
EL CARÁCTER PROBABILISTA DEL PRINCIPIO DE SELECCIÓN NATURAL

JOSÉ LUIS ROLLERI

ABSTRACT. THE PROBABILISTIC CHARACTER OF THE PRINCIPLE OF NATURAL SELECTION

It has been a controversial question whether the natural selection principle has, to some extent, a necessary or a contingent, a causal or a random character. In this paper I advance an argument based on several prominent theoretician of evolution for the extrinsic random character of the processes of natural selection since they are permeated by external chance factors—climatic, atmospheric, geological, and even astronomical. At the same time, I consider that natural selection, as the principal mechanics of evolution, is a causal mechanics. The apparent tension that the former present can be dissolved if one agrees that in evolution the causal factors are probabilistic whereas the chance is objective. In order to reformulate the natural selection principle I will apply Suppes probabilistic theory of causality as the formal apparatus. By doing this I intend to provide some support to the thesis that principle of Darwin's theory of evolution is a probabilistic principle.

KEY WORDS. Natural selection, stabilizing selection, directional selection, disruptive selection, multiple causality, probabilistic cause, deterministic process, stochastic process random effect, objective chance.

1. INTRODUCCIÓN

Si consideramos a la evolución como un hecho —es decir, que históricamente los seres vivos se han desenvuelto, diversificándose— surge la cuestión, entre muchas otras, acerca del cambio evolutivo. ¿Cómo se han llevado a cabo los cambios en las poblaciones de organismos que conforman especies? La respuesta de Darwin es, en parte, por selección natural. Las especies han evolucionado, principalmente, por el mecanismo de la selección natural.

Una cuestión filosófica que se ha planteado sobre la teoría de la selección natural de Darwin es acerca de si el mecanismo de selección natural, que parcialmente da cuenta del cambio evolutivo, es un mecanismo causal que

produce efectos unívocamente determinados o si, por el contrario, es un mecanismo estocástico que ocasiona distintos efectos aleatoriamente. Este planteamiento es tajante: excluye la posibilidad de que en los complejos procesos de selección se den ciertas interacciones entre los organismos y las condiciones bióticas y abióticas del medio ambiente que parcialmente causen la selección de determinados efectos, a la vez que intervienen ciertos factores azarosos. Esta es la posibilidad que aquí exploraré con el propósito de formular el principio de selección natural en términos probabilistas.

No pretendo, desde luego, demostrar que los procesos de selección natural sean procesos estocásticos (los cuales dan lugar a distintos efectos alternativos bajo las mismas condiciones causales) en lugar de procesos deterministas (en los cuales ciertas condiciones causales producen en todos los casos los mismos efectos). Si esto fuese posible, sería labor propia de los biólogos evolucionistas; más bien, asumiré la primera opción con base en las hipótesis al respecto de varios prominentes teóricos de la evolución.

El carácter azaroso de los procesos genéticos de mutación y recombinación establecen a la teoría de la evolución como una teoría probabilista (o estadística, como suele decirse). Sin embargo, una vez dada la variación genética, los procesos ulteriores de selección de rasgos fenotípicos podrían ser no estocásticos. Así lo consideró Monod (1970), quien atribuyó a la selección natural un carácter necesario.

Las nociones que dan lugar a la supuesta tensión entre azar y causalidad provienen del campo de la física. David Bohm, un físico contemporáneo de Monod y de los autores de la síntesis evolutiva, escribe al respecto:

Empleamos aquí la palabra “contingencia” en su sentido más amplio, a saber, lo opuesto a la necesidad. En consecuencia, contingencia es aquello que podría ser de otra manera. Más adelante veremos, pues, que el azar es cierta forma muy común de contingencia y también veremos que la causalidad es una forma especial, pero muy común, de la necesidad (1957, p. 12, n. 2).

Inmediatamente se obtiene, dada la oposición entre contingencia y necesidad, que el azar y la causalidad se excluyen mutuamente. Desde luego, Bohm está asumiendo tácitamente la concepción determinista de la casualidad, con carácter necesario. Si descartamos, contra Monod, la necesidad en la selección natural —que el cambio evolutivo se ha desenvuelto históricamente de manera necesaria, y que no puede haber sido de otra manera— podemos concebir una causalidad en un dominio natural contingente, donde lo que ha acontecido y acontece pudo haber acontecido y acontecer de manera diferente ¹. Podemos disolver esta tensión, como

veremos, reconociendo que en evolución los factores causales son probabilísticos mientras que el azar es objetivo, óntico.

Utilizaré la teoría probabilista de la causalidad debida a Patrick Suppes (1970) como aparato formal para reformular el principio de selección natural. Con esto pretendo apuntalar la tesis de que ese principio de la teoría de la evolución de Darwin es un principio probabilista².

2. CAUSALIDAD Y AZAR EN LA SELECCIÓN NATURAL

Generalmente se considera a la selección natural como *el* mecanismo de la evolución (véase, p. ej., Eldredge, 1999, p. 119). Una exposición sucinta de la concepción de la selección natural, consistente con la de Darwin, es la siguiente:

Una formulación básica —el esqueleto— de la selección natural es un argumento basado en tres hechos innegables (sobreproducción de descendencia, variación y heredabilidad) y una inferencia silogística: la selección natural, o la afirmación de que los organismos con más éxito reproductivo serán, en promedio, las variantes que, por azar, resulten mejor adaptadas a los entornos locales cambiantes, las cuales, por herencia, transferirán a sus descendientes sus rasgos favorecidos (Gould, 2002, p. 37).

De este modo, Gould asiente, de manera indirecta, en la intervención del azar en la selección natural, aunque obvia que, antes que nada, el resultado de los procesos selectivos es la supervivencia de los organismos. En un sinnúmero de especies, se requiere que los organismos individuales alcancen adultez para que puedan tener éxito reproductivo; aunado, en muchos casos, a que previamente logren éxito en la selección sexual (una alta mortandad temprana en los miembros de una población de cierta especie, causada por alguna situación contingente como la escasez de alimento, podría significar una amenaza a la supervivencia de la especie misma). Esto es tan obvio que muchas formulaciones de la teoría y del principio de selección natural simplemente lo omiten, refiriéndose directamente al éxito reproductivo, como la recién citada formulación de Gould.

Valga hacer una breve digresión para anotar que si bien el nivel de actuación de la selección es el organismo, la selección a ese nivel, como explica Mayr, tiene consecuencias más allá del individuo:

La selección al nivel de organismo en su conjunto tiene como resultado cambios en otros dos niveles: el del gen, donde a través de la selección de individuos ciertos genes pueden aumentar o disminuir su frecuencia en la población, y en la especie, donde la superioridad selectiva de los miembros de una especie puede conducir a la extinción de otra especie (1991, p. 101).

Para abundar sobre la variedad de formulaciones de la teoría de la selección de Darwin, citaré *in extenso* a Kitcher:

La teoría de Darwin parece descansar en cuatro afirmaciones fundamentales:

1. En cualquier etapa de la historia de una especie habrá variación entre los miembros de la especie; los distintos organismos pertenecientes a la especie tendrán propiedades diferentes (el *Principio de variación*; *El origen*, capítulos I-II, *passim*).

2. En cualquier etapa de la historia de una especie nacen más organismos que los que pueden sobrevivir para reproducirse (el *Principio de la lucha por la existencia*; *El origen*, capítulo III).

3. En cualquier etapa de la historia de una especie, una porción de la variación entre los miembros de la especie es variación con respecto a las propiedades que afectan la capacidad de sobrevivir y reproducirse; algunos organismos poseen características que los hacen más aptos para sobrevivir y reproducirse (el *Principio de variación en la adecuación*; *El origen*, p. 80).

4. La heredabilidad es la norma; la mayoría de las propiedades de un organismo son heredadas por sus descendientes (el *Principio fuerte de la herencia*; *El origen*, pp. 5, 13).

A partir de estos principios (concretamente de (2), (3) y (4)) podemos obtener mediante un argumento verosímil:

5. De modo típico, la historia de una especie mostrará la modificación de esa especie en dirección de aquellas características que mejor permiten a sus portadores sobrevivir y reproducirse; es probable que las propiedades que mejor permiten a sus portadores sobrevivir y reproducirse se vuelvan cada vez más frecuentes en las generaciones sucesivas de la especie (el *Principio de selección natural*; *El origen*, capítulo IV) (1993, 35-36).

Esta formulación de Kitcher, que tiene la virtud de destacar el carácter histórico de la teoría de la evolución, incluye en la enunciación del principio de selección natural la acotación de que sea *probable* que, bajo ciertas circunstancias, los organismos sobrevivan y se reproduzcan. Esto atiende a un reconocimiento implícito de que la selección natural no es un mecanismo determinista, un mecanismo que produzca procesos selectivos en los cuales los efectos están determinados unívocamente por ciertas condiciones causales. En otras palabras, eso equivale a dejar lugar a la intervención de factores azarosos en los procesos selectivos por los cuales los efectos de sobrevivencia y reproducción de los organismos son probables.

Entre otros autores, Mayr reconoce también factores azarosos en procesos selectivos: “El *azar* interviene no sólo en el primer paso de la selección natural —la producción de nuevos individuos genéticamente únicos mediante la recombinación y la mutación— sino también durante el proceso *probabilístico* que determina el éxito reproductivo de los individuos” (1991, pp. 50-151).

Pospondré hasta la siguiente sección el análisis del tipo de azar que interviene en los procesos de selección natural, una vez que hayamos pasado revista a los tipos de procesos de selección estabilizadora, direccional y disruptiva.

Por otra parte, algunos biólogos evolucionistas sugieren que el mecanismo de selección natural, que produce poblaciones de organismos adaptados, eficaces para supervivir y reproducirse, es un mecanismo *causal*. Por ejemplo, al discutir sobre la capacidad “creativa” de la selección natural, Gould escribe que: “Si la variación sólo suministra la materia prima, si el cambio se acumula de manera imperceptiblemente gradual, y si la ventaja reproductiva de ciertos individuos proporciona la fuente estadística del cambio, entonces la selección natural debe entenderse como la *causa direccional* de la modificación evolutiva” (2002, p. 166). Por su parte, Kardong dice que: “La selección natural es la causa de la divergencia y diferenciación, pero no puede ser la causa directa de los mecanismos de aislamiento reproductivo [...] Pero una vez que la selección natural ha causado caracteres supervivientes en esas poblaciones como para divergir significativamente, el aislamiento reproductivo es un efecto lateral” (2005, p. 144). De manera indirecta: “La transmisión de las variaciones hereditarias de una generación a la siguiente está regida en gran parte por el proceso no aleatorio de la selección natural, aunque también hay un componente aleatorio que los genetistas llaman ‘*deriva genética*’” (Ayala, 2012, p. 49).

Estos autores no elucidan el significado de la noción de causa que atribuyen a procesos naturales de selección de organismos y poblaciones, pero, en todo caso, desde la época de Darwin, los evolucionistas rechazan las causas finales, en el sentido de que la selección se conduzca para cumplir con algún diseño preestablecido (véase Mayr, 1991, cap. 5). Más bien, consideran que los factores causales en ciertos procesos de selección son causas en el sentido de causa eficiente, aunque no las conciben, *à la* Laplace, como causas suficientes, deterministas, sino como condiciones naturales que producen ciertos efectos (antes que nada, la supervivencia) sólo de manera probabilista. Esto se refleja en ciertas formulaciones del principio de selección natural en términos probabilistas, como la propuesta por Brandon:

Típicamente (pero no necesariamente) hay variación entre los organismos dentro de una población reproductiva. Con frecuencia (pero no siempre) esta variación es (en algún grado) heredable. Cuando esta variación está causalmente conectada a una habilidad diferencial de supervivir y reproducir, probablemente sucederá una reproducción diferencial (2008, p. 2).

Como sea, lo que queda claro es que los procesos naturales de selección —como los procesos de selección estabilizadora, direccional y disruptiva— no son procesos deterministas, procesos que produzcan siempre los mismos efectos para todos los organismos con toda probabilidad.

Dada la complejidad de los procesos biológicos evolutivos, debemos considerar una noción apropiada de condiciones causales para la selección natural. Pienso que la siguiente noción resulta adecuada a este propósito: “En general, una conexión causal representa una conexión múltiple entre un grupo de causas y un grupo de efectos (la conexión uno-a-uno es un caso particular). Las varias causas que trabajan conjuntamente en un proceso dado forman una ‘estructura causal’” (Belis, 1973, p. 66). En adelante, adoptaremos esta noción de causalidad que comprende conexiones múltiples, muchos-a-muchos entre diversos factores, cuando nos refiramos a las complejas interacciones de organismos entre ellos y con factores bióticos y abióticos que conforman un ecosistema, que se dan en los procesos de selección natural.

3. TIPOS DE PROCESOS DE SELECCIÓN NATURAL

Al actuar sobre los diversos fenotipos que portan los organismos individuales producidos por la variación genética, la selección natural conduce el cambio evolutivo mediante procesos estabilizadores, direccionales y disruptivos. Estos procesos naturales seleccionan rasgos o caracteres en función de que resulten benéficos o perjudiciales en determinado medio ambiente. En una primera instancia, la selección estabilizadora, la más frecuente, elimina los fenotipos extremos cuando resultan desventajosos y favorece los fenotipos intermedios. La selección direccional, por su parte, elimina un fenotipo extremo si resulta perjudicial o nocivo, desapareciéndolo a la larga. Por último, cuando un fenotipo intermedio es deletéreo, la selección disruptiva actúa contra éste eliminándolo, a la vez que favorece a los fenotipos extremos y divide en dos a la población, dando lugar al fenómeno del polimorfismo, i. e., dos formas distintas de una misma especie (cfr. Kardong, 2005, pp. 114-115).

De tal suerte, sea por uno u otro de los anteriores procesos, algunos fenotipos son *preservados* y otros son *eliminados*. Este modo de operar de la selección ocasiona que ciertas poblaciones optimicen su aptitud (*fitness*) —capacidad de supervivencia y transmisión de genes— y alcancen el pico de una cima adaptativa (*adaptedness*) —adecuación al medio ambiente y forma de vida.

Ahora, para intentar elucidar cómo el azar interviene propiamente en la selección natural, y qué tipo de azar podría ser, debemos proceder a un nivel microevolutivo y, específicamente, concentrarnos en los procesos de preservación y eliminación de fenotipos: los procesos de selección estabi-

lizadora, direccional y disruptiva. En primera instancia, hay factores azarosos en la supervivencia y reproducción exitosa que provienen de la presión selectiva que ejercen factores ambientales, en constante cambio, en los fenotipos de organismos. Como señalan Lewontin y colegas, puesto que los caracteres de los individuos varían en forma, tamaño, color, etcétera, la presión selectiva al actuar sobre una población —conjuntamente con la selección sexual— retiene a algunos individuos y elimina a otros (cfr. Griffiths, et al., 1999, p. 113-116). Entonces, en una primera instancia, el azar en la selección natural provendría de la variabilidad genética combinada con la presión selectiva ejercida por un medio ambiente que cambia contingentemente. La preservación de ciertos organismos y la eliminación de otros serían, en virtud de los fenotipos de los organismos, efectos *aleatorios* de complejas interacciones de las poblaciones, que conforman y conforman un ecosistema, entre ellas mismas y con un medio ambiente local y concreto, debidos a la presión selectiva.

Debemos darnos cuenta que los organismos y las poblaciones que se someten a procesos de selección natural viven en, e interactúan con, determinado ecosistema. Si bien podemos, como hace Brandon, formular el principio de selección natural de manera abstracta y general, en cada caso particular de aplicación de ese principio hay un medio ambiente específico conformado por un complejo de recursos bióticos y condiciones abióticas, donde las poblaciones interactúan con ellas mismas —sea como depredadoras, presas, organismos patógenos o víctimas— y con el ambiente físico. Hablar de selección natural y adaptación involucra una idealización que simplifica el sistema biológico global, donde se elige alguna población o especie, abstrayéndola del resto del sistema, para considerar los procesos naturales —sean de selección estabilizadora, direccional o disruptiva— que esa población o especie sufre durante un periodo temporal. Esto, insistimos, es a la vez una abstracción y una idealización. Como Lewontin señala:

[...] no hay “un medio ambiente” en algún sentido independiente y abstracto. Así como no hay un organismo sin un medio ambiente, no hay un medio ambiente sin organismo. Los organismos no experimentan medios ambientes. Crean esos medios ambientes. Construyen su medio ambiente a partir de partes y piezas del mundo físico y biológico y lo hacen mediante su actividad propia³.

Gould también enfatiza esta situación cuando explica que por medio ambiente “[...] se entiende, por supuesto, el conjunto de factores bióticos y abióticos externos al organismo, aunque intrínsecamente trabados con él, y hasta definidos en gran medida por su presencia” (2012, p. 187).

Entonces, en algún sentido es inapropiado hablar de la selección de una población, separándola conceptualmente de su ecosistema. Al hacer esto,

sólo seríamos capaces de ver los procesos azarosos involucrados en función de esa población y de *nada más*. Si, al contrario, tomamos en cuenta el ecosistema o sistema biológico global, incluidos los elementos físicos, tal vez podríamos elucidar cómo intervienen factores azarosos en procesos de selección natural. Tenemos que considerar el azar en la selección natural con relación a los procesos de selección que producen preservación y eliminación de fenotipos en lugar de con relación a una población en particular. Vista la cuestión de este modo, el azar en la selección natural resulta ser *extrínseca* a esos procesos selectivos ya que proviene de múltiples y diversos factores contingentes en la compleja selección de fenotipos, en virtud de las interacciones internas del sistema biológico global y de factores fortuitos externos al mismo, desde cambios climáticos, atmosféricos, geológicos, hasta sucesos astronómicos como el impacto de meteoritos.

Esto significa que en los complejos procesos de supervivencia y éxito reproductivo de organismos, poblaciones y especies, confluyen procesos azarosos que son *extrínsecos* a las poblaciones que en fusión con los recursos bióticos y las condiciones abióticas conforman un ecosistema. Concebir a la selección natural como un mecanismo exento de cualquier factor azaroso es una idealización, y aunque podría ser legítima y permisible para ciertos propósitos es una simplificación en demasía irrealista e incluso contrafáctica.

El mecanismo de selección natural es indeterminista, y los procesos selectivos a que da lugar son estocásticos, con los fenotipos seleccionados como sus efectos aleatorios. Si desplazamos a los organismos y poblaciones como los *relata* de los mecanismos naturales de selección en favor de los procesos selectivos, sin separar conceptualmente a los organismos y poblaciones de los medios ambientes cambiantes en los que están integrados como elementos constitutivos, entonces podemos ver que el carácter azaroso de esos mecanismos selectivos es *extrínseco* a ellos, en virtud del ecosistema concreto en que están inmersos organismos y poblaciones. En otras palabras, los procesos de selección estabilizadora, direccional y disruptiva no operan afuera de cualquier medio ambiente, y por ello no podemos decir que intrínsecamente son deterministas o estocásticos (a diferencia de las mutaciones genéticas que podemos conceptualizarlas separadas del resto de los procesos genéticos y selectivos al ser producidas espontáneamente por el mecanismo de replicación). Sólo *extrínsecamente* con respecto a algún medio ambiente concreto esos mecanismos seleccionan fenotipos de organismos y poblaciones aleatoriamente, en virtud de una variedad de factores externos a ellos que son contingentes. De esta manera, los procesos de selección natural regidos por los anteriores mecanismos selectivos son *objetivamente* estocásticos de modo *extrínseco*, en función de un medio ambiente concreto.

En la siguiente sección expondré, a muy grandes rasgos, la noción de causalidad probabilista de Suppes para aplicarla después a los procesos selectivos recién revisados.

4. CAUSALIDAD PROBABILISTA

La idea básica de la teoría probabilista de la causalidad de Suppes (1970) es simplemente que las condiciones causales *aumentan la probabilidad* del efecto, o que si ciertas condiciones específicas aumentan la probabilidad de que acontezca un suceso, entonces éste es considerado como un efecto de aquéllas ⁴. El punto de partida de la teoría de Suppes es la noción de causa *prima facie*. En una primera definición Suppes establece que el suceso C es una causa *prima facie* del suceso E si y sólo si C precede temporalmente a E , la probabilidad de C es positiva, $P(C) > 0$, y la probabilidad condicional de E dado C es mayor que la probabilidad absoluta de E , $P(E | C) > P(E)$ ⁵.

Esta condición implica que la probabilidad condicional de E dado C es mayor que la probabilidad condicional de E dado no C : $P(E | C) > (P(E) | \neg C)$. Podemos agregar la condición que $P(E | C) < 1$, para eliminar la posibilidad de que la causa C determine el efecto E . Esto es, si no es el caso que $P(E | C) = 1$ entonces las causas serán probabilistas, causas que aumentan la probabilidad de que el efecto acontezca sin que lo determinen. Suppes no hace esto, lo que permite que la causalidad determinista sea un caso especial de su teoría.

Para asegurar que una causa *prima facie* sea una causa genuina, en lugar de espuria, Suppes elimina la posibilidad de que hubiera un suceso F anterior a C que cause a E , anulando a C como causa; esto es, él excluye que $P(E | CF) = P(E | F)$. La definición completa de la noción probabilista de causa es la siguiente:

C causa a E si y sólo si $P(E | C) > P(E)$ y no hay un factor F , anterior a C , tal que $P(E | CF) = P(E | F)$ y $P(E | CF) \geq P(E | C)$, dado que $P(F C) > 0$ (Suppes, 1970, pp. 12, 23 y 24) ⁶.

Estas nociones básicas de la teoría de la causalidad probabilista de Suppes se pueden aplicar para analizar las múltiples conexiones causales en los procesos de selección natural entre ciertas condiciones bióticas y abióticas que conforman un medio ambiente natural y los distintos rasgos alternativos que portan grupos o subpoblaciones de organismos que viven en ese medio ambiente.

Sean G y G' dos grupos o subpoblaciones de organismos de una población tal que difieren en que los miembros de G portan un rasgo R mientras que los de G' portan el rasgo alternativo R' . A la vez, sean C ciertas condiciones bióticas y abióticas del medio ambiente común a G y G' . Entonces, en consonancia con la anterior definición, si $P_C(R | C) > P_C(R)$

y no hay un factor F anterior a C tal que $P_G(R | CF) = P_G(R | F)$, donde $0 < P_G(R | C) < 1$, entonces las condiciones C causan probabilísticamente al rasgo R , en el sentido de que dichas condiciones C aumentan la probabilidad de que R se preserve en G . Al contrario, si $P_G(R' | C) < P_G(R')$ entonces las condiciones C son causalmente contrarias, adversas, con respecto al rasgo R' , en el sentido de que disminuyen las probabilidades de que R' se preserve en G' .

Podemos agregar que si para un grupo G^* y un rasgo R^* sucede que $P_{G^*}(R^* | C) = P_{G^*}(R^*)$, las condiciones C son causalmente neutras al rasgo R^* , en el sentido de que no intervienen en su preservación ni en su eliminación, al no aumentar ni disminuir su probabilidad absoluta.

La aplicación de las anteriores nociones a los procesos de selección estabilizadora, direccional y disruptiva se obtiene directamente, si consideramos que R' es el rasgo preservado mientras que el rasgo alternativo R es eliminado, en una n -ésima generación, como veremos en la siguiente sección.

5. REFORMULACIÓN PROBABILISTA DEL PRINCIPIO DE SELECCIÓN NATURAL

Suppes propone aplicar su teoría probabilista de la causalidad en teorías científicas. Así, escribe que:

Hay al menos tres diferentes géneros de marcos conceptuales que parecen apropiados para hacer aserciones causales. En cada uno de ellos, una medida básica de probabilidad más bien diferente será usada en cualquier aplicación de la definición 1. Un marco conceptual es el que provee una teoría científica en particular (1970, p. 13).

Entonces, usaré en esta sección unas nociones básicas de esa teoría de Suppes para formular el principio de selección natural, con factores causales, como un principio probabilista.

Una formulación sucinta del principio de selección natural darwinista centrada en la supervivencia de los organismos se debe a Ginnobili:

Los organismos que portan un rasgo r que cumple más efectivamente una función en un ambiente determinado a tienden a mejorar su supervivencia en a , tendiendo a mejorar en consecuencia, si r es heredable, el éxito reproductivo diferencial en a de este tipo de organismos ⁷ (2010, p. 45).

Podemos modificar esta formulación que usa la vaga expresión de “tendencia a mejorar” como una noción primitiva, remplazándolo por una expresión probabilista, de acuerdo con la teoría de Suppes, de la siguiente manera:

Sea R un rasgo heredable que portan ciertos organismos en una población, el cual cumple una función relevante en un medio ambiente M . Si R

aumenta la probabilidad de *supervivencia* S en M de los organismos que lo portan (con respecto a los organismos de esa población que no lo portan) —i. e., $P(S | R M) > P(S | \neg R M)$ — entonces R se convertirá en el rasgo predominante en esa población, y su posesión aumentará la probabilidad de éxito reproductivo diferencial.

Esto significa que el rasgo R contribuye *causalmente*, en interacción con ciertos factores en el medio ambiente M , a que aumente la probabilidad de supervivencia de los organismos que lo portan —y eventualmente, se convierta en el rasgo predominante en la población en cuestión. La condición de que el rasgo cumpla una función relevante hace las veces de la idea de Suppes, de que las causas sean estadísticamente relevantes al efecto. En nuestro contexto, lo que se está requiriendo con esa condición es que la función que cumpla el rasgo R sea relevante a la posibilidad de supervivencia o no de los organismos. Un rasgo que no contribuyera en absoluto a la posibilidad de que los organismos en cuestión se preserven o sean eliminados no calificaría como un rasgo a ser considerado en la anterior formulación.

También podemos formular el principio de selección natural en términos de la supervivencia diferencial S .

Sean dos rasgos alternativos R y R' , ambos heredables, en los grupos o subpoblaciones G y G' , respectivamente, de una misma especie. A la vez, sean C ciertas condiciones bióticas y abióticas del medio ambiente común a G y G' . Si $P_G(S | RC) > P_{G'}(S | R' C)$ entonces R será el rasgo predominante en una n -ésima generación en la especie en cuestión.

Esta noción afirma que las condiciones comunes C *causan* un aumento de la probabilidad de supervivencia en los organismos del grupo G , en virtud de que portan el rasgo R , mayor que el aumento en la probabilidad de supervivencia que causan en los organismos del grupo G' , los cuales portan el rasgo R' (esto podría cumplirse incluso si las condiciones C disminuyen la probabilidad de supervivencia de los organismos en G' que portan el rasgo R').

De lo anterior podemos derivar unas formulaciones probabilistas de los tipos de procesos selectivos direccional, estabilizador y disruptivo. Para los procesos de selección *direccional*:

Sea que las mismas condiciones C aumentan la probabilidad de supervivencia de los organismos en G que portan el rasgo R mientras que a la vez esa probabilidad es mayor que la probabilidad de supervivencia de los organismos en G' que portan el rasgo alternativo R' —i. e., $P_G(S | RC) > P_{G'}(S | C)$ y $P_G(S | RC) > P_{G'}(S | R' C)$. Entonces el rasgo R predominará en una n -ésima generación sobre el rasgo R' .

Esto significa que la selección del rasgo R está causada por las interacciones de los organismos que lo portan con las condiciones C en M , pero sólo probabilísticamente porque el valor de probabilidad P en cuestión es siempre menor que la unidad.

En los otros dos tipos de procesos de selección, estabilizadora y disruptiva, tendríamos que considerar unas ligeras modificaciones de esa noción. Para la selección estabilizadora incluir dos rasgos R' y R'' que serían los rasgos extremos eliminados mientras que para la selección disruptiva incluir otro rasgo R^* , alternativo a R , que fuese también seleccionado en uno de los extremos mientras que el rasgo R' intermedio es eliminado. Formalmente, para la selección *estabilizadora*:

Sea $P_G(S | RC) > P_G(S | C)$. Si $P_G(S | RC) > P_G(S | R'C)$ y $P_G(S | RC) > P_G(S | R''C)$. Entonces R es el rasgo intermedio que predominara a la n -ésima generación sobre los rasgos extremos R' y R'' , los cuales eventualmente serán eliminados.

De nuevo, esto significa que el R es causalmente seleccionado por las interacciones que guarda con las condiciones C en M . Para la selección *disruptiva*:

Sean $P_G(S | RC) > P_G(S | C)$ y $P_{G^*}(S | R^*C) > P_{G^*}(S | C)$. Si $P_G(S | RC) > P_G(S | R'C)$ y $P_{G^*}(S | R^*C) > P_G(S | R'C)$ entonces, en la n -ésima generación, los rasgos R y R^* predominarán sobre el rasgo R' , el cual será eliminado, mientras que los grupos de organismos G y G^* se separarán y aislarán reproductivamente uno del otro.

Igualmente, en este caso podemos decir que las interacciones de R y R^* con las condiciones C en M causan que sean seleccionados a las vez que las interacciones de R' con esas mismas condiciones causan que sea eliminado.

Podemos observar cómo se aplica en las tres anteriores nociones el concepto de causalidad múltiple de Belis. En los tres casos unas mismas condiciones C causan, por las complejas interacciones muchos-a-muchos de los organismos entre ellos y con el medioambiente, que algún rasgo sea preservado a la vez que algún otro rasgo sea eliminado. Que se dé uno u otro caso depende, por supuesto, de las diferencias entre los rasgos mismos y de cómo éstos interactúan, principalmente, con las condiciones bióticas.

Este tipo de formulaciones tienen la virtud de hacer expreso el papel causal en la selección natural que cumplen las condiciones C , a la vez que por el uso explícito de nociones probabilistas evita recurrir a los conceptos de tendencia, propensión y frecuencias que se encuentran en otras formulaciones del principio de selección natural.

6. CONCLUSIONES

Hemos visto que hay una aparente tensión entre la concepción causal de la selección natural y el azar que permea ciertos procesos selectivos. La tensión se da al concebir procesos causales en los que intervienen factores azarosos. Concebir la causalidad en la selección natural con un carácter probabilístico a la vez que se considera objetivamente el azar que interviene en ciertos procesos selectivos —alternativa que se ha abierto tácitamente en las últimas décadas en el campo de la biología evolutiva— aleja considerablemente a la teoría actual de la evolución de la concepción laplaceana, que adoptó Darwin, de un mundo causado de modo determinista así como de un azar epistémico como ignorancia de las causas verdaderas.

La reconciliación entre una causalidad indeterminista y un azar objetivo, óntico, en los procesos de selección natural hace plausible concebir el principio de selección natural como un principio probabilista. Este principio es a la vez causal e indeterminista. Causal porque las complejas interacciones de los organismos entre ellos y con el medio ambiente aportan las múltiples conexiones muchos-a-muchos entre causas y efectos en los procesos de selección natural. Indeterminista porque tales procesos están permeados de un azar objetivo que es extrínseco a los mecanismos selectivos, mismos que los producen.

Esto nos ha permitido, recurriendo a la noción de causalidad probabilista de Suppes, formular de modo explícito en términos probabilistas un par de versiones simples y generales del principio de selección natural, centradas en la supervivencia, así como de los tres tipos de procesos selectivos, que no son sino versiones específicas del principio general.

- 1 La teoría cuántica, al desterrar el determinismo causal del mundo subatómico, abrió la puerta para concebir que hay procesos causales con efectos aleatorios alternativos, cada uno con cierto valor de probabilidad de acontecer.
- 2 Usualmente las formulaciones que se encuentran en la literatura de la biología evolutiva del principio de selección natural *no* lo enuncian como un principio determinista. Los autores recurren, como podremos constatarlo adelante en varios casos, al formularlo a conceptos como tendencia, frecuencia, probabilidad o, explícitamente, azar.
- 3 Citado por Martínez (1997, p. 166) de Richard Lewontin, *Biology as Ideology. The Doctrine of DNA*, 1991 (p. 109).
- 4 Existen varias interpretaciones de la teoría matemática de las probabilidades, entre otras, se encuentran la subjetiva, la frecuencial, la propensista y la objetiva que interpreta a las probabilidades como medidas del azar óntico. En la literatura de biología evolutiva la interpretación más recurrida, sobre todo en genética, es la frecuencial (conocida también como 'estadística'), la cual Suppes asume tácitamente. De acuerdo con esta interpretación, en su versión finitista, la probabilidad de un suceso *S* consiste en la frecuencia con la que *S* ocurre relativamente a una clase de referencia (véase, Salmon 1966). Como una consecuencia de su definición, esta interpretación es inaplicable a procesos singulares que acontecen sólo una vez. Esto representa una grave limitación si se consideran a las especiaciones, los procesos de transformación de una especie en otra distinta, como procesos singulares. Aquí adoptaré la interpretación objetiva como medida del azar óntico, no epistémico, considerando que este tipo de azar interviene en los procesos de selección natural. Sea como sea, lo que sostengo adelante podría ser aceptable, en buena medida, por alguien que asuma la interpretación frecuencial o estadística de la probabilidad si donde escribo "rasgo predominante" se lee "rasgo más frecuente".
- 5 He suprimido los subíndices que indican la precedencia temporal. Asumiremos que todas las probabilidades no son nulas, en particular, que $P(E) > 0$.
- 6 De aquí en adelante supondré que las causas consideradas son genuinas. También asumimos un orden temporal en los sucesos *C* y *E*, es decir, que las causas preceden a sus efectos.
- 7 Ginnobili formula de una manera más completa el principio de selección natural darwiniano, considerando otros efectos, además del de la supervivencia, cuando un rasgo cumple efectivamente cierta función, como son la capacidad de emparejarse, la fecundidad y la capacidad de esparcir simiente en los organismos que portan ese rasgo. Para simplificar, aquí consideramos únicamente el efecto de supervivencia, el cual, como hemos anotado, tiene prioridad.

BIBLIOGRAFÍA

- Ayala, Francisco J. (2012), *Evolución: las grandes cuestiones* (trad. Joandomènec Ros), Barcelona: Ariel.
- Belis, Mariana (1973), "On the causal structure of random process", en R. J. Bogdan y I. Ninniluoto (eds.), *Logic, Language and Probability*. Dordrecht-Holland, D. Reidel, pp. 65-77.
- Bohm, David (1957), *Causalidad y azar en la física moderna* (trad. Daisy Learn). México, UNAM, 1959.
- Brandon, James (2008), "Natural selection", en E. M. Zalta (ed.), *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. <http://plato.stanford.edu/entries/natural-selection>.
- Eldredge, Niles (1998), *The Pattern of Evolution*. New York: Freeman.
- Ginnobili, Santiago (2010), "La teoría de la selección natural darwiniana", *Theoria* 67: 37-58.
- Griffiths, Anthony J. F., William M. Gelbart, Jeffrey H. Miller y Richard C. Lewontin (1999), *Genética moderna* (trad. Francisco J. Murillo Araujo, et al). Madrid: McGraw Hill Interamericana, 2000.
- Gould, Stephen Jay (2002), *La estructura de la teoría de la evolución* (trad. Ambrosio García Leal). Barcelona: Metatemas.
- Kardong, Kenneth V. (2005), *An Introduction to Biological Evolution*. New York: McGraw-Hill.
- Kitcher, Philip (2001), *El avance de la ciencia* (trad. Héctor Islas y Laura Manríquez). México: UNAM.
- Martínez, Sergio (1997), *De los efectos a las causas. Sobre la historia de los patrones de explicación científica*. México: Paidós/UNAM.
- Mayr, Ernest (1992), *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo* (trad. Santos Casado de Otaola). Barcelona: Crítica.
- Monod, Jacques (1971), *El azar y la necesidad* (trad. Francisco Ferrer Lerín). Barcelona/Caracas: Barral/Monte Ávila Editores.
- Salmon, Wesley (1966), "The foundations of scientific inference", en R. G. Colodny (ed.), *Mind and Cosmos*. Pittsburg: University of Pittsburg Press, pp. 135-257.
- Suppes, Patrick (1970), *A Probabilistic Theory of Causality*. Amsterdam: North-Holland.