

teorema

Vol. XXVIII/2, 2009, pp. 45-69

[BIBLID 0210-1602 (2009) 28:2; pp. 45-69]

¿Escribió Darwin el *Origen* al revés?

Elliot Sober

RESUMEN

Tras aclarar cómo entendía Darwin la selección natural y el ancestro común, estudio la relación entre ambos conceptos en su teoría. Argumento que el ancestro común posee prioridad evidencial. Para Darwin, los argumentos sobre la selección natural utilizan frecuentemente el supuesto del ancestro común, mientras que la defensa del ancestro común no exige el supuesto de que la selección natural haya estado funcionando. De hecho, Darwin sostiene que la evidencia clave para el ancestro común proviene de caracteres cuya evolución *no* ha sido causada por selección natural. Esto plantea la cuestión de por qué en el *Origen* Darwin antepone primero y de manera especial la selección natural.

PALABRAS CLAVE: *ancestro común, Darwin, evidencia, verosimilitud, selección natural.*

ABSTRACT

After clarifying how Darwin understood natural selection and common ancestry, I consider how the two concepts are related in his theory. I argue that common ancestry has an evidential priority. For Darwin, arguments about natural selection often make use of the assumption of common ancestry, whereas defending common ancestry does not require the assumption that natural selection has been at work. In fact, Darwin held that the key evidence for common ancestry comes from characters whose evolution is *not* caused by natural selection. This raises the question of why Darwin puts natural selection first and foremost in the *Origin*.

KEY WORDS: *common ancestry, Darwin, evidence, likelihood, natural selection.*

¿Habría algo más natural para describir la teoría de Darwin que citar el título que el propio Darwin puso a su libro: “El origen de las especies por medio de la selección natural”? ¿Es posible que este planteamiento nos lleve por mal camino? De hecho existe un problema, que proviene de lo que el propio Darwin hizo. Aunque Darwin dice que el origen de las especies es “el misterio de los misterios” que él se propone resolver, su solución del problema es en cierto modo una disolución [Darwin (1959), p. 1]. Digo esto porque Darwin tuvo dudas sobre la categoría de especie; consideraba arbitraria la diferencia entre especies y variedades. Cuando dos poblaciones se separan de

un ancestro común y divergen debido a la acción de presiones selectivas distintas, comienzan siendo dos poblaciones de la misma variedad, después se transforman en dos variedades de la misma especie y, por último, llegan a un punto en el que cuentan como especies diferentes. Lo que nos lleva a considerar que clasificar de forma distinta los diferentes grados de divergencia es una cuestión de conveniencia, no de hecho [Darwin (1859), pp. 48-52]¹. Este impreciso límite entre variedad y especie no es razón suficiente para negar la existencia de especies individuales, y Darwin tampoco lo hizo [Sloan (2009), Ereshefsky (en prensa)]. Ésta es una lección aprendida a partir del comportamiento de otros conceptos imprecisos como rico y pobre, calvo y peludo, alto y bajo; un límite impreciso no impide que haya ricos, calvos o altos. Aun así, el concepto de *especie* no es el concepto central de la teoría de Darwin. Es verdad que el proceso que él describe produce especies, pero también produce caracteres y taxones en todos los niveles de organización. Por ello, quizás su teoría se pueda describir mejor como la teoría de la *evolución* por selección natural.

Es importante reflexionar sobre alguna de las características de lo que Darwin entendía por “selección natural”. Aunque el *Origen* introduce la idea de “selección natural” describiendo en primer lugar la selección artificial, Darwin no tarda en recalcar que la selección natural no es un agente que elija intencionalmente. Cuando el clima frío provoca que los osos polares desarrollen una piel más fuerte, el clima no es un diseñador inteligente deseoso de que los osos polares cambien. El clima mata algunos osos y permite a otros sobrevivir, pero el clima no necesita tener una mente para hacer esto; la selección natural es un proceso carente de todo propósito preconcebido. Para Darwin era tan importante dejar claro este punto que en la quinta edición del *Origen* adoptó la sugerencia de Alfred Russell Wallace y utilizó la expresión de Herbert Spencer “la supervivencia del más apto” para caracterizar su teoría. Darwin esperaba que esta nueva locución haría más difícil que los lectores malinterpretaran su teoría pensando que la selección natural presupone una elección consciente.

Otra característica importante del concepto de Darwin es que la dirección en que la selección provoca la evolución de las poblaciones depende de accidentes del medio. La vida no posee una tendencia inherente a crecer más, más rápido, más fuerte, más delgado o más listo. Todo depende de qué caracteres sirven mejor para que los organismos sobrevivan y se reproduzcan en sus entornos. Ésta es la principal diferencia que separa a Darwin de Lamarck, que consideraba la evolución como linajes destinados a moverse a través de una secuencia de pasos preprogramada desde lo simple a lo complejo. Por supuesto, si la vida comienza por lo simple, la evolución por selección natural provocará un incremento de la complejidad media del biota. Pero esto no se debe a que las “leyes del movimiento” de la selección natural favorezcan inherentemente la complejidad. Los parásitos evolucionan desde ancestros no parásitos, y el proceso consiste muchas veces en un movimiento hacia una

simplicidad mayor, pues los parásitos pierden órganos y capacidades que sus ancestros poseían [Darwin (1859), p. 148]. La complejidad aumenta a medida que nos alejamos de los comienzos de la vida debido a las condiciones iniciales, no a las leyes. La complejidad aumenta debido a que en su inicio la vida es simple. Esto es análogo al juego del paseo aleatorio que se puede ver en la figura 1. Un marcador cambia su posición sobre una línea según salga cara o cruz al tirar una moneda. Si sale cara el marcador se mueve un espacio a la derecha; si sale cruz se mueve a la izquierda. Éstas son las reglas del cambio excepto cuando el marcador está en uno de los extremos. Si sale cruz cuando el marcador está en el extremo izquierdo hay que tirar otra vez. Supongamos que el juego comienza con el marcador situado en el punto extremo izquierdo de la línea. ¿Dónde estará el marcador después de tirar 5, 50 o 500 veces? Lo más probable es que no siga en el punto de partida. La línea de este juego representa la complejidad, siendo el 1 lo menos complejo y 100 lo más. La selección puede ser indiferente a la simplicidad y a la complejidad y sin embargo podemos esperar que la evolución por selección natural manifieste un incremento neto de la complejidad [Sober (1994)].



FIGURA 1. Un paseo aleatorio sobre una línea con 100 posiciones. Salvo que el marcador se encuentre en una de las posiciones extremas, éste se mueve un espacio hacia la derecha cuando al tirar la moneda sale cara y un espacio hacia la izquierda cuando sale cruz.

La tercera característica importante de la concepción de Darwin es que la selección actúa sobre variaciones “aleatorias”. Ésta es una palabra con muchos significados que puede confundirnos. En algún momento Darwin dice que “aleatorio” significa precisamente que la causa de la aparición de una nueva variante en una población es desconocida [Darwin, (1859), p. 131]. Pero “aleatorio” era para Darwin algo más que una confesión de ignorancia. Lo que quería decir es que las variaciones no aparecen porque podrían ser útiles para el organismo en el que aparecen. Darwin explica este punto en su libro *Variación de las plantas y animales domesticados* proponiendo una deliciosa analogía:

Supongamos que obligamos a un arquitecto a construir un edificio con piedras sin labrar, recogidas tras caer por un precipicio. Podemos decir que la forma de cada piedra es accidental, y sin embargo la forma de cada una ha sido determinada por la fuerza de la gravedad, la naturaleza de la roca y la pendiente del precipicio; todos estos sucesos y circunstancias dependen de leyes naturales;

mas no hay relación entre estas leyes y el objetivo con el que el constructor utiliza cada fragmento. Del mismo modo, las variaciones de cada criatura vienen determinadas por leyes fijas e inmutables; pero éstas no guardan relación con la estructura viviente, que es construida lentamente por medio de la potencia de la selección natural, sea esta selección natural o artificial [Darwin (1876), p. 236].

La cuarta característica importante tiene que ver con el nivel en el que Darwin consideró que actúa la selección natural. En la mayor parte de los ejemplos de selección que discute, los caracteres han sido seleccionados porque ayudan a que los organismos individuales que los poseen sobrevivan y se reproduzcan. Los tigres tienen dientes puntiagudos porque los tigres que los poseen se desenvuelven mejor que los tigres que tienen dientes romos. La razón no es que los dientes puntiagudos ayuden a la especie a evitar la extinción. En los ejemplos de este tipo Darwin entra en el terreno de lo que los biólogos actuales llaman selección *individual*. Pero en unas pocas ocasiones Darwin se aparta de este modo de elegir los caracteres y considera que algunos de ellos son nocivos para el individuo que los posee aunque sean ventajosos para el grupo de individuos de su misma especie con los que vive. Ahora a estos caracteres los denominamos *altruistas*. En el *Origen*, Darwin utiliza este esquema de razonamiento en el caso del aguijón con forma de anzuelo de la abeja melífera y con la esterilidad de las obreras en algunas especies de insectos sociales [Darwin (1859), pp. 202 y 236]. El aguijón es bueno para la colmena, aunque malo para el individuo, que queda destripado cuando pica a un intruso; tras la muerte de la abeja el aguijón continúa con su trabajo de bombear veneno. Por otro lado, las obreras estériles no transmiten sus caracteres a los descendientes, pues no los tienen, pero la comunidad se beneficia teniendo a estos individuos, y esta es la razón por la que el carácter evoluciona. En *El origen del hombre*, Darwin aplica esta idea —la hipótesis de la selección *de grupo*— para explicar ciertas cuestiones relacionadas con la moralidad humana. Comienza por establecer el puzle:

Es sumamente dudoso que, en la misma tribu, los hijos de los padres más comprensivos y benevolentes, o los de quienes son más fieles a sus compañeros, se reproduzcan en mayor número que los hijos de padres egoístas y traicioneros. Quien está dispuesto a sacrificar su vida, por muy salvaje que haya sido, en lugar de traicionar a sus compañeros, con frecuencia carecerá de descendencia que herede su noble naturaleza. Los hombres más valientes, quienes siempre desean encontrarse en el frente de batalla, y arriesgan libremente su vida por los demás, fallecerán en promedio más que los demás hombres [Darwin (1871), p. 163].

Entonces propone esta solución:

No se debe olvidar que aunque un alto nivel de moralidad sólo proporciona una ligera ventaja, o quizás ninguna, a cada hombre individual y a sus hijos sobre

los demás hombres de la misma tribu, sin embargo un incremento del número de hombres con tal comportamiento moral supone un avance en el nivel de moralidad que proporcionará con seguridad una ventaja inmensa a una tribu sobre la otra. En una tribu que incluya muchos miembros que posean en alto grado el espíritu de patriotismo, fidelidad, obediencia, coraje y compasión siempre estarán dispuestos a ayudarse mutuamente y a sacrificarse por el bien común, con lo que conseguirán la victoria sobre casi todas las demás tribus; y ésta será una selección natural. En todos los momentos y a lo largo de todo el mundo unas tribus han reemplazado a otras; y como la moralidad es un componente importante de su éxito, en todas partes el nivel de moralidad ascenderá y el número de hombres con talante moral será mayor [Darwin (1871), p. 166].

De este modo, en la teoría de la evolución por selección natural de Darwin, la selección de grupo es un mecanismo posible³, aunque, teniendo en cuenta la propia discusión de Darwin, ocurre más raramente que la selección individual. Esto es una inferencia establecida a partir de los ejemplos tratados por Darwin, pues él no estudió explícitamente la cuestión de si la selección individual es más importante que la de grupo [Sober y Wilson (1998)].

Por último, debemos advertir que Darwin consideraba la selección como “la causa principal, pero no exclusiva” de la evolución [Darwin (1859), p. 6]. Una parte de esta afirmación es más clara que la otra. La idea de que la selección no es la única causa de la evolución significa que hay otras causas. Darwin tiene en cuenta el mecanismo lamarckiano de *uso y desuso*, la herencia en los hijos de caracteres (fenotipos diríamos ahora) que se desarrollaron en sus padres [Darwin (1859), pp. 134-139]; un ejemplo habitual es el de los herreros, cuya gran musculatura se desarrolló debido a su trabajo y que después fue transmitida a los hijos, que la poseen sin necesidad de hacer lo que sus padres tuvieron que hacer para adquirirla. Darwin también tenía la idea de que los descendientes mantienen los caracteres que tuvieron sus ancestros, en ocasiones a pesar del hecho de que estos caracteres ya no resultan favorecidos por la selección. Ésta es la idea de la *influencia ancestral*. Explica así muchos caracteres rudimentarios [Darwin (1859), pp. 416, 450-456] como vestigios de tiempos pasados; por ejemplo: los seres humanos tienen coxis y los fetos humanos tienen hendiduras branquiales. Darwin también presenta la *correlación de caracteres* como una causa de la evolución. Si un carácter favorecido por la evolución se correlaciona con otro que es neutro o incluso perjudicial, el último evolucionará a expensas del primero [Darwin (1859), pp. 143-147]. Nuestra sangre es roja, y esto no se debe a que el color nos ayude a sobrevivir y reproducirnos, sino a que el color rojo está correlacionado con la hemoglobina, y la hemoglobina ha sido seleccionada por su capacidad para transportar oxígeno. Darwin expone ejemplos de otras causas no selectivas de la evolución, pero la cuestión está clara: Darwin rechaza que la selección sea la única causa de la evolución.

Es una pena, pero Darwin no explica qué quiere decir al afirmar que la selección es la causa “principal”. Me imagino que si la selección es la causa principal, es también la más importante. Esto podría significar que la selección es la más *frecuente*, que la selección es la causa que más tiene que ver con la evolución de más caracteres en más poblaciones. También podría significar que la selección es más *potente* que las otras causas que afectan a la evolución de determinado carácter. Para tratar esto debemos considerar las diferentes causas que influyen en la evolución de un carácter en determinada población, después debemos imaginar las diferencias en el resultado si no hubiera habido selección y se mantuvieran las demás causas y, por último, debemos imaginar las diferencias en el resultado si hubiera selección y las demás causas no aparecieran (y habría que hacer esto para cada una de las otras causas). Causas importantes provocan grandes diferencias en el resultado, mientras que causas poco importantes provocan sólo pequeñas diferencias. Sería un ejercicio interesante, que aquí no podemos desarrollar, utilizar este procedimiento para separar lo más importante de lo menos importante en la teoría de Darwin (y en la teoría evolucionista actual). También sería valioso estudiar si Darwin realmente necesita decir que la selección es la causa *principal*. ¿No le habría bastado con decir que la selección había sido muy importante? Quizás Darwin fue innecesariamente audaz al situar la selección en cabeza de una lista cuyos otros miembros podría no haber previsto.

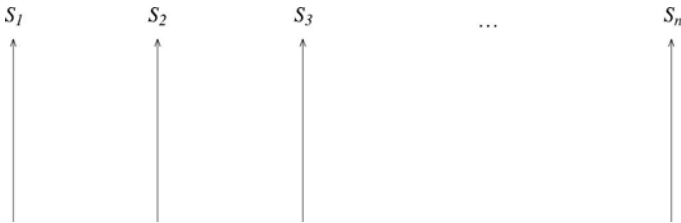


FIGURA 2. Si independientemente aparece un amplio número de linajes a partir de materia no viviente, y cada uno evoluciona dirigido por la selección natural, existe evolución por selección natural, pero esto no es la teoría darwinista.

Llegados a este punto, ¿dónde nos encontramos? Teniendo en cuenta estas observaciones sobre la selección natural, la expresión “evolución por selección natural” ¿es una buena descripción de la teoría de Darwin? La respuesta es rotundamente *no*, como podemos ver en la figura 2. La teoría de Darwin otorga un papel central al concepto de *ancestro común*. La expresión “evolución por selección natural” no incorpora esta idea, como tampoco lo hace “descendiente con modificación”.⁴

¿Hasta qué punto creía Darwin en el ancestro común? En el último párrafo del *Origen*, en el que poetiza al describir la “grandeza de esta concepción de la vida” dice que, en el comienzo “la vida alentó en pocas formas, acaso en una”. Unas pocas páginas antes es menos cauto:

[...] creo que los animales descienden, a lo sumo, de cuatro o cinco progenitores, y las plantas de un número igual, o aun menor. Todavía me lleva un paso más allá la analogía, es decir, la creencia de que todos los animales y las plantas descienden de un solo prototipo. Pero la analogía puede ser una guía engañosa. Sin embargo, todas las cosas vivientes tienen mucho en común: en su composición química, en sus vesículas germinales, en su estructura celular y en sus leyes de crecimiento y reproducción. Observamos esto hasta en circunstancias tan nimias como que un mismo veneno frecuentemente afecta de un modo semejante a plantas y animales; o que el veneno secretado por la avispa gallarita produce crecimientos monstruosos en el rosal silvestre y en el roble. Por tanto, debo inferir de la analogía que probablemente todos los seres orgánicos que han vivido en este mundo descienden de una misma forma primordial en la que la vida alentó inicialmente [Darwin (1859), p. 484].

Estos dos pasajes⁵ sugieren que, según la concepción de Darwin, puede existir tanto un único comienzo de la vida a partir de materiales inertes como unos pocos puntos de partida. Sin embargo, esto no es lo que su teoría dice realmente. En la quinta edición del *Origen*, Darwin añade la siguiente observación:

Sin duda es posible, como ha defendido Mr. G. H. Lewes, que en el primer momento de la vida se desarrollaran varias formas diferentes; si fuera así, podemos concluir que sólo unas pocas han dejado descendencia modificada [Darwin (1959), p. 759].

Con esto Darwin no cambió su planteamiento, sino que se limitaba a aclarar lo que siempre había pensado. La idea se encontraba ya en la primera edición del *Origen*, aunque no expresada con palabras, sino por medio de una figura. De hecho se encuentra en la única ilustración del libro, reproducida en la figura 3. La concepción de Darwin sobre el ancestro común tiene que ver con los antepasados, no con el número de comienzos, que pueden haber sido uno o varios y quizás no lo podamos saber; en cualquier caso, no era algo que Darwin pensara que sabía. La posición de Darwin es que toda la vida que existe actualmente y todos los fósiles que nos rodean tienen su origen en uno o unos pocos progenitores originarios.

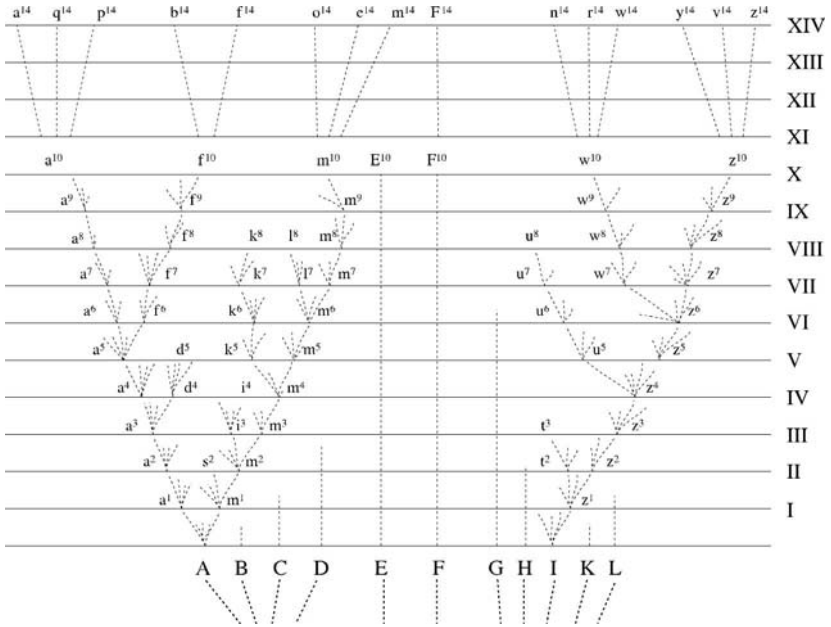


FIGURA 3. El único esquema del *Origen*.

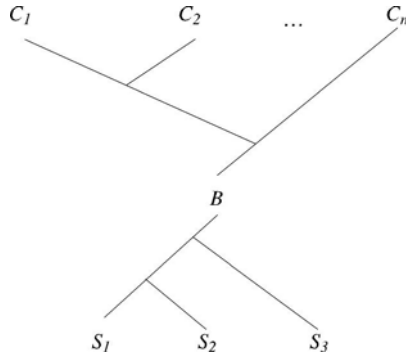


FIGURA 4. Supóngase que la vida tuvo tres comienzos (S_1, S_2, S_3) y que, con todo, toda la vida actual (C_1, C_2, \dots, C_n) se remonta a un único ancestro común. Esto no requiere que dos de los comienzos no tengan descendientes en la actualidad. La razón de ello es la retícula que conduce a un cuello de botella (B).

Remontarse hasta un único ancestro común no significa que existiera un único comienzo⁶. Tampoco que sólo quede actualmente descendencia de uno

de los comienzos. La figura 4 ilustra este aspecto. Si la genealogía es estrictamente arbórea (con ramas que se separan, pero nunca se juntan según vamos del pasado al presente) y si toda la vida actualmente existente proviene de un único ancestro común, todos los comienzos excepto uno se habrán extinguido. Pero si existen reticulaciones, con ramas que se unen y otras que se separan, esto no tiene por qué ser así⁷. De este modo, en lugar de describir la teoría de Darwin como *evolución por* selección natural, queda mejor descrita como *ancestro común más* selección natural⁸. No se trata de una corrección trivial, puesto que, como defenderé más adelante, la idea de ancestro común juega un papel central en el gran cuadro pintado por Darwin.

Una de las principales objeciones a la teoría de Darwin, presente desde el momento de publicación del *Origen* y que continúa con los creacionistas actuales, es la idea de que las especies (o tipos fundamentales de organismos) se encuentran separadas unas de otras por *barreras*⁹. Nadie, ni entonces ni ahora, duda de que la selección natural pueda dar lugar a pequeños cambios en las especies existentes. El problema radica en si los procesos descritos por Darwin podrían provocar grandes cambios. Quizás una especie sólo pueda ser empujada hasta determinado punto. Darwin era un extrapolacionista, inspirado por el gradualismo geológico de Charles Lyell. Darwin razonaba que si la selección artificial logró lo que logró en el breve período que el hombre lleva trabajando con plantas y animales domésticos, los cambios que la selección natural haya podido efectuar serán mucho más profundos, pues lleva trabajando un período de tiempo mucho más largo, desde que la vida comenzó en la Tierra. Darwin extrapoló de lo pequeño a lo grande y algunos de sus críticos se negaron a seguirle en este aspecto. Si nos centramos en la selección natural, es difícil ver por qué los argumentos de Darwin son los más convincentes. Pero si por un momento dejamos de lado la selección natural, considerando en su lugar la idea del ancestro común, el panorama cambia. Darwin pensaba que tenía evidencias poderosas a favor del ancestro común. Esto es suficiente para mostrar que los límites infranqueables entre especies (y entre “géneros”) son un mito; si especies distintas tienen un ancestro común, los linajes correspondientes no se enfrentan a tales barreras en su evolución. Y el argumento a favor del ancestro común no depende *para nada* de la selección natural.

Darwin afirma, cuando busca evidencias del ancestro común, que donde *no* se debe mirar es precisamente en los caracteres adaptativos que proporcionan evidencia a favor de la selección natural:

[...] los caracteres adaptativos, aunque son de la mayor importancia para el bienestar del ser, casi carecen de valor para el sistematizador. Pues los animales pertenecientes a dos líneas de descendencia muy diferentes pueden llegar a adaptarse con facilidad a condiciones semejantes y entonces asumir un estrecho parecido externo; mas estos parecidos no revelarán, más bien tenderán a ocultar, la consanguinidad con sus propias líneas de descendencia [Darwin (1859), p. 427].

Los dos hechos mencionados anteriormente, que los humanos y los monos tienen coxis y que los fetos humanos tienen hendiduras branquiales, son evidencias de un ancestro común precisamente porque el coxis y las hendiduras branquiales son inútiles para los humanos. Contrasta este hecho con la figura de torpedo que comparten tiburones y delfines, semejanza que es útil para ambos grupos. Podríamos esperar que la selección natural causara el desarrollo de este carácter en grandes predadores acuáticos *tengan o no tengan un ancestro común*. Ésta es la razón de que la semejanza adaptativa casi carezca de valor para el sistematizador.

Distingamos dos partes en esta idea y démosles un nombre:

Principio de Darwin: Las semejanzas adaptativas casi no proporcionan evidencia de un ancestro común mientras que semejanzas inútiles o perjudiciales proporcionan evidencia de peso a favor de un ancestro común.

Este principio se puede justificar en términos de algo más profundo. El Principio es una aplicación de la idea sobre razonamiento probabilístico que Hacking denomina

Ley de verosimilitud. La observación O favorece la hipótesis H_1 sobre la hipótesis H_2 cuando $Pr(O | H_1) > Pr(O | H_2)$. Y la fuerza de la relación más favorable se puede medir por la razón de verosimilitud $Pr(O | H_1) / Pr(O | H_2)$ [Hacking (1965)].

La expresión " $Pr(O | H)$ " significa *la probabilidad de O dado H* . R. A. Fisher bautizó a esta cantidad como la *verosimilitud* de la hipótesis. Es una elección terminológica desafortunada, pero que ha calado. En inglés "likelihood" y "probability" son sinónimos. La ley de la verosimilitud tiene que ver con $Pr(O | H)$, no con $Pr(H | O)$. Ambas pueden tener valores diferentes. Y los antibayesianos sostienen que hay muchos casos en los que $Pr(H | O)$ carece de significado objetivo, mientras que $Pr(O | H)$ lo tiene [Sober (2008)].

Observemos que la Ley de verosimilitud tiene dos partes, una cualitativa y la otra cuantitativa. Para comprender la plausibilidad intuitiva de la parte cualitativa de la ley consideremos un ejemplo que no tiene nada que ver con ancestros comunes ni separados. Supongamos que se extraen algunas bolas de una urna cuya composición desconocemos. Tras hacer 100 extracciones y devolver en cada caso la bola a la urna, el resultado es que en 81 de las extracciones las bolas son verdes. Esta evidencia dice algo sobre las dos hipótesis siguientes:

H_1 : El 80% de las bolas de la urna son verdes.

H_2 : El 10% de las bolas de la urna son verdes.

Parece obvio que la evidencia favorece a la primera hipótesis sobre la segunda, y la Ley de verosimilitud explica las razones. Las observaciones serían mucho más sorprendentes si H_2 fuera verdadera que si lo fuera H_1 . No intentaré justificar la parte cuantitativa de la Ley de verosimilitud excepto para observar que $Pr(O | H_1)$ y $Pr(O | H_2)$ son en este ejemplo bajas. La *diferencia* en verosimilitud es minúscula, mucho menor que la diferencia que habría si al sacar exactamente una bola de la urna saliera verde. Pues la *razón* de verosimilitud para las 100 bolas es mucho mayor que la razón para una. Es un argumento en pro de utilizar la medida de la ratio.

¿Cómo respalda la Ley de verosimilitud el Principio de Darwin? Consideremos que dos especies (u organismos) X e Y poseen el carácter T . Ésta es nuestra observación. Deseamos saber qué dice esta observación sobre las hipótesis del ancestro común (AC) y la del ancestro distinto (AD). El principio de Darwin es correcto hasta el punto de que

$$\frac{Pr(X \text{ e } Y \text{ tengan el carácter } T | AC)}{Pr(X \text{ e } Y \text{ tengan el carácter } T | AD)} \approx 1, \text{ si } T \text{ es adaptativo para } X \text{ e } Y.$$

$$\frac{Pr(X \text{ e } Y \text{ tengan el carácter } T | AC)}{Pr(X \text{ e } Y \text{ tengan el carácter } T | AD)} \gg 1, \text{ si } T \text{ no es adaptativo para } X \text{ ni para } Y.$$

La forma de torpedo del tiburón y del delfín supone una razón de verosimilitud que se aproxima a uno; el coxis de los humanos y monos y las hendiduras branquiales de los fetos humanos y los peces suponen razones de verosimilitud mucho mayores que la unidad.

El Principio de Darwin tiene aplicaciones fuera de la biología, en otras ciencias y en la vida cotidiana. Supongamos, por ejemplo, que dos estudiantes de filosofía entregan trabajos sobre un tema prefijado que son palabra por palabra idénticos [Salmon (1984)]. La hipótesis de la causa común dice que los estudiantes plagiaron una fuente común (quizás un fichero de Internet). La hipótesis de la causa distinta dice que los estudiantes trabajaron separada e independientemente. La coincidencia es mucho más probable bajo la primera hipótesis que bajo la segunda. Las características coincidentes que proporcionan una evidencia fuerte en pro de una causa común y las que sólo proporcionan una evidencia débil, o ninguna, es lo que describe el Principio de Darwin. El hecho de que ambos trabajos utilicen los mismos nombres no tiene importancia; pero el hecho de que en ambos trabajos estén mal escritas las mismas palabras dice mucho más. ¿Y qué decir si ambos trabajos citan los mismos pasajes de Darwin? Es importante si el pasaje es relevante para el asunto que es objeto del trabajo.

Si el Principio de Darwin ha de ser comprendido en términos de la Ley de verosimilitud, hay una parte importante de esta teoría que no se adecua al marco hipotético deductivo¹⁰. En este marco las teorías se comprueban dedu-

ciendo predicciones observables a partir de ellas. Pero si las hipótesis se limitan a proporcionar probabilidades no extremas sobre los resultados observables, la relación de las hipótesis con la observación no es deductiva. No es verdad que los seres humanos y los monos *deban* tener coxis si comparten un ancestro común; y tampoco es verdad que *no puedan* tener coxis si no comparten un ancestro común. Lo que es verdad es que la probabilidad de esta semejanza es mayor bajo la hipótesis del ancestro común.

Aunque el Principio de Darwin es con frecuencia correcto, ambas partes del principio fallan en algunos casos. Consideremos primero la segunda parte, la que trata caracteres neutros o perjudiciales. Si un proceso de cambio dura lo suficiente, esperamos que un carácter se encontrará aproximadamente en el mismo estado en los descendientes X e Y , independientemente de si es verdadera la hipótesis del ancestro común o la del distinto. En estos procesos de cambio, como en otros, el tiempo es un destructor de información. Otro contraejemplo de esta segunda parte del Principio de Darwin lo encontramos en las características que no ofrecen ventaja ni desventaja, pero que correlacionan con otras que sí la ofrecen. Son los caracteres que Gould y Lewontin denominan “enjutas” (“spandrels”) [Gould y Lewontin (1979)]. Tener la sangre roja no confiere ninguna ventaja, pero la rojez es consecuencia de las moléculas de hemoglobina, que son ventajosas porque transportan oxígeno. Como la hemoglobina se ha extendido gracias a su ventaja adaptativa, el hecho de que dos especies tengan sangre roja no proporcionará una evidencia importante a favor de un ancestro común.

La otra parte del Principio de Darwin también tiene excepciones; existen semejanzas adaptativas que en ocasiones proporcionan evidencia sustancial de un ancestro común. Existen dos casos en los que esto es verdad. El primero se limita a considerar conjuntos de datos. Supongamos que conocemos n semejanzas adaptativas que unen a las especies X e Y . Cada una puede proporcionar una evidencia insignificante que favorece al ancestro común sobre el distinto. Pero al ponerlas juntas la razón de verosimilitud puede ser significativamente mayor que la unidad. Esto ocurrirá si los distintos caracteres (T_1, T_2, \dots, T_n) son independientes unos de otros, y están condicionados a ambas hipótesis genealógicas:

$$\frac{Pr(T_1 \& T_2 \& \dots \& T_n | AC)}{Pr(T_1 \& T_2 \& \dots \& T_n | AD)} = \frac{Pr(T_1 | AC)}{Pr(T_1 | AD)} \times \frac{Pr(T_2 | AC)}{Pr(T_2 | AD)} \times \dots \times \frac{Pr(T_n | AC)}{Pr(T_n | AD)}$$

Si cada término del lado derecho tiene un valor un poco mayor que uno, su producto tendrá un valor mucho mayor que uno. Este punto podría subyacer a la idea de que las adaptaciones *complejas* pueden proporcionar evidencia sustancial de un ancestro común incluso cuando las *simples* no la proporcionan¹¹.

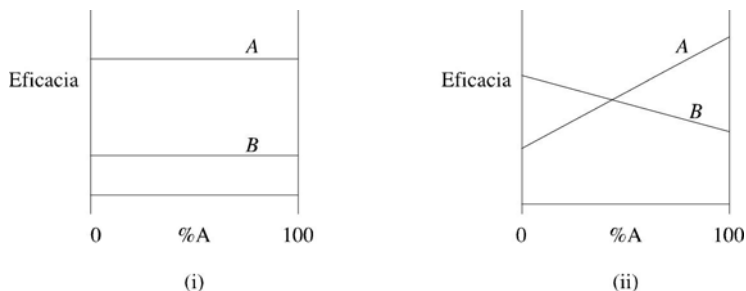


FIGURA 5. Si la función de eficacia es la que aparece en la figura (i), aunque el 100% de dos poblaciones muestren el carácter *A*, esto no sería una evidencia poderosa de que tengan un ancestro común; la evidencia de un ancestro común es mayor si la función de eficacia es la mostrada en (ii).

El segundo contexto en el que Darwin se equivoca al rechazar las semejanzas adaptativas es un poco menos evidente. Consideremos las dos funciones de eficacia que aparecen en la figura 5. Describen cómo depende la eficacia de un individuo de si posee el carácter *A* o el *B*. En (i) *A* es siempre más apto que *B*, independientemente de la frecuencia del carácter *A* en la población. En (ii) *A* es más apto que *B* cuando *A* es común, pero lo contrario es verdadero cuando *A* es raro. Supongamos que encontramos dos poblaciones que tienen el carácter *A* al 100%. ¿Constituye esto una evidencia de que ambas poblaciones proceden de un ancestro común? El principio de Darwin parece correcto con respecto a la función de eficacia (i); es lógico esperar que el carácter *A* se convierta en fijo, independientemente de que ambas poblaciones compartan o no un ancestro común. La situación inferencial con respecto a (ii) es distinta. Cuando existe selección que favorece el carácter mayoritario, la población evolucionará hasta el 100% de *A* o el 100% de *B*, dependiendo de cuál sea la frecuencia inicial del carácter. ¿En qué estado de los linajes comenzarán a ser observadas dos poblaciones? Supongamos que todas las frecuencias iniciales tengan la misma probabilidad. Entonces la probabilidad de que un linaje comience a tener una mayoría de *A* es $\frac{1}{2}$. Si ambas poblaciones tienen un ancestro común, la probabilidad de que ambas exhiban un 100% de *A* es de aproximadamente $\frac{1}{2}$. Si la hipótesis del ancestro distinto es verdadera, la probabilidad de que ambos linajes tengan un 100% de *A* es de $(\frac{1}{2})(\frac{1}{2}) = \frac{1}{4}$. De este modo, la hipótesis del ancestro común tiene el doble de probabilidad que la del ancestro distinto. La razón de verosimilitud será mucho mayor aún si es muy improbable que un linaje comience mayoritariamente con *A*. Si la probabilidad de esto es p , la razón de verosimilitud de ambas hipótesis será aproximadamente $p / p^2 = 1 / p$. Si p es pequeña, la evidencia en favor del ancestro común es muy alta [Sober (2008)].¹²

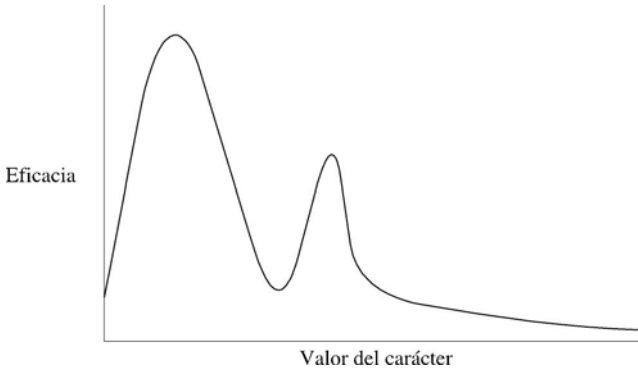


FIGURA 6. Los valores de un carácter cuantitativo difieren en su eficacia. Hay dos picos adaptativos.

Lo que es verdadero cuando la selección depende de la frecuencia de un carácter mayoritario, también es verdadero en el caso en que existe una selección independiente de la frecuencia con múltiples picos, como la representada en la figura 6. Una población que presente un valor medio para un carácter dado evolucionará hacia una punta adaptativa local y la selección servirá entonces para mantener la población en este valor de equilibrio¹³. Cuanto mayor sea la población, más difícil resultará atravesar el valle y evolucionar de un pico a otro. Si dos poblaciones se encuentran en el mismo pico adaptativo, esto es una evidencia a favor de que comparten un ancestro común. Y cuanto más altos sean los picos y más profundos los valles, la mayor similitud favorecerá más al ancestro común que al distinto.

Estos dos últimos casos, en los que los valores de un carácter adaptativo proporcionan evidencia fuerte a favor de un ancestro común, no son sólo posibilidades abstractas. Subyacen al razonamiento que lleva a los biólogos a citar la casi universalidad del código genético como una evidencia de que toda la vida existente se remonta a un único ancestro común [Knight, Freeland and Ladweber (2001)]. Es un componente importante de la razón por la que, hoy en día, la mayor parte de los biólogos consideran demasiado prudente la postura de Darwin de “uno o unos pocos”. Usualmente, un organismo con un código genético dado puede encontrarse con su viabilidad drásticamente recortada si su código cambia a otro “cercano” en el espacio de cambios posibles. Y si el organismo es al menos parcialmente sexual, su capacidad para producir descendencia fértil viable se verá disminuida si su código cambia a otro no compartido por los demás miembros de su misma especie. De este modo existe tanto un efecto dependiente de la frecuencia como otro independiente de ella. En la medida en que existan múltiples códigos funcionando, un código compartido es evidencia de un ancestro común. Y cuantos más códigos de este

tipo haya, más fuerte es la evidencia de un ancestro común que proporciona la casi universalidad del código. Esta afirmación se sostiene incluso si el código compartido que observamos en la vida que nos rodea fuera óptimo.

Aunque el principio de Darwin es exagerado, de la paja puede separarse cierta cantidad de trigo que es verdadero e importante. La evidencia a favor de un ancestro común no *necesita* provenir de los caracteres adaptativos. Y *muchos* caracteres adaptativos proporcionan poca, e incluso ninguna, evidencia a favor del ancestro común.

Darwin afirma que el *Origen* es “un largo argumento” y los estudiosos han dado vueltas a la cuestión de en qué consiste este argumento [Darwin (1859), p. 459]. Al reflexionar sobre este puzle es importante distinguir una cuestión lógica de otra retórica. Por un lado está la estructura lógica de esta teoría y la relación que mantiene con la evidencia que recoge. Pero también está el modo en que Darwin elige presentar este *corpus* de teoría y evidencia. ¿Por qué organizó Darwin el libro como lo hizo? El pone al frente la discusión sobre la selección natural y sólo deja aparecer el argumento completo sobre el ancestro común más tarde y de forma fragmentaria. Inspirado por las ideas sobre la *vera causae* de John Herschel, comienza con la selección *artificial*; en este contexto la selección había sido *observada* [Herschel (1830)]. Desde este punto extrapola hacia la selección *natural*, donde la selección habitualmente debe ser *inferida*, y argumenta que la selección es competente para producir los caracteres que actualmente observamos en la naturaleza y que ella los ha producido realmente [Hodge (1977)]. Darwin podría haber comenzado por el ancestro común y continuar con la estrategia herscheliana¹⁴. La exposición partiría de casos observados de ancestro común (en genealogías humanas y de los recogidos por criadores de plantas y animales), desarrollando posteriormente ejemplos conjeturados sobre el ancestro común y culminando la argumentación con su conclusión de que toda la vida proviene de uno o unos pocos progenitores originarios. Darwin hace *algo* de esto al comienzo del libro. En la introducción dice que las especies pertenecientes a un mismo género tienen un ancestro común. Y en el primer capítulo, sobre la selección artificial, argumenta que todas las variedades de palomas domésticas descienden de la paloma bravía. Con todo, el gran esquema en el que toda la vida actual proviene de uno o unos pocos progenitores originarios lo desarrolla principalmente al final del libro. En general la selección natural va primero.

Cuatro años después de la publicación del *Origen*, Darwin escribió a Asa Gray sobre sus prioridades; decía que “personalmente, por supuesto, me preocupa mucho la selección natural, pero esto me parece totalmente trivial comparado con la cuestión de Creación o Modificación” [Darwin (1887), v.2, pp. 163-164]. ¿Por qué entonces otorgó Darwin a la selección el papel principal en el *Origen*? Quizás pensaba que era el elemento más novedoso de su teoría. O quizás eligió este orden para recordar su propia odisea intelectual, en la que la selección fue objeto de atención antes que el ancestro común

[Ospovat (1981); Schweber (1988)]. O puede ser que se diera cuenta de que, caso de comenzar con la importante idea del ancestro común, los lectores pensarían inmediatamente en la relación de los seres humanos con los monos, asunto que estaba especialmente interesado en no tratar.

Hay que tomar en consideración otras explicaciones que se encuentran más enraizadas en lo que Darwin dice en el *Origen*. Quizás situara la selección natural en el lugar central porque pensaba que la selección es más importante que el ancestro común. Así parece establecerlo en el siguiente pasaje:

Es un hecho generalmente reconocido que todos los seres vivos se han formado a partir de dos grandes leyes: la de *unidad de tipo* y la de las *condiciones de existencia*. Por unidad de tipo entendemos la concordancia fundamental en la estructura que vemos en los seres orgánicos de la misma clase, y que es completamente independiente de sus hábitos de vida. En mi teoría, la unidad de tipo queda explicada por la unidad de ascendencia. La expresión de las condiciones de existencia, en las que tan frecuentemente insistió el ilustre Cuvier, se encuentra totalmente abarcada por el principio de la selección natural. Pues la selección actúa adaptando (ahora o en tiempos pretéritos) las partes que cambian de cada ser a sus condiciones de vida orgánicas e inorgánicas. Estas adaptaciones han sido ayudadas en algunos casos por el incremento del uso o desuso de las partes, han sido influidas por la acción directa de las condiciones externas de vida y han sido sometidas, en todos los casos, a las severas leyes del crecimiento y la variación. Por tanto, la ley de las condiciones de existencia es, de hecho, la ley superior, pues incluye, a través de la herencia de las variaciones y adaptaciones anteriores, la de la unidad de tipo [Darwin (1859), p. 206].

Podemos comprender este pasaje si pensamos sobre su aplicación al ejemplo del coxis del hombre y del mono. Los seres humanos tienen coxis porque el carácter estaba presente en el ancestro común que los seres humanos comparten con los monos, no porque el carácter sea adaptativo para los humanos. Darwin añade a esto la idea de que el carácter aparece en el ancestro común porque era adaptativo para este ancestro común.

Lo que Darwin señala en este pasaje no está relacionado de manera concreta con la importancia del ancestro *común*, pues la observación que hace sirve igual para la evolución en un único linaje. Consideremos un linaje de osos polares que se extiende desde una población ancestral A hasta una actual C . Supongamos que el grosor de la piel de C es más próximo al de A que el que sería óptimo para C en las condiciones actuales. Supongamos, por ejemplo, que el carácter toma en determinada unidad de medida los valores $A = 40$ y $C = 50$, y que el valor óptimo para C es $O_C = 100$. Podríamos argumentar que la influencia ancestral tuvo un efecto mayor sobre la evolución del carácter que la selección natural puesto que 50 está más próximo a 40 que a 100 [Sober (2008a)]. Darwin dice que aun cuando la influencia ancestral haya sido muy fuerte (como en el caso hipotético que

estamos considerando), también es verdad que el ancestro tiene su valor en relación a un carácter gracias a la selección natural. No está claro cómo llega a saber esto. Si un descendiente puede tener un valor con respecto a un carácter que se encuentra lejos de su óptimo, ¿por qué no lo puede tener un ancestro? Después de todo, este ancestro tiene a su vez ancestros, y el problema vuelve a aparecer. En cualquier caso, demostrar que la selección tuvo un efecto más fuerte sobre C que la influencia ancestral no sirve para demostrar que la selección tuvo una influencia importante sobre A .

Una respuesta mejor a la pregunta por las razones que llevaron a Darwin a poner la selección en primer lugar en el *Origen* viene dada por el hecho de que la selección explica las ramificaciones. Éste es el propósito de su Principio de Divergencia [Kohn (2009)]. Con frecuencia, la selección llevará a una única población de generalistas a evolucionar hacia dos poblaciones de especialistas, a las que la selección hará ser cada vez más diferentes, siguiendo cada una su propio modo de vida, y acumulando adaptaciones especialmente indicadas para su modo de vida específico. En este aspecto Darwin estaba influido por la creciente especialización y división del trabajo que él percibió en la economía británica de su tiempo. La idea de que la selección conduce a ramificaciones puede haber sido la razón que llevó a Darwin a situar la selección antes del ancestro común; pero aquí hemos de recordar la distinción que ya hemos establecido entre antepasados y número de inicios de la vida. El hecho de que la selección provoque ramificaciones no significa que toda la vida actual provenga de uno o unos pocos progenitores originarios¹⁵. A esto le podemos añadir la idea darwinista de que la selección también conduce algunos linajes hacia la extinción. La selección provoca ramificaciones y extinción, por lo que la selección explica las razones de que la vida que nos rodea proceda de uno o unos pocos progenitores originarios. La selección es la fuente de lo que representa la única figura del *Origen*. Existe una razón lógica por la que la selección debe ir antes: su prioridad causal.

Darwin tenía que elegir. La selección tiene prioridad causal; el ancestro común tiene prioridad evidencial. ¿Cuál ha de ser el orden de la exposición? Euclides no tuvo necesidad de elegir. En el método axiomático los axiomas hacen verdaderos a los teoremas y se supone que los axiomas son obvios; conocemos la verdad de los teoremas sin más que mirar en qué relación se encuentran con los axiomas. Pero cuando los órdenes causal y evidencial difieren, ¿qué sigue a qué? No hay respuesta buena ni mala. Darwin puso en cabeza la parte de su teoría que tenía prioridad causal como podía haberlo hecho de otra forma. Hay muchas maneras de escribir bien un libro.

Esta dualidad en los órdenes causal y evidencial no se da sólo en la teoría de Darwin. Consideremos la relación entre la temperatura y las lecturas del termómetro. Sabemos qué temperatura hay mirando al termómetro, pero es la temperatura la que causa la lectura que da el termómetro, y no *viceversa*. A menudo sabemos de las causas cuando miramos a sus efectos. Con to-

do, la diferencia entre los órdenes causal y evidencial tiene un papel especial en la teoría de Darwin. La selección natural y el ancestro común marchan juntos, pero sólo si la selección no ha sido todopoderosa. Si *todos* los caracteres evolucionaran por selección el Principio de Darwin concluiría que poseemos escasa o nula evidencia de un ancestro común. Lo que hace falta es que la selección produzca ramificaciones, pero que algunos caracteres persistan en linajes por razones *no* adaptativas. La reivindicación hecha por Darwin de que la selección no es la causa *exclusiva* de la evolución desempeña un papel esencial al permitirle desarrollar la evidencia basada en el ancestro común. Su conjunción entre el ancestro común y la selección natural sería incognoscible, según el Principio de Darwin, si el segundo miembro describiera la *única* causa de la evolución del carácter.

En líneas generales, la estructura evidencial del argumento de Darwin a favor de su teoría del ancestro común + la selección natural es como sigue:

- (1) Argumento a favor del ancestro común. Los caracteres neutros y perjudiciales (órganos vestigiales, embriología, biogeografía) hacen el trabajo más importante.
- (2) A partir de (1) se sigue que las poblaciones han evolucionado más allá de los límites de las especies.
- (3) Argumento de que la selección natural es parte importante de la explicación de algunos caracteres adaptativos. En este caso, la selección artificial y el argumento malthusiano a favor de la potencia de la selección son importantes, como lo son muchos ejemplos que Darwin ofrece de caracteres adaptativos en la naturaleza.

La exposición en el *Origen* comienza con (3), sigue con (1), y (2) aparece más o menos relacionado.

No es sólo que el ancestro común responda a las cuestiones planteadas en (2). Además, el ancestro común puede utilizarse para responder a cuestiones sobre la selección natural. Consideremos lo que dice Darwin sobre el ojo de los vertebrados, según William Paley el ejemplo más importante de un carácter adaptativo complejo que, pensaba él, está pidiendo a gritos una explicación en términos de diseño inteligente [Paley (1802)]. Darwin lo discute en el capítulo VI del *Origen*, que titula “Dificultades para la teoría”. Comienza observando que si los diferentes diseños de ojo que encontramos en la naturaleza se pudieran ordenar en una secuencia graduada, desde el más sencillo y burdo hasta el más complejo y más adaptativo, éste sería el comienzo de un argumento a favor de la evolución por selección natural del carácter. Y entonces añade:

Al considerar las gradaciones por las que un órgano de cualquier especie ha sido perfeccionado, deberíamos considerar únicamente a sus ancestros lineales;

pero esto pocas veces es posible, y nos vemos obligados a considerar, en cada caso concreto, las especies del mismo grupo, es decir, a los descendientes colaterales de la misma forma parental originaria [Darwin (1859), p. 187].

Puesto que lo que importa para comprender cómo la selección natural ha producido el ojo de los vertebrados está en los ancestros lineales de los vertebrados actuales, ¿por qué fijarnos en los organismos no vertebrados actuales? Si el modesto objetivo de Darwin era argumentar meramente la posibilidad de que el ojo de los vertebrados evolucionara a través de una serie de diseños más sencillos del ojo, entonces la consideración de diseños diferentes del ojo que aparecen en descendientes colaterales es relevante porque nos permite imaginar una secuencia de pasos que podrían haberse dado en ancestros lineales. Pienso que Darwin pretendía establecer una conclusión más potente, como hacen los biólogos contemporáneos. Pretenden argumentar que los diseños que aparecen en descendientes colaterales *proporcionan evidencia* sobre los diseños que aparecen en los ancestros lineales. ¿Por qué ha de ser lo uno relevante para lo otro? El lenguaje de los linajes usado por Darwin revela las razones. Lo que hace que las características de los invertebrados que viven ahora sean relevantes para deducir las características de los ancestros lineales de los vertebrados actuales es el ancestro común.

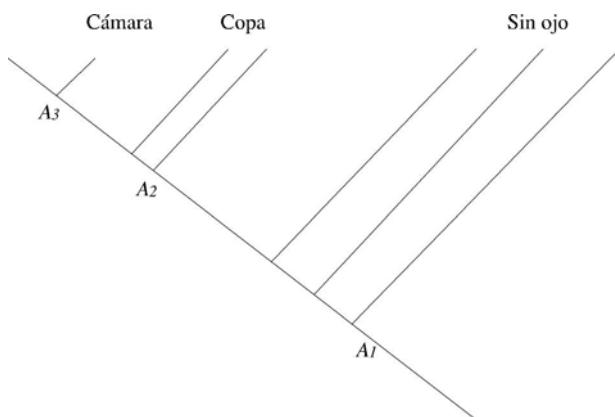


FIGURA 7. Un ejemplo simplificado en el que el ojo en cámara, el ojo en copa y la ausencia completa de ojo se distribuyen por los extremos de un árbol filogenético. Cuestiones de parsimonia sugieren que la mejor reconstrucción de los estados ancestrales de un carácter es que A_1 no tiene ojos, A_2 tiene ojos en copa y A_3 tiene ojos en cámara.

Un ejemplo simplificado del tipo de problema inferencial al que se enfrentaba Darwin se muestra en la figura 7. Él pensaba que a medida que nos

alejamos de los vertebrados actuales y de su ojo en cámara siguiendo la línea de sus ancestros, nos encontraremos ojos en copa e incluso ausencia de ojos. ¿Por qué pensar que ésta es la asignación más plausible de los estados de ese carácter a los ancestros? Algunos biólogos contemporáneos contestarían apelando a la parsimonia¹⁶. Una atribución diferente de los estados del carácter a los ancestros sería menos parsimoniosa, pues requeriría más cambios en el estado del carácter en el interior del árbol. Pensar que ésta es la manera correcta de considerar el proceso histórico no exige un compromiso *a priori* con que la evolución vaya siempre de lo simple a lo complejo. Más bien, la idea de Darwin sobre la historia del diseño del ojo es una reconstrucción plausible, dada una filogenia justificada independientemente, si la parsimonia contribuye a la plausibilidad¹⁷.

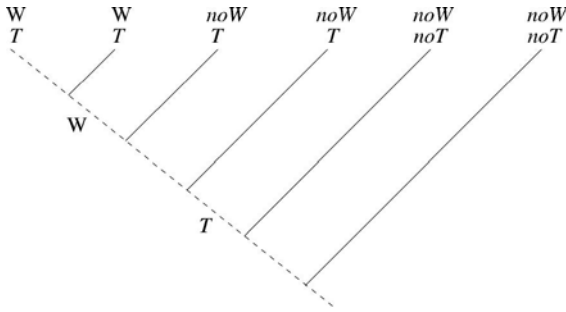


FIGURA 8. Si se utiliza la parsimonia para reconstruir los estados de los caracteres bípedo (*W*) y tetrápodo (*T*), dados el árbol que se representa y los estados del carácter en los extremos, el resultado es que el carácter de ser tetrápodo evoluciona antes que el de ser bípedo en el linaje que conduce a los actuales vertebrados terrestres, representados por la línea de puntos.

Los darwinistas, antiguos y modernos, utilizan el ancestro común para evaluar de otra manera las hipótesis de la selección natural. Consideremos la hipótesis de que los vertebrados terrestres tienen cuatro extremidades porque evolucionaron hacia la posesión de cuatro extremidades para andar sobre la tierra seca. Los biólogos rechazan esta hipótesis porque consideran que el carácter morfológico estaba presente en el linaje mucho antes de que los vertebrados salieran a la tierra. ¿Por qué piensan esto? Una vez más, son los caracteres de los descendientes colaterales los que nos permiten inferir los caracteres de los ancestros lineales. La figura 8 proporciona un ejemplo sencillo de este “test cronológico” de hipótesis adaptativas. Los peces actuales tienen cuatro aletas y de esto inferimos (también de los fósiles¹⁸) que existieron peces ancestros de los vertebrados terrestres antes de que los vertebrados salie-

ran a tierra. En la línea de los vertebrados, el carácter de ser tetrápodo evolucionó antes del de ser bípedo.

Para los darwinistas un linaje es como un pozo minero que se extiende desde la superficie hasta la profundidad de la tierra; un ancestro común significa que existen múltiples bocaminas que conectan la superficie con el pozo a diversas profundidades. Asomándonos a estas bocas obtenemos información falible sobre lo que ocurre bajo tierra; cuantas más bocas haya, más piezas de evidencia podremos obtener.

El pensar de acuerdo con el modelo de árboles¹⁹ es central, tanto para Darwin como para la biología moderna, al razonamiento sobre la selección natural [O'Hara (1998)]. La dependencia inversa no forma parte del marco darwinista, como se deduce del Principio de Darwin. No es necesario dar por sentada la selección natural para argumentar a favor del ancestro común; de hecho lo que Darwin considera necesario para defender las hipótesis de un ancestro común son caracteres cuya presencia *no se puede* atribuir a la selección natural. Ésta es la asimetría evidencial que separa en su teoría al ancestro común de la selección natural. Teniendo esto en cuenta, ¿escribió Darwin el *Origen* al revés? La obra sigue el orden causal correcto, pero está al revés en el orden evidencial*.

Philosophy Department
5185 Helen C. White Hall
University of Wisconsin, Madison, WI 53706
E-mail: ersober@wisc.edu

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Jason Alexander, Francisco Ayala, David Baum, Luc Bovens, James Crow, Daniel Dennett, Marc Ereshefsky, Joshua Filler, Jonathan Hodge, James Mallet, Ronald Numbers, Robert Richards, Michael Ruse, Silvan Schweber, y Mark Taylor las fructíferas discusiones que hemos mantenido.

NOTAS

* © Elliot Sober. Este trabajo, que **teorema** publica en este número monográfico en versión castellana, aparece simultáneamente en su versión inglesa “Did Darwin Write the Origin Backwards?” en *Proc Natl Acad Sci USA*, 106.

¹ Darwin propuso el título *Compendio de un ensayo sobre el origen de las especies y las variedades por la selección natural* [“An Abstract of an Essay on the Origin of Species and Varieties through Natural Selection”] a John Murray, su editor, que le presionó para que lo abreviara [Browne (2006), p. 82].

² Richards [en prensa] está en desacuerdo con este extremo.

³ Ruse argumenta que la moralidad humana es el único caso en el que Darwin invoca la selección grupal [Ruse (1980)]. Aunque no estudia el aguijón de la abeja melífera, también se puede aplicar a este caso el tratamiento que hace de la discusión darwinista de las obreras estériles entre los insectos sociales. Sugiere Ruse que Darwin explica las obreras estériles en términos de selección sobre progenitores individuales, no sobre la comunidad como un todo. No pienso que Darwin considere a ambas incompatibles. Ruse observa correctamente que la distinción entre selección de grupo y selección familiar es una innovación moderna; sería anacrónico suponer que Darwin pensaba en estos términos. Los teóricos contemporáneos discrepan acerca de si la selección familiar es una forma de selección individual o grupal [Sober y Wilson (1998)]. Otro aspecto importante de la discusión contemporánea es si las comunidades han sido fundadas por numerosas reinas. Si así fuera sería necesario, y no una mera opción, invocar la selección de grupo para explicar el aguijón y la esterilidad de las obreras.

⁴ Mayr (1985) efectúa una separación muy útil de los diferentes elementos conceptuales de la teoría de Darwin.

⁵ Darwin modificó ambos pasajes en ediciones posteriores. En la segunda edición (26 de diciembre de 1859) Darwin añadió “por el Creador” al final de la oración que comienza “Por tanto, debo inferir de la analogía que”; esta referencia al Creador fue eliminada en la tercera edición (26 de abril de 1861). En la segunda edición Darwin también cambió el último párrafo del *Origen*, insertando “por el Creador” en la oración “la vida fue alentada en pocas formas, acaso en una”; este cambio nunca fue eliminado. Para la historia de estas revisiones, véase [Darwin (1959), pp. 753 y 759]. Darwin escribió una carta a Hooker en 1863 sobre el primer cambio, en la que decía “Siempre he lamentado haber arrastrado a la opinión pública cuando utilicé el término del Pentateuco creación, con el que en realidad quería decir “aparición” por algún proceso totalmente desconocido. Es una mera tontería pensar en el origen de la vida en estos momentos; también podríamos pensar en el origen de la materia” [Darwin (1887), vol. 2, pp. 202-203]. No está claro por qué Darwin no eliminó el cambio que hizo en el segundo pasaje.

⁶ Más en concreto: si nos remontamos hasta n ancestros, y no menos, esto entraña que existen *al menos* n comienzos [Sober y Steel (2002)].

⁷ Un asunto relacionado se basa en la existencia de transferencia genética horizontal en la vida primitiva [Woese (1998), Doolittle (2000)]; esto no excluye la existencia de un ancestro común universal anterior [Sober (2008)].

⁸ La postura que Darwin critica con más frecuencia en el *Origen* es la *creación de las especies*, la afirmación de que Dios creó cada especie por separado. Esto no debe hacernos perder de vista el hecho de que el ancestro distinto no era territorio exclusivo de los creacionistas por lo que respecta a las especies. Véase en Rupke (2005) la discusión de una “tercera vía” muy desarrollada, antes de la aparición del *Origen*, por los biólogos alemanes del siglo XIX, según la cual la diversidad que observamos se debe a numerosos orígenes inmiscibles de la vida a partir de materiales inertes.

⁹ Los creacionistas defensores de la geología del Diluvio necesitan que haya mucha especiación, la suficiente para producir todos los seres vivos observables a partir del número mucho menor de formas ancestrales que se encontraban en el Arca de Noé; véase *Numbers* (2004) para esta cuestión. Los creacionistas creen todavía en barreras, aunque mucho menos que quienes están comprometidos con la fijez de las *especies*.

¹⁰ Ghiselin argumenta que la innovación metodológica clave de Darwin era el uso del método hipotético-deductivo [Ghiselin (1969)].

¹¹ La independencia perfecta no es esencial en este caso; la evidencia aumenta cuando los caracteres separados no son en su totalidad condicionalmente dependientes entre sí.

¹² Consideremos el efecto del tamaño de la población en este problema inferencial. En el caso (i), cuanto mayor sea la población menor valor tendrá la observación de que las dos poblaciones tienen el carácter *A* al 100%; en el caso (ii) ocurre lo contrario.

¹³ Este aspecto también sirve para el caso dependiente de la frecuencia representado en la figura 5. Una representación de la eficacia media de los organismos en la población tiene dos picos y la selección llevará a la población a ascender a uno u otro dependiendo de la frecuencia inicial.

¹⁴ Waters argumenta que el razonamiento de Darwin sobre el ancestro común estaba influido por las ideas de Whewell sobre la consiliencia de inducciones. Ruse discute la influencia de Herschel y Whewell. [Waters (2003), Whewell (1840) y Ruse (1979)].

¹⁵ Aunque los diagramas en árbol, como el de la figura 3, frecuentemente se utilizan para representar tanto la divergencia como la genealogía, entre ambos conceptos existen diferencias importantes. Los organismos pueden ser idénticos y también provenir de un ancestro común; en este caso no existe divergencia, puesto que la variación en cada generación es siempre cero. Y una colección de linajes asexuales puede mostrar una divergencia cada vez mayor en sus caracteres incluso si no tienen ningún ancestro común.

¹⁶ Algunos cladistas influidos por Henning consideran que la parsimonia es el método fundamental para deducir las relaciones filogenéticas y los estados de los caracteres de los ancestros en un árbol; véase la discusión en [Sober (1988), (2008)]. Casi simultánea a la traducción inglesa del libro de Henning, Edward y Cavalli-Sforza, dos estudiantes de R. A. Fisher, propusieron un *principio de evolución mínima* como procedimiento heurístico para deducir filogenias; principio que consideraban justificado hasta el punto de que coincide con los dictados de la verosimilitud. Sería interesante rastrear la historia de la parsimonia filogenética en la teoría evolucionista hasta los más remotos ancestros [Henning (1966), Edward y Cavalli-Sforza (1964)].

¹⁷ Sober y Orzack argumentan que el ancestro común permite comprobar las hipótesis adaptativas sin necesidad de reconstruir los estados ancestrales del carácter [Sober y Orzack (2003)]. Para una crítica de la parsimonia como instrumento de reconstrucción de los estados ancestrales del carácter en el contexto de la comprobación de hipótesis adaptativas, véase [Sober (2008)].

¹⁸ Cuando observamos peces fósiles, no podemos asumir que son los ancestros de los actuales vertebrados terrestres; estos fósiles pueden ser sólo descendientes colaterales.

¹⁹ El pensamiento que utiliza el modelo de los árboles no exige que *toda* la vida actual y los fósiles se remonten a uno o a unos pocos progenitores. Lo que se necesita en la práctica es, más bien, que los organismos sobre los que el biólogo está pensando hayan de remontarse a un único ancestro común. Por ejemplo, se puede hacer un tratamiento filogenético del diseño del ojo si los organismos que tienen ojos y *algunos* organismos que no los tienen forman parte de un único árbol, como se muestra en la figura 7.

REFERENCIAS

- BROWNE, J. (2006), *Darwin's Origin of Species — a Biography*, Nueva York, Atlantic Monthly Press.
- DARWIN, C. (1859), *The Origin of Species*, Londres, Murray; Cambridge, Harvard University Press, 1964.
- (1868), *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, Nueva York, D. Appleton, 2nd edition, 1876.
- (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Londres, Murray.
- (1887), *The Life and Letters of Charles Darwin*, vol. 1-3, F. Darwin (ed.), Londres, Murray.
- (1959), *On the Origin of Species — a Variorum Edition*, M. Peckham (ed.), Filadelfia, University of Pennsylvania Press.
- DOOLITTLE, W. F. (2000), “The Nature of the Universal Ancestor and the Evolution of the Proteome”, *Current Opinion in Structural Biology*, 10, pp. 355-358.
- EDWARDS, A.W.F. and CAVALLI-SFORZA, L. (1964), “Reconstruction of Evolutionary Trees”, in V. Heywood and J. McNeill (eds.), *Phenetic and Phylogenetic Classification*, Nueva York Systematics Association Publication 6, 67-76.
- ERESHEFSKY, M. (en prensa), “Darwin's Solution to the Species Problem”, *Synthese*.
- GHISELIN, M. (1969), *The Triumph of the Darwinian Method*, Berkeley, University of California Press.
- GOULD, S. and LEWONTIN, R. (1979), “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm – A Critique of the Adaptationist Paradigm”, *Proceedings of the Royal Society B* 205, pp. 581-598.
- HACKING, I. (1965), *The Logic of Statistical Inference*, Cambridge, Cambridge University Press.
- HENNIG, W. (1966), *Phylogenetic Systematics*, Urbana, University of Illinois Press.
- HERSCHEL, J. (1830), *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy*, Londres, Longman.
- HODGE, M. J. S. (1977), “The Structure and Strategy of Darwin's ‘Long Argument’”, *British Journal for the Philosophy of Science* 10, pp. 237-246.
- KNIGHT, R., FREELAND, S., and LANDWEBER, L. (2001), “Rewiring the Keyboard – Evolvability of the Genetic Code”, *Nature Reviews - Genetics* 2, pp. 49-58.
- KOHN, D. (2009), “Darwin's Keystone – the Principle of Divergence”, in M. Ruse and R. Richards (ed.), *The Cambridge Companion to the ‘Origin of Species’*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 87-108.
- MAYR, E. (1985), “Darwin's Five Theories of Evolution”, in D. Kohn (ed.), *The Darwinian Heritage*, Princeton, Princeton University Press, pp. 755-772.
- NUMBERS, R. (2004), “Ironic Heresy – How Young-Earth Creationists Came to Embrace Rapid Microevolution by Means of Natural Selection”, in A. Lustig, R. Richards, and M. Ruse (eds.), *Darwinian Heresies*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 84-100.
- O'HARA, R. (1998), “Population Thinking and Tree Thinking in Systematics”, *Zoological Scripta* 26, pp. 323-329.
- OSPOVAT, D. (1981), *The Development of Darwin's Theory — Natural History, Natural Theology, and Natural Selection 1838-1859*, Cambridge, Cambridge University Press.

- PALEY, W. (1802), *Natural Theology, or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from the Appearances of Nature*, Londres, Rivington.
- RICHARDS, R. (en prensa), "Darwin's Place in the History of Science." / *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*.
- RUPKE, H. (2005), "Neither Creation nor Evolution – the Third Way in Mid-Nineteenth Century Thinking about the Origin of Species", *Annals of History and Philosophy of Biology* 10, pp. 143-172.
- RUSE, M. (1979), *The Darwinian Revolution*, Chicago, University of Chicago Press.
- (1980), "Charles Darwin and Group Selection", *Annals of Science* 37, pp. 615-630.
- SALMON, W. (1984), *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*, Princeton, Princeton University Press.
- SCHWEBER, S. (1988), "The Wider British Context in Darwin's Theorizing", in D. Kohn (ed.), *The Darwinian Heritage*, Princeton, Princeton University Press, pp. 35-70.
- SLOAN, P. (2009), "Originating Species – Darwin on the Species Problem", in M. Ruse and R. Richards (eds.), *The Cambridge Companion to the 'Origin of Species'*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 67-86.
- SOBER, E. (1988), *Reconstructing the Past – Parsimony, Evolution, and Inference*, Cambridge, MIT Press.
- (1994), "Progress and Direction in Evolution", in J. Campbell (ed.), *Creative Evolution?! Boston*, Jones and Bartlett Publishers, pp. 19-33.
- (2008), *Evidence and Evolution – the Logic Behind the Science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- SOBER, E. and ORZACK, S. (2003), "Common Ancestry and Natural Selection", *British Journal for the Philosophy of Science* 54, pp. 423-437.
- SOBER, E. and STEEL, M. (2002), "Testing the Hypothesis of Common Ancestry," *Journal of Theoretical Biology* 218, pp. 395-408.
- SOBER, E. and WILSON, D. (1998), *Unto Others – the Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge, Harvard University Press.
- WATERS, C. K. (2003), "The Arguments in the *Origin of Species*" in J. Hodge and G. Radick (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 116-142.
- WHEWELL, W. (1840), *The Philosophy of the Inductive Sciences*, Londres, John Parker.
- WOESE, C. (1998), "The Universal Ancestor", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95, pp. 6954-6859.