



EL CALEIDOSCOPIO DE DARWIN

LOS INVARIANTES SELECTIVOS COMO ARTICULADORES CAUSALES DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

Gustavo CAPONI

ABSTRACT: A typical causal theory is composed of three kinds of laws: zero-force laws, consequence laws, and source laws. The Theory of Natural Selection is not without laws of the first two classes, but its causal content is not necessarily expressed in laws. That content depends, mainly but not exclusively, on the proliferation of local causal invariants, often ephemeral, whose fulfillment is set for each selective pressure that is detected and analyzed. The nature of these selective invariants may be understood in light of a non-nomological conception of causation: the experimental notion of causality.

KEYWORDS: Causality; Causal explanation; Causal invariants; Evolution; Natural selection.

PRESENTACIÓN

Según Elliott Sober (1984, p.50) permite entrever: una teoría causal se compondría de tres tipos de leyes: 1) *Leyes de fuerza cero* que definen cómo se comportan los sistemas en estudio en la ausencia de cualquier fuerza actuante; 2) *Leyes consecuenciales* que indican cómo se comportan esos sistemas cuando son afectados por una fuerza; y 3) *Leyes causales* que explican cómo se generan esas fuerzas. La Primera Ley de Newton –

el Principio de Inercia – sería el *ejemplo en jefe* del primer tipo de leyes. Mientras tanto, la Segunda Ley de Newton ($f = m.a$) – esa que establece que el cambio de movimiento es proporcional a la fuerza aplicada y ocurre en el sentido en el que esa fuerza actúa – sería una ley consecuencial, que nada informa sobre las condiciones físicas que deben cumplirse para la ocurrencia de fuerzas capaces de producir los cambios aludidos. Ya la Ley de Gravitación y el Principio de Arquímedes serían ejemplos del tercer tipo: expresan cómo se generan dos fuerzas, la gravitación y el empuje, que son capaces de promover cambios. Por eso las consideramos leyes causales.

La particularidad de la Teoría de la Selección Natural, que siempre inquietó a los filósofos de la ciencia, no estaría, otra vez según Sober, en la carencia de cualquiera de esas tres categorías de enunciados nómicos; sino más bien en la sobreabundancia de leyes causales que ella permite, y precisa, generar para operar. El Principio de Hardy-Weinberg, que muchas veces ha sido considerado como el *principio de inercia* de la Teoría de la Selección Natural¹, sería un buen ejemplo de *ley de fuerza-cero*; y las fórmulas de la Genética de Poblaciones serían típicas leyes consecuenciales. Por ese lado, pretende Sober, no habría mayores diferencias entre la Física y la Biología Evolucionaria. Pero, mientras “las leyes causales de la teoría física tienen la belleza austera de un paisaje desierto”, en lo que atañe a eso: “la teoría de la selección natural exhibe el follaje exuberante de una selva tropical” (Sober, 1984, pp.50-1).

“En el presente” – dice incluso Sober (1983, p.51) – “la teoría de la evolución ofrece una multiplicidad de modelos que sugieren miles de avenidas por las cuales la morfología, la fisiología y la conducta de los organismos puede relacionarse con el ambiente de manera a poner en movimiento un proceso selectivo”; y sería esa multiplicidad indefinida y en perpetua ampliación de leyes (o modelos) causales de aplicación limitada y casuística, la que nos habría llevado a pensar que ese saber nomológico-causal no sólo estaba ausente, sino que tampoco era posible en la Biología Evolucionaria. La imagen de ciencia predominantemente idiográfica que ésta proyectaría se debería, entonces, a esa exuberancia de leyes o modelos causales, *de bajo rango*, con la que debemos operar para poder explicar, sobre todo, la multiplicidad de variadas presiones selectivas a las pueden quedar sometidos los diferentes linajes de seres vivos.

Creo, sin embargo, que esa situación a la que alude Sober, puede ser mejor caracterizada y entendida, si, en lugar de pensar en leyes causales de alcance puntual y limitado, pensamos en esos *invariantes causales* que Woodward (2003, p.240) destaca como el verdadero *punto arquimédico* de la causalidad (Woodward, 2001, p.4). La idea de una miríada de leyes, de aplicación no sólo restricta y local, sino también ajenas a

¹ Así lo han hecho: Ruse (1979, p.45; 1989, p.30); Sober (1984, p.32); David & Samadi (2000, p.25); y Elgin (2006, p.124); y Stephens (2010, p.718).

cualquier principio general que indique en qué casos procede la aplicación de cada una de ellas, parece ir en contra de ese carácter universal que le atribuimos a los enunciados nómicos. Pero, los invariantes causales a los que Woodward (2001, p.5) alude, no precisan de esa universalidad, ni tampoco de ese poder unificador o sistematizador atribuido a las leyes². Dichos invariantes pueden ser de aplicación más o menos local, más o menos limitada, de cumplimiento efímero o permanente; y, no obstante eso, operar como articulación y fundamento de las explicaciones causales en las que son utilizados (Woodward, 2003, p.240).

Así, en lugar de pensar que toda teoría causal precisa, necesariamente, de los tres tipos de leyes apuntados por Sober, podemos considerar que hay teorías, como la Teoría de la Selección Natural pero quizá también como la Teoría de la Opción Racional (cf. Elster, 1993, p.16), cuyo contenido causal depende, principalmente - aunque no excluyentemente - de la proliferación de invariantes locales, y muchas veces efímeros, cuyo cumplimiento se establece en y para el caso individual; aun cuando se los pueda reunir en *clases de semejanza*, no sistematizables, que permitan trazar analogías entre diferentes situaciones. He ahí lo que llamaré ‘invariantes selectivos’: los invariantes causales que configuran las presiones selectivas y cuya elucidación le da contenido causal a las aplicaciones de la Teoría de la Selección Natural.

§ 1. — TWO TO TANGO

Diferentemente de Rosenberg (1994, p.120; 2006, p.34), Sober (1997, S462) nunca aceptó que la sobrevivencia de las propiedades orgánicas resultantes de la selección natural, fuese un obstáculo definitivo para la formulación de generalizaciones causales que, siendo específicamente biológicas, también exhibiesen una universalidad que permitiese reconocerlas como leyes. Sin negar que esa dificultad existiese, Sober (1984, p.51) siempre sostuvo que esas leyes eran, pese a todo, posibles (Sober, 1993, p.15); y que si los modelos universales habitualmente producidos por la Biología Evolucionaria no tenían una forma apta a satisfacer los criterios tradicionales de nomicidad, eso se debía a las peculiaridades de la estrategia conceptual adoptada por los biólogos: no a una repugnancia a la subsunción nómica que fuese intrínseca a los fenómenos evolutivos (cf. Sober, 1997, S467). Nada en ellos los tornaba inherentemente refractarios a explicaciones causales de carácter nómico; y la mejor prueba de ello Sober (1993, p.17; 2011, p.11)

² En lo que atañe al caso específico de las Ciencias Biológicas, ese papel sistematizador y unificador que los enunciados nómicos desempeñan al interior de las teorías que las contienen, ha sido subrayado por autores como: Brandon (1996, p.51); Lorenzano (2007, p.208); Casanueva (2011, p.188); y Ginnobili (2013, p.91).

siempre la encontró en la explicación de la paridad entre la proporción de sexos propuesta por Ronald Fisher (1930, pp.141-2)³.

Dicha explicación pondría en acto una generalización causal (Sober, 1984, p.58), cuyas características se ajustarían bastante bien a lo que una larga y heteróclita tradición nos ha enseñado a esperar de los enunciados nómicos (Sober, 1993, p.16). Según ese consenso, no del todo homogéneo y siempre un poco vago, una ley científica sería una generalización sin excepciones, o con excepciones previstas por cláusulas *ceteris paribus* bien delimitadas, tal que la misma: (1) pudiese ser formulada como una predicción condicional capaz de *soportar contrafácticos*; (2) no contuviese designaciones de entidades individuales; y (3) estuviese integrada a un marco teórico dentro del cual desempeñase un papel de sistematización y unificación conceptual (cf. Craver, 2002, pp.56-7; Woodward, 2002, pp.38-9).

Esa ley podría ser formulada así: *En la medida en que la oferta de variantes hereditarias lo permita, toda población de organismos diploides estará sometida a una presión selectiva favorable a la generación de mayor descendencia de aquel sexo que sea menos frecuente, o favorable a invertir más recursos en aquel sexo que sea más vulnerable; y dicha presión selectiva será directamente proporcional a esa mayor escasez o vulnerabilidad.* Esa sería la *Ley de Fisher*; y, para examinar sus credenciales de nomicidad, es necesario entender lo que ella pretende decir.

En la formulación que de ella propongo, consigné una cláusula restrictiva que es obvia; pero que si fuese omitida, podría llevarnos a cometer algún error de interpretación. Aludo en esa formulación a la disponibilidad de variantes hereditarias (he ahí la cláusula restrictiva); porque ella es condición *sine qua non* para la existencia de cualquier presión selectiva (Caponi, 2013, p.206). Para esto último no es suficiente con una exigencia funcional a ser atendida, o con una oportunidad o amenaza planteada por el ambiente: para que exista una presión selectiva es necesaria una oferta de formas variantes que permitan un cumplimiento más o menos eficaz de esa exigencia funcional; o que permitan un aprovechamiento, o una respuesta, más o menos eficiente de esas oportunidades, o amenazas, planteadas por el ambiente (Caponi, 2013, p.207). Que algo sea imprescindible o conveniente, no es suficiente para que se configure una presión selectiva en su favor.

Sin embargo, lo que aquí más importa es entender porqué una tendencia hereditaria a producir progenie del sexo menos frecuente, o más vulnerable, será premiada por el éxito reproductivo diferencial. Uno podría pensar, por ejemplo, que para atender el imperativo de producir la mayor cantidad posible de descendientes propios, lo

³ En una primera aproximación a este ejemplo, Sober (1983, p.202) había dicho que ésta no era una explicación causal, pero después - ya en 1984, cuando *The nature of selection* (Sober, 1984, p.52;) - revisó su posición.

más seguro sería tener hijos de aquel sexo que fuese menos vulnerable. Los del sexo vulnerable pueden perecer antes de reproducirse; y eso nos dejaría sin nietos: que es el *gran premio* al que todo lo viviente tozudamente aspira. En términos de éxito darwiniano, no hace diferencia ser muy prolíficos si nuestros hijos son incapaces de reproducirse. Darwinianamente hablando, tener muchas hijas, si ellas mueren antes de la menarquia parece un negocio pésimo; y lo mismo puede decirse de tener muchos hijos, si ellos mueren practicando *deportes de riesgo* antes de la pubertad.

Ese cálculo es, sin embargo, demasiado simplista. Porque, en la medida en que los representantes del sexo vulnerable escaseen, porque nacen pocos de ellos o porque perecen antes de aparearse, eso también va a comprometer el rinde en nietos de los que producen más individuos del sexo fuerte. *Hacen falta dos para el tango*: eso es clave en la reproducción sexuada; y en un mundo donde, por la razón que fuere, un sexo escasea, muchos de los individuos del otro sexo estarán condenados a un celibato que será avaro en nietos para los progenitores que en ellos depositaron sus esperanzas de éxito reproductivo. En ese mundo, además, el sexo escaso y débil, será muy cortejado y procurado; y los pocos de sus representantes que lleguen a reproducirse asegurarán a sus progenitores un rendimiento en nietos que será envidiado por muchos de los que apostaron *a lo seguro*.

Por eso, producir descendencia del sexo escaso, o vulnerable, invirtiendo en su cuidado aun cuando sea mucho más oneroso que cuidar la descendencia del sexo sobreabundante, será el mejor modo de asegurarse una representación hereditaria en las generaciones venideras. Por el contrario: seguir invirtiendo en el sexo fuerte, y abundante, continuará agravando la escasez del otro sexo; y eso dará aún más éxito reproductivo a aquellos que apuesten en la procreación y cuidado del sexo minoritario. En una generación de machos débiles y escasos, los pocos que lleguen a aparearse, dejando descendencia, rendirán muchos más nietos a sus progenitores que aquellos que podrían rendirles muchas hijas que mueran después de una larga y segura soltería. Y lo mismo vale en el caso contrario.

Pero, si esa tendencia a producir machos está hereditariamente cableada, los descendientes de ese puñado de privilegiados, seguirán produciendo más descendencia de su propio sexo; y después de unas generaciones el problema podría llegar a invertirse. Las hembras comenzarían a escasear; y, en esas circunstancias, cualquier tendencia hereditaria a producir más de ellas sería premiada por el éxito reproductivo, hasta que la situación vuelva a invertirse. Es esperable, entonces, que la proporción entre sexos al interior de cualquier población oscile alrededor de un punto de equilibrio. Mientras la oferta de variantes hereditaria lo permita, cualquier tendencia a producir más prole de uno de los dos sexos será inmediatamente contrabalanceada por una presión selectiva

que fomente lo contrario. Presión, ésa, que será tan intensa cuanto lo sea la sobreoferta del sexo mayoritario.

Lo único que podría romper esa oscilación sería una eventual fuga hacia la partenogénesis: en un mundo de machos muy escasos y muy caros, puede ser útil prescindir de ellos. Pero esa posibilidad no parece estar abierta para la mayor parte de las especies de reproducción sexuada; y la misma puede ser excluida por una cláusula *ceteris paribus* bien delimitada. La *ley de Fisher*, en este sentido, no sería muy diferente de la *ley de Snell*, que solamente se cumple en medios isotrópicos (Cartwright, 1983, p.47); o del propio *Principio de Gravitación*, cuyo cumplimiento estricto se limita a cuerpos no cargados de electricidad (Cartwright, 1983, p.57). “Organismos de reproducción sexuada a los que les está vedada la partenogénesis” no es menos una clase natural que “medios isotrópicos”, o que “cuerpos no cargados de electricidad”; e incorporar ese tipo de recortes en el alcance de una ley no menoscaba el carácter estricto de su universalidad.

No creo, por otra parte, que la condición evolutivamente contingente de la reproducción sexuada pueda ser citada como evidencia contraria al carácter nómico de ese enunciado. En un mundo de bacterias, la *ley de Fisher* no se aplicaría, claro. Pero, en ese sentido, tampoco se aplicaría el Principio de Arquímedes en un mundo sin fluidos. Por lo demás, la propia naturaleza condicional de los enunciados nómicos integra perfectamente esas restricciones. El Principio de Arquímedes no dice que existan fluidos; dice que si, dentro de un campo gravitacional, existiese al menos una masa de fluido, y dentro de ella hubiese aunque sea un cuerpo, éste padecería un empuje cuya intensidad resultaría de su propio volumen y de la densidad del fluido en el que esté inmerso. La *ley de Fisher*, por su parte, dice que si existiesen organismos de reproducción sexuada, cualquier desequilibrio en la proporción de los sexos que ocurriese en una población de ese tipo de seres vivos, se vería contrabalanceada por una presión selectiva favorable a la proliferación del sexo menos frecuente.

Pero las analogías no terminan ahí. De la misma forma en que el Principio de Arquímedes dice cuáles son las variables que intervienen en la generación del empuje, y cómo ellas determinan su intensidad, la *ley de Fisher* dice cuál es la variable que interviene en la generación de una presión selectiva favorable al incremento de la frecuencia de un sexo y de qué depende la intensidad de esa presión. El Principio de Arquímedes establece que el empuje es función directa del volumen del cuerpo y de la densidad del líquido; y la *ley de Fisher* dice que esa presión selectiva favorable a un sexo es función directa de la mayor frecuencia relativa del otro sexo. Así, de la misma forma en que se puede disminuir o aumentar el empuje disminuyendo o aumentando el volumen del cuerpo, o la densidad del líquido, se puede graduar la presión selectiva favorable a un sexo, manipulando la frecuencia del sexo opuesto.

En una población experimental de moscas, se puede aumentar la presión selectiva favorable a las hembras, introduciendo más machos desde afuera; o se puede disminuir esa presión introduciendo en la jaula a un escarabajo genéticamente modificado que prefiera comer larvas de macho dejando intactas a las larvas de hembra. Es decir: del mismo modo en que el Principio de Arquímedes explica cómo se genera el empuje, la *ley de Fisher* explica cómo se genera un tipo peculiar de presión selectiva que sólo puede darse en organismos de reproducción sexuada; y por eso puede afirmarse que, en ambos casos, estamos ante leyes causales. Diferentemente de lo que ocurre con las *leyes consecuenciales* que abundan en la Genética de Poblaciones (Sober: 1984, pp.58-9; 1993, pp.20-1), esta *ley de Fisher* no sólo define con precisión una situación en la que siempre se generará un tipo particular de presión selectiva que redundará en la mayor aptitud de un cierto estado de carácter, sino que, además, ella enseña a graduar esa fuerza.

Por otra parte, el hecho de que la *Ley de Fisher* pueda ser directamente deducida de la Teoría de la Selección Natural, con sólo agregar la suposición de que existan seres de reproducción sexuada, nos habla de su férreo encuadramiento dentro de esa teoría; y la cantidad de instancias que ella modela – que creo se extendería a seres *n*-sexuales – nos indica su capacidad de integración y unificación conceptual. Pero si es verdad que todo esto obliga a reconocer que este incidente del pleito fue ganado por Sober – estamos, por fin, ante una ley causal de la Teoría de la Selección Natural –; también creo que su carta triunfal, la propia *ley de Fisher*, nos pone ante la evidencia de lo difícil que sería pensar en una Biología Evolucionaria cuyo contenido causal se estructurase prioritariamente en base a leyes como ésa. Sober apuntó lo que sólo puede ser una excepción: quizá no la única, pero una excepción al fin.

§ 2. — LA GOLONDRINA DE FISHER

Para entender por qué eso es así, se puede comparar la *ley de Fisher* con esta otra generalización: *En la medida en que la oferta de variantes hereditarias lo permita, toda población de organismos está sometida a presiones selectivas tendientes a optimizar la capacidad de explotar los recursos imprescindibles para el éxito reproductivo de esos organismos, que son directamente proporcionales a la escasez de dichos recursos.* La *ley de Fisher* podría ser pensada como un caso particular, o un corolario, suyo. Más aún: hasta cabría considerar que esa *ley mayor* serviría como molde para construir otras explicaciones causales, tan sólidas como la explicación del equilibrio entre sexos, pero referidas a recursos escasos e imprescindibles distintos de los *partenaires* necesarios para la reproducción sexuada. Con todo, si miramos esa generalización mayor con mayor detenimiento, veremos que sus diferencias con la *ley de Fisher* son significativas.

La más obvia, aunque no la más importante, tiene que ver con uno de los principios fundamentales de la Teoría de la Selección Natural: el Principio de

Divergencia (Darwin, 1859, p.111). Explotar de un modo más eficiente recursos imprescindibles que escasean, es, a primera vista, un imperativo irrecusable para todo ser vivo. Pero el Principio de Divergencia nos enseña que uno de los movimientos evolutivos más típicos ante la escasez de un recurso imprescindible, es morigerar su importancia. En lugar de perseverar en una puja, que sólo puede agravar la escasez, algunas variantes surgidas en la población sometida a esa competencia, pueden desarrollar capacidades que permitan disminuir su dependencia del recurso por el que todos bregan; pasando a substituirlo, parcial o totalmente, por otro recurso más abundante. Que la Teoría de la Selección Natural pueda explicar la *cladogénesis*, no sólo la *anagénesis*, depende, justamente, de la posibilidad de esas divergencias (cf. Caponi, 2011, p.49).

Se dirá que eso no implica ninguna dificultad genuina. La fuga hacia la partenogénesis sería una de esas divergencias; y ella fue contemplada como una simple cláusula *ceteris paribus* que delimitaría las condiciones de aplicación de la *ley de Fisher*. Del mismo modo, se podría pensar, la ley sobre las presiones selectivas relativas a recursos escasos e imprescindibles, podría formularse como una *ley ceteris paribus* cuya vigencia se limitase a los casos en que la divergencia es imposible. Pero, no creo que ésa sea una salida aceptable. La partenogénesis es un recurso puntual, posible pero no demasiado frecuente, en los organismos de reproducción sexuada; y estos constituyen el universo de aplicación de *ley de Fisher*. En cambio, la otra ley – la ley de los recursos imprescindibles – pretende aplicarse a todos los linajes de seres vivos; y condicionar su aplicación a una cláusula que excluya la divergencia como respuesta a la escasez de los recursos imprescindibles, es como querer transformar una anomalía en ley. La posibilidad de divergir es la regla; y es un principio fundamental de la evolución de todos los linajes de seres vivos.

Aunque es de suponer que las presiones selectivas tendientes a la optimización en la explotación de recursos imprescindibles, pero escasos, existan, y en algunos momentos sean muy intensas, el Principio de Divergencia nos enseña que ellas pueden siempre anularse por el desarrollo de estrategias adaptativas que permitan la substitución parcial o total de esos recursos. No todo depredador está condenado a devenir un depredador más eficiente o perecer: a veces los sórdidos placeres de la carroña pueden darle una salida alternativa. Lo esperable, incluso, es que ese tipo de *dribbling*, o de renuncia, ocurra. Por eso no parece razonable pensar que exista una ley que diga que, en la medida en que la oferta de variantes hereditarias lo permita, toda población estará sometida a presiones selectivas tendientes a optimizar la explotación más eficiente de los recursos que sean imprescindibles para el linaje afectado. Porque lo que habría que decir es que, dada esa escasez, o bien surgirán esas presiones selectivas tendientes a optimizar su explotación, o bien surgirán presiones selectivas tendientes a la divergencia.

Que es como proponer esta ley: *En la medida en que la oferta de variantes hereditarias lo permita, toda población de organismos está sometida a presiones selectivas tendientes, o bien a optimizar la capacidad de explotar los recursos indispensables para el éxito reproductivo de esos organismos, o bien a morigerar o anular esa imprescindibilidad.* He ahí una de esas leyes que dicen que, dadas ciertas condiciones, u ocurre una cosa, u ocurre todo lo contrario; y he ahí, además, una razón para no esperar la proliferación de leyes como la de Fisher. Los recursos escasos e imprescindibles pueden promover carreras de armas o divergencias: pueden promover presiones selectivas de tipos muy diferentes.

La constatación de que en una población de conejos, las hembras se están volviendo escasas, conduce (*vía ley de Fisher*) a inferir la configuración de una presión selectiva favorable a la procreación de machos. Pero, la constatación de que el suministro de zanahorias está comenzando a ser insuficiente para sostener a esa misma población, no tiene porqué llevarnos a inferir que, necesariamente, allí habrá de configurarse una presión selectiva tendiente a una explotación más eficiente de dicho recurso. Esa escasez, dependiendo entre otras cosas de la oferta de variantes que se dé en la población, puede generar una presión selectiva favorable a un mayor aprovechamiento de un recurso hasta ahora poco explotado; y dicha presión podrá afectar a toda la población, o sólo a un linaje dentro de ella. De la misma forma en que la escasez de presas no necesariamente redundan en depredadores más eficientes, la escasez de un forraje no necesariamente redundan en un forrajeo más intenso y eficiente. Si las zanahorias escasean demasiado, es mejor empezar a comer otra cosa.

Pero los conejos pueden enseñarnos algo más importante todavía sobre las peculiaridades de la *ley de Fisher*; y sobre lo improbable de encontrar muchos análogos de ella. La sobreoferta de un sexo es un problema que, excluyendo el desvío hacia la partenogénesis, sólo puede resolverse por un incremento en la oferta del otro sexo. La falta de zanahorias, en cambio y como yo lo estamos viendo, puede resolverse de muchas formas, dependiendo de las muy diferentes combinaciones que puedan darse entre factores ambientales y ofertas de variantes. A la falta de zanahorias puede responderse comiendo zapallos, mandiocas, o lo que fuere. Pero el problema también puede resolverse comiendo menos zanahorias, es decir: o pariendo camadas menos numerosas; o espaciando más las temporadas de apareamiento; o engendrando crías menores. Sin contar la reducción del tamaño de los propios adultos. Salvando cosas como la falta de hembras que sólo puede compensarse con machos, o como la falta de machos que sólo puede compensarse con hembras, existen siempre modos diferentes de responder a los desafíos de la lucha por la existencia; y eso va en contra de la proliferación de leyes como la Fisher.

La *ley de Fisher*, además, tiene otro elemento que es fundamental para su estructura legaliforme: la proporcionalidad constante, directa y obvia, que puede establecerse entre la escasez, o la vulnerabilidad, de uno de los sexos y la intensidad de la presión selectiva favorable a su procreación o a la mayor inversión de recursos en su crianza. Si comparamos dos poblaciones de conejos que se desarrollan en condiciones ecológicas diferentes pero que presentan el mismo índice de sobreoferta de machos, inferiremos que ambas poblaciones están sometidas a presiones selectivas de la misma intensidad, favorables ambas a la procreación de hembras. En cambio, si nos informan que las dos poblaciones están sometidas a una caída brusca, de la misma magnitud, en la disponibilidad de *kilo-zanahoria per capita*, sin contar con mayores datos, no podremos decir que ambas poblaciones están sometidas a presiones selectivas análogas, y de la misma magnitud, derivadas de ese índice de escasez.

Ese ejemplo, además, también nos sirve para terminar de entender lo que veníamos diciendo sobre la imprevisibilidad de la mayor parte de las presiones selectivas: aun suponiendo que la oferta de variantes fuese idéntica en ambas poblaciones de conejos, la naturaleza y la intensidad de las presiones selectivas resultantes de la falta de zanahorias dependerá de otros muchos factores a ser determinados en virtud de un estudio de las condiciones ecológicas en las que cada población se desarrolla. Y ni siquiera existe un principio o regla que estipule cuáles podrían ser esos factores a ser considerados: la propia relevancia de los factores ecológicos involucrados en la configuración de las presiones selectivas que habrán de actuar sobre una y otra población también deberá ser determinada casuísticamente. Siempre estamos ante lo mismo: cuando los machos sobreabundan, lo indefectiblemente premiado es la procreación de hembras; pero cuando faltan las zanahorias, las respuestas pueden ser muchas y darse en muy diferentes combinaciones. El sexo es un recurso demasiado especial como para ser erigido en paradigma.

Si Sober quería convencernos de que la existencia de la ley de Fisher era una prueba de que podían existir leyes causales de la selección natural, es obvio que lo consiguió. Pero si lo que quería era convencernos de que esas leyes fuesen el elemento articulador, aunque en general tácito, de todas las explicaciones seleccionales, creo que lo que consiguió fue lo contrario. La excepcionalidad de *ley de Fisher*, la relación constante que existe entre la sobreoferta de un sexo y el éxito reproductivo diferencial que resulta, en ese caso, de la procreación de individuos del sexo sub-ofertado, es tan directa, simple y lineal, que muy difícilmente pueda cumplirse en la mayor parte de las múltiples presiones selectivas que pueden afectar a los diferentes linajes de seres vivos. Por el contrario: Sober parece habernos dado un buen ejemplo para entender por qué es tan difícil llegar a dar con *source laws* sobre cómo se genera la *fitness*, en el sentido de actitud ecológica; aunque sí contemos con *consequence laws* que nos permiten sopesar y proyectar los

efectos de esa actitud ecológica, una vez que ella ya se manifestó como *fitness* en el sentido de éxito reproductivo diferencial (cf. Ginnobili, 2013, pp.84-5).

Lo cierto, sin embargo, es que eso constituye una dificultad sólo en la medida en que aceptemos la concepción nómica de la explicación causal a la que nos lleva el modelo nomológico-deductivo de explicación: si toda explicación debe estar articulada por una ley, entonces toda explicación causal debe estar fundada en una ley causal (Woodward, 2003, p.239; Diéguez, 2013, p.44). Pero, si deseamos esa tesis y aceptamos la *concepción experimental de la causación*, la dificultad se disuelve. Esta última concepción, conforme dije al inicio, nos muestra que las imputaciones y explicaciones causales no precisan estar siempre fundadas en enunciados nómicos (Woodward: 2001, p.6; 2010, p.292). Ellas sí precisan, en cambio, estar articuladas por invariantes causales; y las leyes causales son sólo un tipo muy particular de invariante. Por eso, para reconocer el estatuto causal de las explicaciones seleccionales, tenemos que entender la naturaleza de los invariantes causales a las que ellas apelan: los invariantes selectivos. La *ley de Fisher* sería, entonces, un ejemplo anómalo de esos invariantes: uno cuya universalidad le confiere dignidades de nomicidad.

§ 3. — LA CONCEPCIÓN EXPERIMENTAL DE LA CAUSALIDAD

“La característica distintiva de las explicaciones causales”, afirma James Woodward (2003, p.6), es que ellas “ofrecen información potencialmente relevante para la manipulación y el control: ellas nos dicen cómo, estando nosotros en condiciones de alterar el valor de una o más variables, podríamos modificar el valor de otras” (cf. Losee, 2011, p.149). Eso lo ilustran las explicaciones en las que recurrimos al Principio de Arquímedes para dar cuenta del empuje que padece un cuerpo inmerso en un líquido: esas explicaciones nos dicen cómo es que podemos modificar esa fuerza, ora alterando el volumen del cuerpo, ora alterando la densidad del líquido. Pero eso también se cumple cuando nuestras explicaciones aluden a fenómenos que de hecho escapan a toda posibilidad de manipulación (Woodward, 2009, p.235). Tal como ocurre cuando citamos una erupción del Vesubio para explicar la destrucción de Pompeya.

“La erupción de un volcán y la destrucción de una ciudad”, conforme decía Von Wright (1980, p.94), “son dos eventos sumamente complejos”; y “en cada uno de ellos cabe discernir diversos acontecimientos o fases, y distintas conexiones causales entre ellos”. Siendo esas conexiones causales particulares las que satisfacen, cada una de ellas separadamente, la concepción experimental de la causación. Tal “el caso de una piedra que, al caer, alcanza a un hombre en la cabeza y lo mata”; o incluso el derrumbe del “techo de una casa bajo un determinado peso” (Von Wright, 1980, p.94). Y también la circunstancia de “que un hombre no pueda tolerar el calor por encima de una

temperatura en particular” (Von Wright, 1980, p.94). “En todos esos casos”, señalaba Von Wright (1980, p.94), “tienen lugar relaciones causales que nos resultan familiares por experiencia y en las que el factor-causa satisface típicamente el requisito de ser manipulable”.

Fue justamente la satisfacción de ese requisito, por parte de su teoría, que Darwin (1859, p.20) se esmeró en subrayar, aludiendo a la práctica de la selección artificial, para así convalidar el recurso a la selección natural como *vera causa* de la diversificación de las formas orgánicas (cf. Guillaumin, 2009, p.183). Lo que la naturaleza había hecho con los pinzones de Galápagos era solamente una acentuación de lo que los criadores habían hecho con las palomas domésticas (Largent, 2009, p.24); y ahí hay más metonimia que analogía: la selección artificial no es un fenómeno análogo a la selección natural, ella es un tipo de selección natural (Brandon, 1996, p.19; Ginnobili, 2011, p.76). Y ella tampoco es el único modo por el cual la selección natural se deja ver como un proceso manipulable. Muchos de los experimentos desarrollados con los *demómetros* de la Genética de Poblaciones, también suponen la producción y el control de presiones selectivas (Caponi, 2003, p.81). Esto, además, es todavía más claro en el campo de la actual *evolución experimental* (cf. Rose & Garland, 2009; Futuyma & Bennett, 2009); que puede ser desarrollada en laboratorio o en campo (cf. Irschik & Reznik, 2009).

Podemos estar seguros, en este sentido, de que la selección natural es un fenómeno mucho menos inasible de lo que podría pensarse. Yo diría, inclusive, que ella se parece más con factores concretos, cuyos efectos son notorios pero cuyo accionar suele ser imperceptible – como es el caso de la erosión –, de lo que se parece con factores más ‘abstractos’, aunque más fácilmente registrables, como sería el caso de la gravitación. Pese a que no hay instrumentos tan simples como una balanza para medirla, la selección está *más a mano* de lo que a primera vista podría creerse. No será por ese lado que encontraremos algún obstáculo que nos impida pensarla en función de la concepción experimental de la causación; y para entender esta última concepción – o mejor: para sacarla de la esfera de nuestro saber pre-teórico, que es donde ella anida, y traerla a la esfera de las tesis filosóficas, explícitamente formuladas –, podemos comenzar con un ejemplo que no será el de las bolas de billar, que tantos servicios le ha prestado a los seguidores de Hume.

Imaginemos que en lugar de estar presenciando una partida de billar estamos manipulando una vieja radio que ya pasó por muchos y muy descuidados arreglos. Uno de los cuales, incluso, resultó en un reposicionamiento del control del volumen cuya ocurrencia inicialmente nosotros ignoramos; siendo que como resultado de esa modificación, dicho potenciómetro ahora opera de modo contrario al habitual. En esa radio miserable, para aumentar el volumen es necesario mover el botón en sentido anti-horario. Por eso nos desconcertamos cuando, al intentar subir el volumen moviendo el

control en sentido horario, obtenemos el resultado contrario. Eso, incluso, nos deja momentáneamente con la sensación de haber movido el dial. Los dos únicos controles de ese viejo aparato son del mismo tamaño y ya no cuentan con ninguna indicación sobre función. Con nuestro movimiento, pensamos por un instante, podríamos estar alejando al dial del punto de sintonía; y no subiendo el volumen, que era lo que habíamos querido hacer.

Más aún: esa impresión hasta llega a reforzarse porque, al mover el botón en sentido anti-horario - es decir: en el sentido en el que habitualmente el volumen disminuiría si ese fuese su control - la intensidad del sonido vuelve a subir. Podríamos muy bien estar resintonizando la señal de la cual habíamos comenzado a apartarnos. Pero esa idea, que apenas se nos pasa por la cabeza, se esfuma rápidamente, porque la relación entre el volumen y el movimiento de ese control no sigue la pauta que debería esperarse de un dial: cuanto más amplio es nuestro movimiento en sentido anti-horario, más alto es el volumen. La sintonía, en cambio, permanece constante, aunque ese movimiento llegue hasta el extremo máximo al que dicho control puede llegar si movido en sentido anti-horario. Una sintonía, no lo olvidemos, tiene un punto óptimo, del cual nos apartaríamos fuese cual fuere la dirección en la que el dial es movido.

Por otro lado, la relación entre el volumen y los movimientos del control que manipulamos, es regular: prácticamente constante. Salvo la perturbación que puede producir un cambio en la posición del aparato, y fuera del efecto ocasionado por una u otra interferencia, siempre que movemos ese control en sentido anti-horario, el volumen aumenta, disminuyendo gradualmente hasta el silencio, cuando el movimiento es en sentido horario. Más aún: la relación entre ese movimiento y el nivel del volumen guarda una proporción que también es bastante regular. Cuanto más amplio y más rápido es el movimiento del potenciómetro, en un sentido o en otro, mayor y más brusca es la alteración del volumen. En cambio, si el movimiento es lento, esa alteración sonora también ocurrirá lentamente; y es ahí, cuando establecemos esa correlación (hasta donde pudimos ver) invariante entre nuestras manipulaciones de ese botón y el *out-put* sonoro, que nuestras dudas desaparecen. Ese botón, concluimos suspirando, sólo puede ser un control de volumen que, por alguna razón desconocida, funciona de modo opuesto al habitual.

Llegamos así a una noción que es crucial para la concepción experimental de la causación: aludo a eso que Woodward (2003, pp.14-5) llama 'invariancia' o 'invariante' (cf. Psillos, 2002, pp.182-3). Los estados de una variable sólo pueden ser controlados por intermedio de la manipulación de los estados de otra variable, que sea realmente distinta de la primera, si entre esos estados existe una asociación constante tal que se pueda prever la modificación que ocurrirá en la variable controlada en virtud de nuestro conocimiento de la modificación que introduciremos en la variable de control (cf.

Woodward, 2010, pp.291-2). Es decir: nos permitimos afirmar que existe una relación causal entre un cambio ocurrido en una variable X y un cambio ocurrido en otra variable Y , solamente bajo la hipótesis de la existencia de una relación virtual, latente, pero mínimamente constante, entre los cambios y estados de X y los cambios y los estados de Y (Woodward, 2003, pp.15-7). Siendo a esa relación que Woodward (2003, p.16) llama ‘invariancia’ o ‘invariante’.

Cuando manipulábamos la castigada radio de nuestro ejemplo, el descubrimiento de que aquél potenciómetro, pese a su comportamiento inicialmente desconcertante, era el control del volumen, y que el nivel de éste dependía de las posiciones de aquél, coincidió, lógica y psicológicamente, con el establecimiento del siguiente invariante: *si movemos este control en sentido anti-horario, el volumen aumenta, y si lo movemos en sentido horario, el volumen disminuye*. En el funcionamiento de ese menesteroso aparato, dicha anomalía era una regla, una constante; y era esa constante, que no deja de ser una regularidad específica del comportamiento de esa radio, que daba soporte a la certeza de que los cambios de volumen eran producidos por nuestras manipulaciones de ese control. “Las regularidades invariantes”, conforme dice Jani Raerinne (2013, p.847), “describen relaciones de dependencia que pueden ser usadas para manipular cosas. Una regularidad invariante describe que pasaría con el valor de una variable presente en una regularidad o relación, si el valor de una o más variables fuese alterado por intervención o manipulación”.

Las leyes causales como el Principio de Arquímedes, ya lo dije, son, claro, invariantes: son un tipo de invariantes. Es decir: “en lugar de pensar todas las generalizaciones causales como siendo leyes”, debemos entender a “las leyes como siendo solamente un tipo de generalización invariante” (Woodward, 2003, p.17). Eso puede ser así porque la noción de invariante no está necesariamente vinculada a la de universalidad (cf. Diéguez, 2012, p.159). Las regularidades invariantes pueden ser de validez puramente local (Woodward, 2003, p.17). Pueden estar referidas, incluso, a un único caso; como en el ejemplo de nuestra radio. Ahí nuestras imputaciones causales no se basaron, ni siquiera, en la presuposición de que en todas las radios en las que el potenciómetro del volumen estuviese posicionado de una determinada forma, la intensidad del sonido aumentaría si dicho control fuese movido en sentido anti-horario. Lejos de eso, nuestras explicaciones causales de las sucesivas alteraciones del volumen, se basaron en un invariante referido sólo a ese aparato: en él, el volumen aumentaba si el control respectivo era movido en sentido anti-horario y decrecía si el movimiento ocurría en el sentido opuesto. Hasta donde queríamos saber, eso nos bastaba.

Los estados de cosas conectados por un invariante causal no tienen por qué ser comprendidos como ejemplos de clases naturales: ellas pueden ser designados por nombres propios o por descripciones definidas (Raerinne, 2013, p.847). No es necesario,

además, que esos invariantes tengan algún grado significativo de integración teórica (Woodward, 2003, p.17), *ascendente* o *descendente*: no es imprescindible que se deduzcan de un cuerpo mayor de teoría, aunque en muchos casos eso sea un objetivo cognitivo pertinente; ni tampoco tenemos que esperar que cumplan algún papel integrador o sistematizador dentro de un marco conceptual determinado. Esto último, al igual que la universalidad, es algo que exigimos de las leyes, incluso de las que no son causales; pero no tenemos por qué exigirlo de toda generalización causal. Éstas pueden valer para un único sistema y solamente durante el lapso de tiempo en el que ese sistema presente la configuración que lo hace comportar de una determinada manera.

Se puede pensar, así, en un amplio espectro de invariantes causales que iría de aquellos más restrictos, que se aplican a un sistema particular e, inclusive ahí, solamente en algunas circunstancias, hasta los más generales y de aplicación más universal; que son los que llamamos *leyes causales*. Las cláusulas *ceteris paribus* que definen la aplicación de dichas leyes podrán ser, a su vez, más o menos restrictivas; y de eso dependerá la ubicación de las leyes que las incluyan en los rangos superiores del espectro de universalidad (Woodward, 2003, p.242). Cerca del primer extremo estaría el olvidable invariante de nuestra radio; y cerca del otro extremo estaría el glorioso Principio de Arquímedes. Aunque, importa subrayarlo, esa universalidad no dependa sólo de la extensión de la clase de objetos a la que ella se aplica; sino también de la variedad de circunstancias en la que ella se cumple (Woodward, 2003, p.257).

La relación entre, por un lado, el volumen de un cuerpo y la densidad del líquido en el cual él está inmerso, y, por otro lado, el empuje que dicho cuerpo padece, es más constante y estable que la relación entre los movimientos de un potenciómetro en una radio y sus cambios de volumen sonoro. Si la entrada de energía en la radio está decreciendo, podrán ocurrir disminuciones de volumen totalmente independientes de las posiciones de ese potenciómetro; y si la señal captada es irregular ocurrirán oscilaciones de volumen cuya intensidad tampoco podrán explicarse por dichas posiciones. Ni qué hablar, por otra parte, de todos los desperfectos internos al circuito de la radio que pueden perturbar su funcionamiento, conspirando contra el cumplimiento de nuestro humilde invariante. Éste es definitivamente menos estable, menos confiable, que el Principio de Arquímedes. Si el empuje que padece un cuerpo varía porque su volumen o la densidad del líquido cambian, ese cambio siempre ocurrirá conforme esa ley de la Hidrostática lo establece.

Las leyes físicas que podamos usar para explicar el modo en que se conectan los movimientos de un potenciómetro y el nivel del volumen emitido por una radio, serían ciertamente más estables, más profundas y más explicativas, que el invariante '*si el botón negro se mueve en sentido anti-horario el volumen de esta radio aumenta*'. Éste último podría dejar de cumplirse por muchas y muy variadas contingencias; esas leyes, en

cambio, se continuarían cumpliendo aun en esas circunstancias y hasta nos servirían para explicar lo ocurrido. Pero, que esas leyes sean más profundas, más estables, y hasta más explicativas que nuestro módico saber sobre cómo controlar el volumen de una radio, no significa que este último no pueda citarse para explicar causalmente una disminución o un aumento de volumen. Si esto último es lo que ocurre, podré continuar diciendo: ‘*el volumen aumentó porque moví el potenciómetro en el sentido adecuado*’; y podré decirlo, impunemente, aun cuando yo desconozca las leyes que explican esa conexión.

El enfoque experimental de la causalidad, permite entender, en efecto, “como una generalización es capaz de desempeñar una función explicativa aunque eso ocurra solamente dentro de cierto dominio o en un intervalo espaciotemporal limitado, teniendo excepciones fuera de ahí” (Woodward, 2003, p.240). Posibilidad ésa que es crucial para reconocer el carácter causal de las explicaciones que encontramos en *ciencias especiales* como la Biología Evolucionaria o la Economía; pero que no lleva a negar que en Física o en Química existan “generalizaciones que sean legítimamente consideradas como leyes” (Woodward, 2003, p.240). Pero, para entender cómo es que esto se aplica al caso concreto de las explicaciones seleccionales, tenemos que visualizar mejor la naturaleza de esos invariantes selectivos de los que, hasta ahora, sólo hemos individualizado un caso anómalo: la *ley de Fisher*.

§ 4. — UN MOSAICO DE INVARIANTES SELECTIVOS

En *The dappled world*, Nancy Cartwright sugirió la alternativa de pensar al mundo como pautado por un mosaico [*patchwork*] de leyes. Esa sería la posición que ella denominó *pluralismo nomológico metafísico*: “la doctrina según la cual la naturaleza está gobernada, en diferentes dominios, por diferentes sistemas de leyes, no necesariamente relacionados entre sí, de forma no sistemática o uniforme” (Cartwright, 1999, p.31). Ese pluralismo se opondría, entonces, al fundamentalismo: posición que consistiría en pensar al mundo como ordenado por un sistema único de leyes cuya base estaría en unas pocas leyes fundamentales o en una única ley totalizadora. Las tesis de Woodward sobre la causación, por su parte, permiten pensar al mundo como sujeto a un heteróclito mosaico de invariantes causales. La naturaleza estaría gobernada, en diferentes dominios y en diferentes momentos, por distintos invariantes — algunos de ellos de rango nómico — que no obedecen a una ordenación sistemática o uniforme; e, independientemente de lo que pueda decirse a ese respecto cuando se piensa en el mundo físico, creo que en el mundo darwiniano, el mosaico de invariantes parece definitivamente más plausible que el fundamentalismo.

La identificación y el análisis de las presiones selectivas no sigue una pauta uniforme. Una presión selectiva no puede ser pensada como ejemplo, o especificación, de un esquema más general que predefina las variables, y el modo de conjugarse entre ellas, que habrán de articularse en cada ocurrencia de ese tipo de fuerza, definiendo - a su vez - su intensidad. Las presiones selectivas, en ese sentido, son fuerzas totalmente diferentes de los empujes arquimedianos. Cada cuerpo inmerso en un líquido padece un empuje determinado por los estados particulares de variables que siempre son las mismas: volumen de cada cuerpo y densidad de cada líquido. En ese sentido, cualquier empuje efectivamente existente ejemplifica el Principio de Arquímedes; y éste puede pensarse como el fundamento de todos esos ejemplos.

No hay, en cambio, una ley causal general que establezca la conjugación de variables que debe estar presente en la generación de toda y cualquier presión selectiva; y de la cual cada una de ellas sea un ejemplo. Salvando el caso de la ley de Fisher, y alguna otra cosa por el estilo, lo que tenemos son configuraciones ecológicas particulares que, conjugadas con ciertas ofertas de variantes, generan presiones selectivas en las que cuesta adivinar patrones generales estrictos. El propio Principio de Selección Natural, que de algún modo fija la forma de las explicaciones que invoquen esas presiones, no tiene, él mismo y por sí mismo, contenido causal: él no dice cómo se conforman las presiones selectivas: en su condición de ley consecucional, sólo nos dice que dichas presiones resultan en diferencias de éxito reproductivo. El Principio de Selección Natural, puede incluso decirse, es la madre de todas las leyes consecuenciales de la Teoría de la Selección Natural; y de ahí su importancia sistemática. Pero no es una ley causal relativa a la generación de presiones selectivas.

El invariante que regía los cambios de volumen de aquella vieja radio, respondía a una disposición singular de sus piezas; y, de modo análogo, cada presión selectiva particular parece obedecer a una conjugación específica de factores entre los que hemos de contar un repertorio de estados alternativos de un carácter presentes en una población, y una configuración de factores ecológicos tal que los organismos cuyos atributos exhiben uno de esos estados del carácter en cuestión, sean premiados con mayor éxito reproductivo que los organismos que exhiben los otros estados alternativos. Vamos al ejemplo de manual: el melanismo industrial de *Biston betularia*. Debido a las condiciones ecológicas - recordemos a los pájaros predadores y a los árboles manchados de humo de las regiones industrializadas - en las que habitan ciertas poblaciones de esas mariposas, entre las que hay una variante oscura y otra clara, la primera de esas variantes tiende a tener mayor éxito reproductivo. He ahí una situación en la que se insinúa un invariante selectivo razonablemente estable: si se alteran esas condiciones ecológicas, o se observan poblaciones análogas en donde esas condiciones no se dan porque los troncos de los árboles quizá no estén tiznados de hollín; entonces la variante más frecuente será la otra.

Las oscilaciones económicas, por otro lado, pueden servirnos como experimentos gigantes para evaluar con mayor rigor la estabilidad de ese invariante: la quiebra de las industrias de la región acabaría con las emisiones del humo que oscurece la corteza de los árboles, y eso podría redundar en una recuperación de la variante clara; cuya coloración volvería a dificultar su identificación por parte de los predadores. Pero una recuperación en la actividad fabril produciría un nuevo oscurecimiento de los árboles que resultaría en una reversión de esa recuperación en la frecuencia de la variante clara: una reversión que, seguramente, sería directamente proporcional al nivel de recuperación económica. Cuanto mayor el aumento en el precio de los productos producidos por esa industria, menor la frecuencia de la variable clara.

Pero esa caída también podría evitarse, o morigerarse, por la manipulación de otra variable: introduciendo un depredador superior, supongamos una especie de rata trepadora muy prolífica y voraz, que se alimente de los huevos de los pájaros que cazan a esas mariposas, sin ser ellas, las ratas, del gusto de ninguno de sus posibles depredadores en la región. Si hacemos eso, es muy posible que al poco tiempo tengamos una recuperación en la frecuencia de la variante clara de nuestras mariposas, que será directamente proporcional a la caída en la población de los pájaros que las depredan. Ya la introducción de gatos que gusten de esas succulentas ratas, pero no de los pájaros que las alimentan, nos darían una nueva caída en la proporción de las mariposas claras; que quizá podría neutralizarse por la quiebra definitiva de esas industrias contaminantes, y seguramente poco competitivas.

El *control biológico de plagas y malas hierbas* (Samways, 1990), lo sabemos, es una tecnología humana muy difundida y relativamente avanzada. Yo sólo estoy refiriéndome a ella para destacar cómo, por medio de ese control, y en posible conjunción con el control de factores abióticos que también afectan a los seres vivos, es posible manipular y controlar no sólo el crecimiento de ciertas poblaciones, sino también controlar, manipular, revertir o acentuar las presiones selectivas que pueden incidir sobre dichas poblaciones. Lo primero es un control puramente ecológico, pero lo segundo ya es un control de la evolución. Un control de los procesos evolutivos que nos habla de la *estabilidad bajo intervenciones* de la que gozan los invariantes selectivos que la Teoría de la Selección Natural nos lleva a identificar para, con ellos, explicar la generación de las presiones selectivas que citamos como causas de esos procesos.

Dichos invariantes nos permiten incrementar, disminuir, revertir o anular las presiones selectivas que ellos articulan, de una forma que no está muy lejos del control que el Principio de Arquímedes nos permite ejercer sobre la intensidad del empuje que está sufriendo una pelota inmersa en agua. El Principio de Arquímedes nos enseña a modificar ese empuje inflando y desinflando la pelota; o incrementando y disminuyendo la salinidad del agua en la que ella flota. Por su parte, el invariante selectivo sobre el que

se configura una presión selectiva vinculada a la escasez de recursos alimentarios, que hace que en una población experimental de moscas disminuya el metabolismo medio de sus individuos, también nos enseña a recuperar ese nivel medio de metabolismo, aumentando, a lo largo de varias generaciones, la disponibilidad de alimentos; permitiéndonos producir otra disminución de esa tasa metabólica media, al recortar de nuevo el suministro de nutrientes (cf. Gibbs & Gefen, 2009, pp.924-5).

Esas manipulaciones confirman que estamos identificando correctamente cuál es la presión selectiva ahí actuante, justamente porque ellas nos muestran la estabilidad bajo intervenciones del invariante selectivo ahí involucrado: *Dentro de cierto margen, en estas moscas la falta de alimentos fomenta el éxito reproductivo diferencial de las variantes de tasa metabólica inferior a la media*. No es el Principio de Arquímedes, tampoco es la *ley de Fisher*, pero ese invariante causal, pese a su carácter local, puede dar muchos *papers* que informen distintas instancias de la correlación constante que se verifica entre disponibilidad de alimentos e intensidad de la selección en favor de tasas de metabolismo mayores o menores. Es claro, además, que, si están cruzados con datos provenientes de otros experimentos semejantes, las correlaciones apuntadas en esos *papers* pueden servir para elucidar otros patrones, otros invariantes selectivos, más generales.

Es verdad que no siempre tendremos la posibilidad de hacer manipulaciones como éstas: ni como las efectivamente hechas sobre las moscas del ejemplo anterior; ni tampoco como las que imaginamos en el caso de las mariposas. Pero las comparaciones con situaciones análogas observadas en la naturaleza, junto con los propios experimentos, de campo y de laboratorio, siempre servirán para elucidar los invariantes selectivos incrustados en procesos evolutivos demasiado complejos, o demasiado amplios, espacial o temporalmente, como para intervenir en ellos de forma controlada. Lo mismo vale, ciertamente, para el caso de procesos evolutivos generados por conjugaciones de factores que ya no existen: simplemente porque dichas conjugaciones fueron efímeras o porque ocurrieron hace mucho tiempo. Experimentos, comparaciones, y hasta simulaciones de computador, son los recursos disponibles para evaluar la estabilidad de los supuestos invariantes selectivos que estén siendo invocados para explicar los efectos de una presión selectiva sobre la cual no se puede intervenir (cf. Derek, 2009).

PARA TERMINAR

Aunque esas supuestas leyes causales de la selección que Sterelny y Griffiths (1999, p.254) le atribuyeron a la Ecología no existen, la Teoría de la Selección Natural puede cumplir su cometido explicativo elucidando invariantes selectivos que dan forma y sustento a las imputaciones causales que se formulan cuando se presenta un determinado

estado de carácter como siendo una respuesta a una presión selectiva. Claro que otros factores causales, que la teoría reconoce como corresponsables de los procesos evolutivos – tal el caso de la deriva génica, de los procesos migratorios y de la mutación – obedecerán a invariantes de otro tipo; algunos de los cuales podrán tener, quizá, rango nómico. Pero creo que la concepción experimental de la causación podría extenderse a ese aspecto de la Teoría de la Selección Natural sin demasiadas dificultades; y sin grandes revelaciones. Justificar esa confianza exigiría, empero, ir mucho más allá de los objetivos de este trabajo.

Ahora, en estas últimas líneas, lo que más me importa es subrayar que esos invariantes selectivos a los que ha aludido, no pueden pensarse como conformando un catálogo definido y delimitable de pautas que regirían la conformación de toda y cualquier presión selectiva. La Biología Evolucionaria no podría tener entre sus objetivos el llegar a mostrarnos un paquete, más o menos grande, conteniendo todos esos invariantes selectivos. Ni tampoco podría ofrecernos una tipología sinóptica exhaustiva que los contemple a todos, mostrándonos sus principios generales de constitución. El repertorio de los invariantes selectivos es tan abierto, y de límites tan indefinidos, como son abiertos e indefinidos los múltiples, y siempre divergentes, rumbos de la evolución. Los invariantes selectivos no son una gramática predefinida de la evolución que pauté de antemano sus posibles trayectorias: esos invariantes resultan de los propios derroteros de la evolución.

Ellos son pequeños y polimorfos grumos de invariancia que surgen y se queman en el mismo fuego cuyo apagarse y encenderse, ellos momentáneamente regulan. Pensar en inventario cerrado que los incluya a todos, es tan ilusorio como pretender conocer la carta de ruta de toda la evolución. Sin embargo, pese a esto último, y pese a que tampoco exista una ley (o conjunto de leyes) que nos indique la configuración de variables que debe estar presente en la constitución de toda presión selectiva posible, los naturalistas pueden trabajar identificando los diferentes y heterogéneos fragmentos de un creciente mosaico de invariantes, siempre locales y caducables, que, como el sudario tejido y destejido por Penélope, está en permanente estado de reconfiguración.

En realidad, lo que ahí tenemos se parece menos a un mosaico de invariantes, que a un caleidoscopio borgeano de piezas también cambiantes. Un caleidoscopio cuyas múltiples configuraciones no pueden ser abarcadas desde una perspectiva nomotética; pero aun así es idiográficamente explorable y explorado. Aunque, al decir eso, tengamos que considerar que la propia polaridad nomotético-idiográfico debería ser substituida por una escala paralela a esa gradación que arranca en los invariantes causales más locales y efímeros, para culminar en la magnificencia de las leyes causales más universales.

* * *

Gustavo CAPONI
 Universidad Federal de Santa Catarina
 gustavoandrescaponi@gmail.com

REFERENCIAS

- Brandon, Robert (1996) *Concepts and methods in Evolutionary Biology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Caponi, Gustavo (2003) “Experimentos en Biología Evolutiva: ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan?”, *Episteme*, **16**: 61-97.
- (2011) *La segunda agenda darwiniana*, Centro Lombardo Toledano, México.
- (2013) “El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto”, *Aurora*, **25** (36): 197-216.
- Cartwright, Nancy (1983) *How the Laws of Physics Lie*, Oxford University Press, Oxford.
- (1999) *The Dappled World*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Casanueva, Mario (2011) “A structuralist reconstruction of the mechanism of natural selection in the set theory and graph format” en J. Martínez Contreras & A. Ponce de León, eds., *Darwin’s evolving legacy*, Siglo XXI, México.
- Craver, Carl (2002) “Structure of scientific theories”, en P. Machamer & M. Silberstein, eds., *The Blackwell guide to Philosophy of Science*, Blackwell, Oxford.
- Darwin, Charles (1859) *On the Origin of Species*, London: Murray.
- David, Patrice & Samadi, Sarah (2000) *La Théorie de l’évolution*, Paris: Flammarion.
- Turner, Derek, (2009) “Beyond detective work: empirical testing in Paleontology” en D. Sepkoski & M. Ruse, eds., *The paleobiological revolution*, University of Chicago Press, Chicago.
- Diéguez, Antonio (2012) *La vida bajo escrutinio: una introducción a la Filosofía de la Biología*, Buridán, Málaga.
- (2013) “La función explicativa de los modelos en Biología”, *Contrastes*, suplemento **18**: 41-54.
- Elgin, Mehmet (2006) “There may be strict empirical laws in Biology, after all”, *Biology & Philosophy*, **21**: 119-134.
- Elster, Jon (1993) *Tuercas y tornillos*, tr. de M. Mizraji, Gedisa, Barcelona.
- Fisher, Ronald (1930) *The genetical theory of natural selection*, Clarendon Press, Oxford.
- Futuyma, Douglas & Bennett, Albert (2009) “The importance of experimental studies in Evolutionary Biology”, en T. Garland & M. Rose, eds., *Experimental evolution: concepts, methods, and applications of selection experiments*, University of California Press, Berkeley.
- Gibbs, Allen & Gefen, Eran (2009) “Physiological adaptation in laboratory environments”, en T. Garland & M. Rose, eds., *Experimental evolution: concepts, methods, and applications of selection experiments*, University of California Press, Berkeley.
- Ginnobili, Santiago (2011) “Selección artificial, selección sexual, selección Natural”, *Metatheoria*, **2** (1): 61-78.
- (2013) “Fitness ecológico”, *Contrastes*, suplemento **18**: 83-97.
- Guillaumin, Godfrey (2009) *Raíces metodológicas de la teoría de la evolución de Charles Darwin*, Anthropos, Barcelona.
- Irschik, Duncan & Reznik, David (2009) “Field experiments, introductions, and experimental evolution: a review and practical guide”, en T. Garland & M. Rose, eds., *Experimental evolution: concepts, methods, and applications of selection experiments*, University of California Press, Berkeley.

- Largent, Mark (2009) "Darwin's analogy between artificial and natural selection in the *Origin of Species*", en M. Ruse & R. Richards, eds., *The Cambridge Companion to Origin of Species*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Lorenzano, Pablo (2007) "Leyes fundamentales y leyes de la Biología", *Scientiae Studia*, **5**(2): 185-214.
- Losee, John (2011) *Theories of causality*. Transaction publishers, London.
- Psillos, Stathis (2002) *Causation and explanation*. Stockfields: Acumen.
- Raerinne, Jani (2013) "Stability and lawlikeness", *Biology & Philosophy*, **28**: 833-851.
- Rose, Michael & Garland, Theodore (2009) "Darwin's other mistake", en T. Garland & M. Rose, eds., *Experimental evolution: concepts, methods, and applications of selection experiments*, University of California Press, Berkeley.
- Rosenberg, Alexander (1994) *Instrumental Biology*, University of Chicago Press, Chicago.
- (2006) *Darwinian reductionism*, University of Chicago Press, Chicago.
- Ruse, Michael (1979) *Filosofía de la Biología*, tr. de I. Cabrera, Alianza, Madrid.
- (1989) *Sociobiología*, tr. de A. Santos, Cátedra, Madrid.
- Samways, Michael (1990) *Control biológico de plagas y malas hierbas*, tr. de J. Coll, Oikos-Tau, Barcelona.
- Sober, Elliott (1983) "Equilibrium explanation", *Philosophical studies*, **43**: 201-210.
- (1984) *The nature of selection*, Chicago University Press, Chicago.
- (1993) *Philosophy of Biology*, Oxford University Press, Oxford.
- (1997) "Two outbreaks of lawlessness in recent Philosophy of Biology", *Philosophy of Science*, **64**: S458-S467.
- (2011) "A priori causal models of natural selection", *Australasian Journal of Philosophy*, **88**: 1-19.
- Stephens, Christopher (2010) "Forces and causes in Evolutionary Theory", *Philosophy of Science*, **77**: 716-727.
- Sterelny, Kim & Griffiths, Paul (1999) *Sex and Death*, Chicago University Press, Chicago.
- Von Wright, Henrik (1980) *Explicación y Comprensión*, tr. de L. Vega, Alianza, Madrid.
- Woodward, James (2001) "Law and explanation in Biology", *Philosophy of Science*, **68**: 1-20.
- (2002) "Explanation", en P. Machamer & M. Silberstein, eds., *The Blackwell guide to Philosophy of Science*, Blackwell, Oxford.
- (2003) *Making things happen*, Oxford University Press, Oxford.
- (2009) "Agency and interventionist theories", en H. Beebe; C. Hitchcock; P. Menzies, eds., *The Oxford Handbook of Causation*, Oxford University Press, Oxford.
- (2010) Causation in Biology, *Biology & Philosophy*, **25**: 287-318.