operar presiones selectivas que favorezcan una mayor propensión a desarrollar callos, que en general resultan funcionales; y eso podría hacer que, si en la descendencia de esos hacheros se dan violinistas, los callos en las puntas de sus dedos se formen más rápidamente que lo que puede ocurrir con otras u otros violinistas cuyos progenitores hayan desempeñado oficios de otra naturaleza. Pero, aun así, el carácter cuya variancia es heredable, y que puede ser considerado como una adaptación evolutiva, sigue siendo la capacidad de desarrollar callos, y no el hecho de que los callos se presenten en una u otra parte de la mano.

Se dirá, entretanto, que la relación entre la capacidad de generar callos y la efectiva formación de estos últimos no es diferente de la relación que existe entre la norma de reacción hereditaria, que acota el largo que puede alcanzar el cuello de las

jirafas, y el largo que ese cuello realmente alcanza en cada individuo en virtud de factores como la nutrición y quizá el comportamiento. Así, del mismo modo en que, en este último caso, lo que se considera como adaptación evolutiva es el valor medio, en la población, del estado de carácter 'largo del cuello', y no sólo la norma de reacción que lo posibilita; por motivos semejantes, también se podría considerar que, en el caso de los callos, la adaptación evolutiva no sería sólo la capacidad de generarlos sino también los callos propiamente dichos.

Al fin al cabo, lo efectivamente premiado por la selección natural es un cuello más o menos largo, no la norma de reacción que lo posibilita: lo que resulta funcionalmente conveniente en un determinado ambiente, y por eso resulta seleccionado en ese contexto, es el cuello más largo y no la mera posibilidad de tenerlo: muy probablemente, individuos que por una nutrición deficiente desarrollen cuellos mucho más cortos que lo permitido por la norma de reacción que heredaron, tendrán muy poco éxito reproductivo. Por su parte, en el caso de la capacidad de generar callos, lo único que es registrable y premiable por la selección natural son los callos efectivamente formados: individuos que heredan esa capacidad, pero no la desarrollan en virtud de algún déficit nutricional, también pueden ver afectado su éxito reproductivo. Tenemos, entonces, dos procesos: el crecimiento efectivo de cuellos y el crecimiento efectivo de callos; y ambos suponen la intervención de recursos ontogenéticos tanto hereditarios como no hereditarios. Siendo eso lo que, nuevamente, parece poner a los callos de hacheros y violinistas en una posición que podría semejar a la del largo de cuello de la jirafa. Existe, sin embargo, un hecho a ser considerado. Se trata de algo que ya fue apuntado en el caso de la aclimatación de las tribus migrantes; y que también debemos considerar en este caso: hasta donde sabemos, el largo del cuello de las jirafas pudo ser seleccionado en virtud de la heredabilidad de su variancia.

Es decir: el largo del cuello de la jirafa pudo ser seleccionado en virtud de que su variancia dependía, en parte, de recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria. En ese proceso selectivo, los individuos cuya propensión hereditaria a generar cuellos más largos era menor, tendían a ser preteridos en términos de éxito reproductivo diferencial. Y ese no es caso de la localización de los callos; aunque sí pueda ser el caso de la capacidad de generarlos en cualquier parte del cuerpo cuya epidermis esté sometida a frotaciones reiteradas. Si esa localización no está sujeta a variancia hereditaria, ella no puede ser objeto de procesos selectivos; y es así que, en distintas generaciones de un mismo linaje, que estén sometidas a diferentes condiciones de vida, los callos podrán ser más o menos frecuentes y protuberantes, o estar situados en distintas partes del cuerpo, sin que eso suponga cambios registrables en aquellos recursos ontogenéticos cuya transmisión transgeneracional está acoplada a la reproducción.

Hasta donde sabemos: si sometidos a los rigores de la vida de sus abuelos hacheros, los hijos de madre y/o padre violinista tendrán, en promedio, tanta facilidad para generar callos en las palmas de sus manos como la que tenían sus ancestros; y esa facilidad será proporcional a la que sus progenitores tenían para generar los callos digitales. Como ocurría con la aclimatación, en la formación de callos, lo que puede tratarse como adaptación evolutiva es la capacidad de adaptarse ontogenéticamente, y no los propios cambios que ese proceso ontogenético promueve. Una capacidad de adaptación ontogenética, que estamos caracterizando como adaptación evolutiva, y que

puede ser más o menos específica: en linajes de hacheros pueden darse procesos selectivos que faciliten que los callos se formen más rápidamente en las palmas de la mano que en otras partes del cuerpo. Pero eso, que sería un caso de lo que Waddington (1953, p. 125; 1961, p. 94) llamó ‘asimilación genética’, o quizá de lo que, más recientemente, West-Eberhard (2003, p. 25) llamó ‘acomodación genética’,⁹ sigue dentro del espacio de la adaptación evolutiva y no se confunde con la adaptación ontogenética. No, por lo menos, desde el punto de vista conceptual; aunque en los casos concretos pueda resultar difícil deslindar lo que es explicable en términos de evolutivos y lo que es explicable en términos ontogenéticos (cf. Muñoz & Moritz, 2018, p. 321).

5. El caso de las adaptaciones comportamentales

Es interesante ver, por otra parte, que la distinción entre adaptación evolutiva y adaptación ontogenética también se puede extender a la esfera de los comportamientos, permitiéndonos establecer una clara diferencia entre adaptación evolutiva comportamental y adaptación ontogenética comportamental. Una distinción que, contrariamente a lo sugerido por Konrad Lorenz (1961/1984, p. 341-343), no supone ningún recurso a la noción de lo *innato*. Conforme lo venimos diciendo, no existe estructura biológica cuyo desarrollo no involucre recursos ontogenéticos tanto hereditarios como no hereditarios. Y eso se percibe en las dificultades que plantea la idea de que existan patrones comportamentales, disposiciones emotivas o habilidades cognitivas, que puedan caracterizarse como innatas: en todos los casos, e inevitablemente, la ontogenia de esos patrones etológicos supone la intervención de recursos ontogenéticos no hereditarios.¹⁰ Eso, entretanto, no significa que no se pueda distinguir entre patrones etológicos que puedan ser considerados como adaptaciones evolutivas y otros que deberán ser considerados como adaptaciones ontogenéticas.

La cuestión reside en saber identificar correctamente el estado de carácter, o variación etológica, de la cual se está hablando. Conforme fue dicho más arriba, estados de carácter y variaciones se definen polarmente: los primeros en virtud de la dupla *derivado-primitivo*; y las segundas por referencia a una alternativa identificable. Y, en la medida en que la ontogenia de esa diferencia entre esas dos posibilidades dependa (siempre parcialmente) de recursos o factores ontogenéticos de transmisión hereditaria (es decir: transmisión necesariamente acoplada a la reproducción) diremos que estamos ante un estado de carácter, o una variación, cuya heredabilidad permite considerarla, ora como blanco de procesos selectivos, ora como resultado de tales procesos.

Como ocurre con cualquier capacidad o estructura biológica, el desarrollo de la capacidad de desarrollar y de utilizar un lenguaje composicional (Pagel, 2018, p. 408), supone recursos ontogenéticos tanto de transmisión hereditaria como de recursos ontogenéticos cuya disponibilidad depende de otros factores (Lewontin, 2000, p. 28-29).

⁹ Asimilación y acomodación genética, como Waddington (1953, p. 125) y West-Eberhard (2003, p. 25) lo muestran con toda claridad, son tipos de mecanismos selectivos (cf. Jablonka & Raz, 2009, p. 164; Ashe et al., 2021, p. 2; Scheiner & Levis, 2021, p. 164; Pfening, 2021, p. 76): no hay ahí ningún ‘efecto lamarckiano’; aunque sí, quizá, pueda haber una apariencia de lamarckismo como también la hay en el ‘efecto Baldwin’ (cf. Caponi, 2017b).

¹⁰ Sobre las dificultades que plantea la noción de lo innato, véase: Lehrman (1953); Griffiths (2002); y Mamelli & Bateson (2011).

Además de ciertas secuencias de ácidos nucleicos que puedan estar asociadas a esa ontogenia (Pagel, 2018, p. 410), esta última también depende de muchos otros factores entre los que se cuentan interacciones simbólicas pautadas por un idioma. Y, en ese sentido, se podría decir que no hay diferencia sustantiva entre la capacidad de hablar y la competencia en un idioma determinado: esta también supone recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria, porque sin la capacidad de hablar no se aprende ningún idioma, y supone interacciones sociales específicas porque sin interactuar con el castellano nadie aprende castellano. Con todo, si situamos la capacidad de hablar y la competencia en castellano dentro de las polaridades pertinentes, veremos que se trata de dos situaciones muy distintas.

La capacidad de desarrollar y de utilizar un lenguaje cualquiera, que observamos en *Homo sapiens*, debe considerarse como un estado derivado, apomórfico, cuyo contrapunto primitivo, plesiomórfico, sería la ausencia, o la tosca incipiencia, de esa capacidad. Un estado primitivo de carácter que, muy posiblemente, se daba en *Homo erectus* (Pagel, 2018, p. 409). Y todo indica que, ontogenéticamente, esa diferencia obedece, en alguna medida, a factores hereditarios que permitieron la historia de presiones selectivas en la que esa capacidad evolucionó (Pagel, 2018, p. 409). Por eso consideramos que esa apomorfia es una adaptación evolutiva (Pagel, 2018, p. 413). En cambio, el hecho de que un individuo sea competente en castellano y no en portugués, o de que en ciertas poblaciones predominen los hablantes de castellano, y que en otras poblaciones predominen los hablantes de portugués, no parece obedecer a diferencias hereditarias realmente asociadas con esa diferencia fenotípica. Es decir: que un individuo pueda hablar cualquier idioma, depende, entre otras cosas, de recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria; pero que el idioma efectivamente hablado sea el portugués, el castellano, el guaraní, o cualquier otro, no depende de factores hereditarios. Es como la posición de los callos en los hacheros y en su progenie de violinistas.

Por eso podemos decir, sin hesitación alguna, que, en Rosario, hablar castellano es una adaptación ontogenética al modo en que allí se dan los intercambios lingüísticos. Tal como hablar portugués es una adaptación ontogenética a las condiciones que se dan en Florianópolis. Y lo que permite esa diferencia es la notoria plasticidad ontogenética que es propia de la capacidad de hablar. Siendo factible hacer la misma consideración para muchas otras propensiones y capacidades etológicas, contrastándolas con los diferentes comportamientos y habilidades que ellas pueden permitir según las diferentes condiciones en las que ellas se desarrollen. De un lado tendremos la adaptabilidad de una capacidad que merece ser considerada como adaptación evolutiva; y del otro lado tendremos las adaptaciones ontogenéticas que esa capacidad permite en virtud de las diferentes circunstancias en que la habilidad en cuestión deba desarrollarse. Una contraposición nítida, y en nada arbitraria, que no presupone el carácter innato de la adaptación evolutiva, ni tampoco implica negar que la adaptación ontogenética encuentre su condición de posibilidad en factores hereditarios.

6. Conclusión

Más allá de las significativas novedades teóricas que han ocurrido en la Biología Evolutiva de las últimas décadas, y que parecen insinuar la articulación de una Síntesis Extendida que ciertamente rebasa los límites de la síntesis articulada hacia mediados del siglo

pasado (cf. Diéguez, 2021), existen referencias conceptuales, centrales para ese universo disciplinar, que aún permanecen constantes. Y una de ellas es la noción evolutiva de adaptación; cuya distinción de la noción ontogenética de adaptación sigue mostrándose pertinente. Más allá de que los últimos resultados de la Biología Evolutiva estén poniendo en evidencia una imbricación entre herencia, desarrollo, ecología y evolución que va mucho más allá de lo previsto por la formulación de la teoría evolutiva patrocinada por la nueva síntesis, continúa siendo posible contar con una definición de herencia que nos permita visualizar la especificidad de los procesos selectivos responsables por las adaptaciones evolutivas. Preservándose también una clara delimitación de la propia noción de adaptación evolutiva.

Esa noción de herencia a la que aludo, que no excluye lo que suele denominarse ‘herencia epigenética’, permite admitir que el concepto de lo hereditario sólo se predique de recursos ontogenéticos y no de características fenotípicas; permite también preservar la idea de grados de heredabilidad. La condición para esto último, conforme fue argumentado, es que esa noción comparativa no se predique de las características fenotípicas consideradas como resultados de procesos ontogenéticos individuales, y sólo se predique de la variancia poblacional de dichas características. Siendo en base a esa idea de variancia que es posible discriminar entre, de un lado, la variancia más o menos heredable cuya existencia se supone en los procesos selectivos que resultan en adaptaciones evolutivas, y, del otro lado, la variancia nulamente heredable que resulta de las adaptaciones ontogenéticas. Así, sin negar que en el desarrollo de estas últimas haya involucrados recursos ontogenéticos heredables, se puede preservar su diferencia con las adaptaciones evolutivas. Y esto no sólo en lo que toca a los caracteres morfológicos sino también en lo que respecta a caracteres comportamentales. Por eso, la idea de adaptación etológica evolutiva puede ser preservada aun renunciando al concepto de lo innato.

Referencias

- Abercrombie, M.; Hickman, C.; & Johnson, M. (1957). *Dictionary of Biology*. Baltimore: Penguin.
- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior*. Sunderland: Sinauer.
- Amorim, D. (1997). *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto: Holos.
- Arthur, W. (2011). *Evolution: a developmental approach*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Bates, M. (1950). *The nature of Natural History*. New York: Scribner.
- Bateson, G. (1980). *Espíritu y Naturaleza*. Buenos Aires: Amorrortu.
- Bock, W.; & Wahlert, G. (1998). Adaptation and the form-function complex. En C. Allen; M. Bekoff; & G. Lauder (Eds.), *Nature's Purposes* (pp. 117-168). Cambridge: MIT Press.
- Bonduriansky, R.; & Day, T. (2018). *Extended Heredity*. Princeton: Princeton University Press.
- Botelho, J. (2011). Teoria dos sistemas de desenvolvimento e autopoiese (pp. 38-68). En J. Cofre; & K. Saalfeld (eds.), *Discussão de novos paradigmas*. Florianópolis: EDUFSC.

- Caponi, G. (2008). La Biología Evolucionaria del Desarrollo como ciencia de causas remotas. *Signos Filosóficos*, 10(20), 121-142.
http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1665-13242008000200006&script=sci_abstract&tlng=es
- Caponi, G. (2011). Las apomorfias no se comen: diseño de caracteres y funciones de partes en Biología. *Filosofía e História da Biologia*, 6(2), pp. 251-266
<https://www.abfhib.org/FHB/FHB-06-2/FHB-6-2.pdf>
- Caponi, G. (2013). El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto. *Aurora*, 25(36), 197-216.
<https://periodicos.pucpr.br/index.php/aurora/article/view/712>
- Caponi, G. (2016). Lineages and systems. En N. Eldredge; T. Pievani; E. Serrelli; I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective* (pp. 47-62). Chicago: Chicago University Press.
- Caponi, G. (2017a). Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho. *Metatheoria*, 8(1), 129-144. <https://doi.org/10.48160/18532330me8.168>
- Caponi, G. (2017b). Del efecto Baldwin al efecto Huxley. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 34, 7-40. <https://doi.org/10.18270/rcfc.v17i34.2335>
- Caponi, G. (2020). Los conceptos de herencia y de variación hereditaria. *Endoxa*, 46, 273-290. <https://doi.org/10.5944/endoxa.46.2020.27588>
- Cardellino, R.; & Rovira, J. (1987). *Mejoramiento Genético Animal*. Montevideo : Hemisferio Sur.
- Changeux, J. (2010). La variation dans l'évolution du cerveau. En A. Prochiantz (Ed.), *Darwin: 200 ans* , (pp.103-114). Paris: Odile Jabob.
- Crews, D.; & Gore, A. (2014). Transgenerational epigenetics: current controversies and debates. En T. Tollefsbol (Ed.), *Transgenerational epigenetics* (pp. 371-390). Amsterdam: Elsevier.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- Devaskar, S.; & Raychaudhuri, S. (2007). Epigenetics, a science of heritable biological adaptation. *Pediatric research*, 61(5), 1-4
<https://doi.org/10.1203/pdr.0b013e31805cddb8>
- Diéguez, A. (2021). El debate sobre la necesidad de una Síntesis Extendida. *Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva*, 14(1), 28-42. http://sesbe.org/wp-content/uploads/2021/03/eVOLUCIO%CC%81N_Vol_15-1_Marzo-2021.pdf
- Diogo, R. (2017). *Evolution driven by organismical behavior*. Cham: Springer.
- Dragan, S.; & Jansen, L. (2021). Empirical evidence for epigenetic inheritance driving evolutionary adaptations. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 376, 20200121. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2020.0121>
- Edelman, G. (1983). El problema del reconocimiento molecular por un sistema selectivo. En F. Ayala; & T. Dobzhansky, T. (Eds.), *Estudios sobre la Filosofía de la Biología* (pp. 75-88). Barcelona: Ariel.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished synthesis*. Oxford: Oxford University Press.

- Feldman, M. (1992). Heritability. En E. Fox-Keller; & E. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 151-158). Cambridge: Harvard University Press.
- Fox-Keller, E. (2010). *The mirage of a space between nature and nurture*. London: Duke University Press.
- Futuyma, D. (2005). *Evolution*. Sunderland: Sinauer.
- Gayon, J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin*. Paris: Kimé.
- Globot, E. (1901). *Le Vocabulaire Philosophique*. Paris: Colin.
- Gordon, D. (1992). Phenotypic plasticity. En E. Fox-Keller; & E. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 255-262). Cambridge: Harvard University Press.
- Griffiths, P. (1999). Adaptation and Adaptationism. En R. Wilson; & F. Keil (eds.): *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences* (pp. 3-4). Cambridge: MIT Press.
- Griffiths, P. (2002). What is innateness? *Monist*, 85(1), pp. 70-85. <https://doi.org/10.5840/monist20028518>
- Jablonka, E. (2004). From replicators to heritably varying phenotypic traits: the extended phenotype revisited. *Biology & Philosophy* 19, 353-375. <https://doi.org/10.1023/B:BIPH.0000036112.02199.7b>
- Jablonka, E.; & Lamb, M. (1995). *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Jablonka, E.; & Lamb, M. (2005). *Evolution in four dimensions*. Cambridge: MIT Press.
- Jablonka, E.; Noble, D.; Joyner, M.; Müller, G.; Omholt, S. (2014). Evolution evolves. *Journal of Physiology*, 592 (11), 2237-2244. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2014.273151>
- Jablonka, E.; & Raz, G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Quarterly Review of Biology*, 84(2), p. 131-176. <https://doi.org/10.1086/598822>
- Jacob, F. (1982). *El juego de lo posible*. Barcelona: Grijalbo.
- Kosten, T.; & Nielsen, D. (2014). Maternal epigenetics inheritance and stress during gestation: focus on brain and behavioral disorders. En T. Tollefsbol (Ed.), *Transgenerational epigenetics* (pp. 197-219). Amsterdam: Elsevier.
- Laland, K.; Uller, T.; Feldman, M.; Sterelny, K.; Müller, G.; Moczek, A.; Jablonka, E.; Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 1-14. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Lederberg, J. (1958). Genetic approaches to somatic cell variation: summary comment. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 52(S.1), 383-401. <https://doi.org/10.1002/jcp.1030520418>
- Lehrman, D. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *The Quarterly Review of Biology*, 28(4). 337-363. <https://doi.org/10.1086/399858>
- Lewontin, R. (2000). *The triple helix*. Cambridge: Harvard University Press.

- Lincoln, R.; Boxshall, G.; & Clark, P. (2009). *Diccionario de Ecología, Evolución y Taxonomía*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Lorenz, K. (1984). Adaptación filogenética y modificación del comportamiento a través de dicha adaptación. En K. Lorenz, *Consideraciones sobre las conductas animal y humana* (pp. 335-394). Barcelona: Planeta-Agostini. (Obra original de 1961).
- Mameli, M.; & Bateson, P. (2011). An evaluation of the concept of innateness. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 366, 436-443. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0174>
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in Biology. *Science*, 134, 1501-1506. <https://doi.org/10.1126/science.134.3489.1501>
- Mayr, E. (1993). Proximate and ultimate causation. *Biology & Philosophy*, 8, 93-94. <https://doi.org/10.1007/BF00868508>
- Mayr, E. (1998). *Así es la Biología*. Madrid: Debate.
- Medawar, P. (1961). *El futuro del hombre*. Zaragoza: Acribia.
- Merlin, F. (2010). Evolutionary chance mutation: a defense of the modern synthesis consensus view. *Philosophy & Theory in Biology*, 2(3). <http://dx.doi.org/10.3998/ptb.6959004.0002.003>
- Merlin, F. (2011). Le hasard évolutif de toute mutation génétique ou la vision consensuelle de la Synthèse Modern. *Bulletin d'Histoire & Epistémologie des Sciences de la Vie*, 18(1), 79-108. <https://doi.org/10.3917/bhesv.181.0079>
- Merlin, F. (2014). L'hérédité au-delà du tout génétique: problèmes et enjeux. En F. Merlin; & T. Hoquet (Eds.), *Précis de Philosophie de la Biologie* (pp. 237-250). Paris: Vuibert.
- Merlin, F. (2017). Limited extended inheritance. En P. Huneman; & D. Walsh (Eds.), *Challenges in evolutionary theory* (pp.285-301). Oxford: Oxford University Press.
- Meyer, F. (1970). El concepto de adaptación. En J. Piaget; & J. Nuttin, J. (Eds.), *Los procesos de adaptación* (pp. 11-24). Buenos Aires: Proteo.
- Muñoz, M.; & Moritz, C. (2018). Adaptación a un mundo cambiante: resiliencia evolutiva al cambio climático. En L. Losos & R. Lenski (Eds.), *Cómo la evolución configura nuestras vidas* (pp. 315-335). Barcelona: Buridán.
- Pagel, M. (2018). La Lingüística y la evolución del lenguaje humano. En J. Losos & R. Lenski (Eds.), *Cómo la evolución configura nuestras vidas* (pp. 407-428). Barcelona: Buridán.
- Paoloni-Giacobino, A. (2014). Epigenetic transgenerational inheritance of reproductive disease. En T. Tollefsbol (Ed.), *Transgenerational epigenetics* (pp. 303-319). Amsterdam: Elsevier.
- Pfening, D. (2021). Key questions about phenotypic plasticity. En D. Pfening (Ed.), *Phenotypic plasticity and evolution* (pp. 55-89). Taylor & Francis: Boca Raton.
- Reeve, H.; & Sherman, P. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology*, 68, 1-32. <http://www.jstor.org/stable/2832133>
- Rose, H.; & Rose, S. (2019). *Genes, células y cerebros*. Buenos Aires: IPS.

- Ruse, M.; Martin, E.; & Holmes, E. (1996). *Dictionary of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Scheiner, S.; & Levis, N. (2021). The loss of phenotypic plasticity via natural selection: genetic assimilation. En D. Pfenning (Ed.), *Phenotypic plasticity and evolution* (pp. 161-182). Taylor & Francis: Boca Raton.
- Schwenck, K.; & Wagner, G. (2003). Constraint. En B. Hall; & W. Olson (Eds.), *Keywords and concepts in Evolutionary Developmental Biology* (pp. 52-60). Cambridge: Harvard University Press.
- Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*. Chicago: Chicago University Press.
- Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Sterelny, K. (2001). Niche construction, developmental systems, and extended replicator. En S. Oyama; P. Griffiths; & R. Gray (Eds.), *Cycles of contingency: developmental systems and evolution* (pp. 333-350). Cambridge: MIT Press.
- Sterelny, K.; & Griffiths, P. (1999). *Sex and death*. Chicago: Chicago University Press.
- Uller, T. (2014). Evolutionary perspectives on transgenerational epigenetics. En T. Tollefsbol (Ed.), *Transgenerational epigenetics* (pp. 175-185). Amsterdam: Elsevier.
- Waddington, C. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7(2), 118-126. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1953.tb00070>
- Waddington, C. (1961). *The nature of life*. London: Allen & Unwin.
- West-Eberhard, M. (1992). Adaptation: current usages. En E. Fox-Kelle; & E. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 13-18). Cambridge: Harvard University Press.
- West-Eberhard, M. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- West-Eberhard, M. (2007). Dancing with DNA and flirting with the ghost of Lamarck. *Biology & Philosophy*, 22, 439-451. <https://doi.org/10.1007/s10539-006-9034-x>
- West-Eberhard, M. (2021) A perspective on plasticity. Foreword to D. Pfenning (Ed.), *Phenotypic plasticity and evolution* (pp. ix-xx). Taylor & Francis: Boca Raton.