
LA TEORÍA DE EVOLUCIÓN POR SELECCIÓN NATURAL COMO PREMISA DE LA INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA

LUIS MARONE, FERNANDO MILESI,
RAFAEL GONZÁLEZ DEL SOLAR, EDUARDO T. MEZQUIDA,
JAVIER LOPEZ DE CASENAVE y VÍCTOR CUETO

La teoría de evolución por selección natural (TESN) es un sistema hipotético-deductivo que integra a las ciencias biológicas y les aporta racionalidad (Laudan, 1977). Articulada con hipótesis y datos propios de cada subdisciplina, actúa como premisa para generar deductivamente enunciados que suelen constituir el punto de partida de la investigación biológica. En el contexto de esta tradición científica se inserta la tarea de muchos ecólogos, que registran e interpretan evidencia de adaptación en organismos o de convergencia de patrones en comunidades naturales (los cuales se suponen derivados del proceso de adaptación en la escala individual).

Metodológicamente, la TESH es una fuente de inspiración, pero también un marco conceptual que fija o limita los alcances de la investigación ecológica, por lo que buena parte del destino de la ecología como ciencia está ata-

do al de la TESH (Peters, 1991). En lo que sigue analizaremos el estatus epistemológico de la TESH cuando se articula con hipótesis y datos de la ecología. Con ese objetivo, centraremos nuestra reflexión en el papel de la selección natural como mecanismo promotor de *adaptaciones* (o sea, microevolución) pero no de especiación (o sea, macroevolución), aun cuando pensamos que adaptación y especiación pueden ser, en muchos casos, resultados de un mismo proceso.

La Teoría de Evolución por Selección Natural

La selección natural es un mecanismo cuya ocurrencia depende de un conjunto de sucesos independientes en la naturaleza. El argumento deductivo que describe el proceso fue propuesto originalmente por Charles Darwin (1859) y puede formularse como sigue: (1) las poblaciones naturales pueden incrementar

su densidad a un ritmo geométrico, (2) pero como los recursos son limitantes, (3) el ambiente impone una presión selectiva que da lugar a una *lucha por la existencia*. (4) Los organismos muestran variabilidad fenotípica en caracteres que son relevantes para dicha lucha, por lo que dentro de las poblaciones (5) hay mortalidad no aleatoria –o diferencial– con respecto a esos caracteres (esto es, ocurre *selección natural*). Como (6) al menos parte de la variabilidad fenotípica es heredable, luego (7) el cambio evolutivo resulta cuando procrean los sobrevivientes de (5), es decir, cuando ocurre *descendencia con modificación* (adaptado a partir de Naylor y Handford, 1985).

Grant (1986) describe un ejemplo de ese proceso cuando sugiere que el aumento del tamaño medio del pico que él y sus colegas registraron en la población de *Geospiza fortis*, ave granívora de la Isla Daphne Major del archipiélago de las Galápagos, constituyó

PALABRAS CLAVE / Evolución / Selección Natural / Epistemología / Ecología /

Recibido: 20/09/2001. Modificado: 31/01/2002. Aceptado: 18/02/2002

Luis Marone. **Licenciado en Ecología, Universidad Nacional de la Plata. Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de San Luis. Investigador de Carrera, CONICET. Director, Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), IADIZA. Dirección: IADIZA, Casilla de Correo 507, 5500 Mendoza, Argentina. e-mail: lmarone@lanet.com.ar.**

Fernando A. Milesi. **Licenciado en Ciencias Biológicas y Estudiante Doctoral, Universidad de Buenos Aires (UBA).**

Rafael González del Solar. **Biólogo y Estudiante Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba. Profesor de Epistemología y Metodología de la Investigación Científica, Universidad de Congreso, Mendoza, Argentina.**

Eduardo Tomás Mezquida. **Doctor en Biología, Universidad Autónoma de Madrid.**

Javier Lopez de Casenave. **Licenciado y Doctor en Ciencias Biológicas, UBA. Docente e Investigador, Departamento de Ciencias Biológicas, UBA.**

Víctor R. Cueto. **Licenciado y Doctor en Ciencias Biológicas, UBA. Investigador, Departamento de Ciencias Biológicas, UBA.**

Todos los autores son miembros del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), IADIZA, y FCEyN, UBA.

una respuesta adaptativa a la disminución de la disponibilidad de semillas relativamente pequeñas en la isla después de una sequía severa. El argumento del cual se infiere esta hipótesis indica, en primer lugar, que la disponibilidad de semillas se hizo limitante por causa de la sequía e impuso una fuerza selectiva que provocó cierta *lucha por la existencia* en una población de aves que ya contaba con variabilidad en el carácter 'tamaño del pico'. Hubo así mortalidad diferencial por inanición (*selección natural*), muriendo más aves con picos pequeños que con picos grandes porque las últimas contaban con lo que, a la postre, fue un carácter adecuado a las nuevas condiciones ambientales (esto es, una *adaptación*). Estas aves eran capaces de alimentarse de las semillas más grandes y duras, aún disponibles en el ambiente cuando las semillas pequeñas ya se habían hecho muy escasas. Como el tamaño del pico es un carácter heredable, la *descendencia con modificación* aumentó la proporción de individuos con picos grandes en la población (Grant, 1986).

Hay muchos otros ejemplos de descendencia con modificación en la naturaleza (Endler, 1986), aunque no puede decirse que constituyan una muestra al azar de todos los caracteres, organismos y ambientes que deberían analizarse para otorgar un apoyo inductivo convincente a la premisa de selección natural (Gould, 1983).

Algunas Críticas al Programa Adaptacionista

A pesar de su saludable apariencia, el estatus científico de la TESN ha sido criticado tanto en ámbitos biológicos (por ejemplo Peters, 1976; 1991, Gould y Lewontin, 1979) como filosóficos (por ejemplo Brady, 1979).

Algunas de esas críticas están relacionadas con la conocida objeción de Karl Popper (1972; 1974a) acerca de que es imposible concebir datos que pongan en serios aprietos a la TESN, porque cualquier resultado empírico puede ser reinterpretado *ad hoc* para terminar siendo consistente con la misma. Aun cuando se acepta que formula algunas predicciones, se objeta que la teoría no suele ser considerada refutada cuando esas predicciones no coinciden con las observaciones. En otras palabras, a pesar de los aparentes requisitos de variabilidad, heredabilidad y selección presentes en sus premisas, la TESN acepta versiones contrarias de los mismos (por ejemplo, poblaciones genéticamente idénticas, caracteres no heredables, falta de selección de determinado carácter), haciéndose

consistente con resultados tan dispares como descendencia con modificación, estabildad (o sea, descendencia sin modificación) o extinción (Peters, 1991).

Estas objeciones llevaron a Peters (1976) a proponer que la TESN no es sino una "tautología", definida como un constructo sobre cuyo grado de verdad no se decide, en última instancia, a través del análisis empírico. Los alcances del problema pueden ilustrarse usando un ejemplo clásico. El cambio de colores sufrido por las poblaciones de la polilla *Biston betularia* después de que la contaminación industrial redujera la cobertura de líquenes en los árboles de los alrededores de Londres es consistente con la TESN y puede tomarse como evidencia a su favor (o sea, como evidencia de adaptación). Sin embargo, dice Peters (1991), si el color de la polilla no hubiera sufrido las famosas y publicitadas modificaciones, seguramente nadie hubiese estado dispuesto a considerar refutada a la TESN. El punto conflictivo es que, para que una teoría pueda ser considerada científica, su alcance (o su poder explicativo) no debería aumentar más allá de cierto límite: no se puede pretender que una teoría se adecue a todas las situaciones posibles so pena de transformarla en irrefutable. En especial, es deseable que una misma teoría científica no cobije en su seno hipótesis contrarias (por ejemplo, contradictorias) y que no sea compatible con pruebas empíricas contrarias (Bunge, 1985).

Como puede verse, la crítica de Peters (1991) no se limita a indicar que la TESN incluye entre sus premisas el conocido razonamiento circular *La evolución es la supervivencia de los más aptos; y los más aptos son los que sobreviven* (Haldane, 1935; Brady, 1979; Sober, 1984; Naylor y Handford, 1985; Brandon, 1990). Tampoco afirma que sus hipótesis constituyentes, como las de variabilidad, heredabilidad o selección no se puedan poner a prueba de manera individual. La objeción es más amplia y severa: debido a que la TESN no excluye de su poder explicativo ningún caso posible, la evidencia empírica no parece poder afectar seriamente su grado de verdad. Así, la TESN es irrefutable y, por consiguiente, algunos filósofos no la consideran suficientemente científica (Popper, 1972; 1974a).

Supuestos Filosóficos y Supuestos Científicos en la Ecología

Como puede verse en los ejemplos citados, la limitación metodológica de la TESN se traslada a la investigación ecológica, porque esta última

incorpora a la TESN entre sus premisas. En otras palabras, pasa a ser uno de tantos supuestos que los ecólogos afirman, conscientemente o no, al hacer investigación, especialmente durante la puesta a prueba de sus hipótesis. Los ecólogos conocen la importancia de este supuesto en particular. Por ejemplo, para Quenette y Gerard (1993) la TESN es "el principio de inteligibilidad de toda la biología", y para Wolff (2000) "la teoría darwiniana es el *paradigma central y unificador* de todas las ciencias biológicas".

Aunque la objeción de que la TESN es irrefutable ha recibido mucha atención en ámbitos evolutivos y filosóficos (por ejemplo Brady, 1979; Williams, 1981; Ruse, 1982), los ecólogos no suelen reflexionar explícitamente sobre las consecuencias que esa crítica puede tener para sus investigaciones. Sin embargo, la reflexión se hace imprescindible y, para llevarla a cabo, es necesario distinguir los distintos tipos de supuestos que enmarcan la actividad científica.

Cuando hacemos investigación los científicos adherimos de manera inevitable, tácita o explícitamente, a numerosos supuestos (Bunge, 1998; Llambí, 1998). Un conjunto importante de ellos son supuestos *filosóficos* (también llamados "metafísicos" por empiristas lógicos y racionalistas críticos), de los cuales la epistemología enseña —para disgusto de quienes son poco propensos a la reflexión filosófica— que no pueden validarse completamente usando medios racionales y empíricos (Bunge, 1997, especialmente el Capítulo XI). Así, por caso, no se puede verificar experimentalmente que el mundo externo sea real e inteligible o que sea posible alcanzar algunas verdades objetivas (aunque sí es posible argumentar acerca de la *conveniencia* de adoptarlos debido a sus *consecuencias*; véase por ejemplo Popper, 1945). Estos supuestos filosóficos son axiomas que se afirman, pero que generalmente no se revisan, durante el proceso de investigación científica.

Otro conjunto de supuestos, más terrenales, son los supuestos *científicos*. Estos, a diferencia de lo que ocurre con los supuestos filosóficos, pueden ser puestos a prueba, en principio y trabajosamente, con la ayuda de la razón y la experiencia. Son hipótesis presupuestas, como aquellas propias del *marco teórico* (por ejemplo, para el ecólogo evolutivo, ciertos enunciados de la TESN como los de variabilidad fenotípica, heredabilidad, selección natural o adaptación), *hipótesis auxiliares* (por ejemplo, enunciados propiamente biológicos tales como los que afirman que las poblaciones naturales tienen la potencialidad de crecer "geo-

métricamente” o que sus recursos son finitos, u otros más metodológicos, como el caso de los supuestos que subyacen a las técnicas empleadas), y *datos preexistentes* que se afirman a modo de hipótesis (por caso, que durante una sequía disminuyó la abundancia de semillas pequeñas).

El conjunto de ambos tipos de supuestos conforma un sistema de enunciados que enmarca la puesta a prueba de cualquier hipótesis o teoría y que se afirma junto con ella para obtener por deducción una consecuencia observable (predicción) cuya correspondencia con la realidad se va a evaluar (Figura 1). A propósito, Bunge parece haber sido uno de los primeros metacientíficos en advertir el papel de estos presupuestos en la puesta a prueba de teorías científicas (véase Scheurer, 1979). En ese sistema, los supuestos científicos deben hallarse, al menos en principio, tan sujetos a revisión y refutación como la propia hipótesis que se pone a prueba.

Por ello, los enunciados de la TESN deberían ser vulnerables a los resultados ecológicos adversos. Durante el proceso de investigación, los ecólogos deberíamos estar dispuestos a revisar el grado de verdad tanto de los enunciados derivados de la teoría ecológica específica como de la TESN, porque estos últimos forman parte del marco teórico de la primera. De lo contrario, estaríamos tratando a la TESN como un supuesto filosófico, un axioma no completamente justificable por los medios habituales de la ciencia.

Ahora bien, ¿revisamos frecuentemente el estatus de los enunciados de la TESN durante la indagación ecológica? ¿Concebimos que durante ese proceso pueden aparecer pruebas al menos potencialmente refutatorias de la propia TESN?

Investigación Ecológica en el Desierto del Monte

Como ejercicio, trataremos de responder esas preguntas utilizando algunos resultados de nuestro programa de investigación en ecología de comunidades de desierto. Aunque el número y variedad de enfoques de nuestros estudios no proveen de manera alguna una muestra adecuada para decidir sobre el grado de verdad de la TESN (Gould, 1983), emprendemos esta reflexión usando nues-

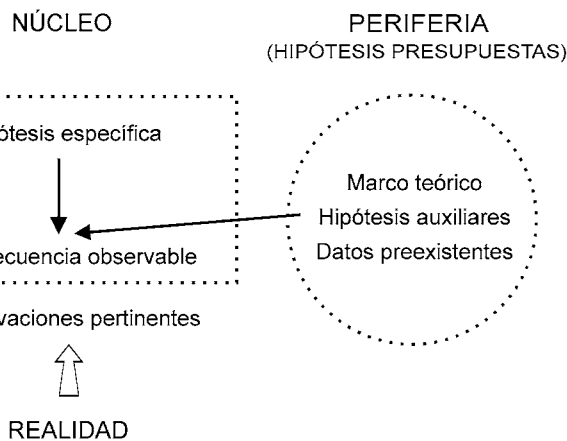


Figura 1. Esquema de las relaciones entre la hipótesis específica y los supuestos científicos (periferia) durante la puesta a prueba de hipótesis. Las flechas finas indican una relación deductiva. Los orígenes de las flechas están en las premisas de esas relaciones, en tanto que las puntas indican la consecuencia deductiva (por ejemplo, la “consecuencia observable”). La flecha gruesa simboliza la instancia empírica. Los enunciados de la teoría de evolución por selección natural forman parte del “marco teórico” durante la puesta a prueba de muchas hipótesis ecológicas.

tros propios datos con el fin de aumentar nuestro compromiso con las respuestas a las cuales arribemos. Queremos evitar así la tentación de criticar a la TESN desde un punto de vista puramente epistemológico, olvidando el contacto que a diario mantenemos con ella como ecólogos.

Durante la última década hemos llevado a cabo estudios sobre la ecología reproductiva y alimentaria de seis especies de aves granívoras (Figura 2) que habitan la Reserva de Biósfera de Nacuñán, en la porción central del desierto del Monte en Argentina. Un objetivo de esos estudios fue identificar potencia-



Figura 2. Los seis emberizinos granívoros estudiados en Nacuñán. Todos están dibujados en la misma escala. Las especies son *Poospiza torquata* (TOR), *Poospiza ornata* (ORN), *Phrygilus carbonarius* (PHR), *Zonotrichia capensis* (ZON), *Saltatricula multicolor* (SAL) y *Diuca diuca* (DIU).

les presiones selectivas impuestas por el ambiente que pudieran ser responsables de moldear determinados caracteres comportamentales o morfológicos de las aves. Si halláramos evidencia de esas presiones, adhiriendo al supuesto de uniformismo (o sea, que en el pasado actuaron fuerzas selectivas semejantes a las actuales), postularíamos hipótesis verosímiles sobre respuestas adaptativas de las aves.

Nos preguntamos si la depredación de nidadas podría haber mol-

deado los patrones de selección del hábitat de nidificación de las aves. Luego de varios años de estudiar el destino de las nidadas naturales (Mezquida, 2000) encontramos que el éxito reproductivo de las aves granívoras en Nacuñán era menor que el 10%, y que la depredación explicaba el fracaso de la mayoría de esas nidadas (Mezquida y Marone, 2001). Postulamos, por tanto, que la depredación es una fuerza selectiva importante que moldea la selección de sitios donde nidificar. Registramos evidencia de que las aves seleccionaban efectivamente sitios específicos de nidificación, tanto en la escala de planta, como de microhábitat y de mesohábitat. Sin embargo, los resultados indicaron que los sitios seleccionados no fueron aquellos que sufrían menor

depredación. En la escala de planta, incluso, algunos pies vegetales muy seleccionados como el chañar, *Geoffroea decorticans*, sufrían niveles máximos de depredación (Mezquida, 2000).

De la misma manera, la distribución espacial del alimento podría haber moldeado patrones de selección de sitios de alimentación por las aves granívoras, ya que en Nacuñán, como en otros desiertos, la distribución de las semillas en el banco de suelo es muy heterogénea en la escala de microhábitat (por ejemplo, en el invierno de 1998 hubo unas 1000-1500 semillas de gramíneas

por m² en suelo desnudo y bajo árboles, pero alrededor de 7000 semillas de gramíneas por m² debajo de los arbustos altos y las gramíneas; L. Marone, datos no publicados). Postulamos, entonces, que esa distribución espacial del recurso actúa como fuerza selectiva, por lo que esperaríamos un uso no aleatorio de los micrositios por parte de las aves. Sin embargo, el resultado de un experimento de oferta de semillas realizado en el campo sugiere que el uso de los micrositios de alimenta-



Figura 3. Chingolo (*Zonotrichia capensis*) alimentándose en un área sin cobertura vegetal ni mantillo donde, en promedio, hay menos semillas en el suelo desnudo que en los sitios ubicados bajo árboles y arbustos.

ción no sigue el patrón esperado: todos los tipos de micrositio fueron utilizados e, incluso, los sitios sin cobertura y con suelo desnudo (Figura 3), que poseen menos semillas a lo largo de todo el año, fueron más usados que lo esperado por azar (F. Milesi, datos no publicados).

Finalmente, nos preguntamos si ciertas características del recurso alimentario (semillas) podían estar asociadas a algunas características morfológicas de las aves. En Nacuñán, el tamaño de las semillas consumidas por las aves varía en más de un orden de magnitud (0,06 a 0,70mg) (Marone *et al.*, 1998). Dado que el pico es el primer “filtro” del tipo de alimento que las aves pueden ingerir, postulamos que la variación en el tamaño de semillas disponibles actúa como fuerza selectiva, moldeando las dimensiones del pico de las aves (Figura 2). De ser así, esperaríamos una relación positiva y significativa entre las dimensiones del pico y el tamaño de las semillas consumidas. Evaluamos esta hipótesis comparando el peso de las semillas en la dieta y las medidas del pico tanto en el nivel específico como en el individual, pero en ningún caso encontramos la relación esperada (Lopez de Casenave, 2001). Debido a que la dieta de las aves en el campo puede reflejar la acción de otro tipo de restricciones distintas a las impuestas por el tamaño del alimento (por ejemplo, la disponibilidad diferencial de las semillas), evaluamos también aquella relación estudiando las preferencias de las aves por las semillas en condiciones controladas, en el laboratorio. Tampoco encontramos una asociación positiva entre el tamaño del pico y el peso promedio de las semillas preferidas (Cueto, Marone y Lopez de Casenave, datos no publicados).

En resumen, postulamos tres posibles fuerzas selectivas (alta depredación de nidadas, distribución heterogénea de semillas en el suelo, variabilidad en el tamaño de las semillas) y las medimos en la naturaleza. Las fuerzas fueron importantes, por lo que usamos la TESN y algunos datos ecológicos como premisas para deducir un conjunto de predicciones pasibles de ser puestas a prueba (o sea, predicciones sobre *adaptaciones*). Más allá de toda duda que resulte razonable en relación con lo que sabemos hoy, no encontramos las adaptaciones esperadas. Volviendo al ejercicio propuesto, nos preguntamos si estábamos dispuestos, a la luz de esos resultados desfavorables para la interpretación adaptacionista, a abandonar la TESN como fuente de inteligibilidad del programa de investigación. La respuesta fue negativa. Continuamos pensando que la TESN es una herramienta útil y una premisa importante de nuestros razonamientos ecológicos. Alguien podría decir, con cierta razón, que semejante obstinación no es propia del método científico (Gould y Lewontin, 1979). Pero hay buenas razones para justificar, aunque seguramente no en forma completa, esta actitud conservadora. Veamos algunas de ellas.

Limitaciones de la Refutabilidad como Criterio de Cientificidad

En primer lugar, el de refutabilidad es un criterio de cientificidad o demarcación que no todos están dispuestos a adoptar sin oponer razonables objeciones (por ejemplo Lakatos, 1974; Bunge, 1998). El mismo Popper hizo hincapié, en escritos posteriores a *La Lógica de la Investigación Científica* (Popper, 1935), en

que su criterio de demarcación es, ante todo, una *propuesta* metodológica cuya aplicación requiere cierta flexibilidad (por ejemplo, ver Popper, 1974b). Además y más importante aún, la historia de la ciencia muestra ejemplos de teorías parcialmente refutadas a las que se considera no sólo científicas, sino parcialmente verdaderas (por ejemplo, la mecánica newtoniana). A la vez, hay teorías refutables, o al menos parcialmente refutables, que no parecen reunir las condiciones mínimas para ser consideradas científicas (por caso, la doctrina que afirma la influencia de los astros sobre las acciones cotidianas de los seres humanos). En consecuencia, la adopción de la refutabilidad como criterio único de buena ciencia no está justificada desde el punto de vista metodológico (Lakatos, 1974; Bunge, 1998).

Por ello, en la práctica, el criterio de refutabilidad se distiende cuando se acepta como legítima la posibilidad de modificar las hipótesis propias de la “periferia” de una teoría ante la alternativa de descartarla (Figura 1). De allí que Lakatos (1974) utilizase el nombre de “cinturón de seguridad” para el conjunto de hipótesis presupuestas por toda hipótesis o teoría científica que se pone a prueba empíricamente. Esta expresión, sin embargo, no es demasiado recomendable, debido a que parece sugerir que su “función” es la de “proteger” a las hipótesis específicas, cuando en realidad se trata de un elemento inevitable de la puesta a prueba. En ese contexto, la TESN (en tanto *hard core* o *núcleo* del programa adaptacionista) no pierde cientificidad al hacerse inmune a la refutación cuando un ecólogo rechaza una historia adaptativa (por ejemplo, que se seleccionan aquellos sitios de nidificación sujetos a menor depredación) y la reemplaza por otra del mismo tipo (por caso, que se seleccionan aquellos sitios donde es más fácil construir nidos) en lugar de acudir a otro tipo de explicación (por ejemplo, una no adaptativa), como reclamaban Gould y Lewontin (1979) en su artículo clásico sobre las limitaciones del programa adaptacionista. Pero el argumento contra el refutacionismo tal como lo plantea Lakatos (1974) no resuelve el problema porque lleva a una regresión al infinito (Peters, 1991). Más aún, la moderna filosofía de la ciencia provee mejores razones para no aceptar que la refutabilidad sea un criterio único o universal de buena ciencia y, a la vez, reclama un papel más importante para la verificación del que algunos filósofos están dispuestos a aceptar.

En esta línea se inscribe la propuesta de Mario Bunge (1985; 1998), quien afirma que la confirmabilidad, si bien no es suficiente, es necesaria

para que una teoría pueda ser considerada científica. Para este autor, la TESN es un *sistema de teorías* y no una teoría propiamente dicha y, en la medida en que estos sistemas son más generales y profundos, se hace más difícil ponerlos a prueba *in toto*. Por ello, sólo pueden validarse empíricamente de modo indirecto, a través de la puesta a prueba de sus teorías componentes. Como consecuencia, un *sistema de teorías* es confirmable pero no refutable (Mahner y Bunge, 1997). Bunge (1998) intenta hacer justicia a las complejidades de la contrastación de este tipo de teoría proponiendo, no un único criterio epistemológico de científicidad, sino un conjunto de ellos, entre los que destaca la *consistencia externa* (o sea, el grado de acuerdo de cualquier enunciado con el resto del conocimiento científico). La puesta a prueba de teorías se transforma así en un ejercicio a la vez empírico y racional (Bunge, 1998).

Pero hay aún otro argumento contra la refutabilidad como criterio único de científicidad. La exigencia de refutabilidad deja a la ciencia sin la posibilidad de tratar los eventos accidentales (contingencia histórica) y aleatorios propios de ciertos procesos naturales, puesto que estos sucesos son descriptos por enunciados existenciales y probabilísticos. Y la ecología evolutiva debe estudiar un mundo con contingencia y variabilidad (Ricklefs y Schluter, 1993). El racionalismo crítico no parece estar preparado metodológicamente para dar cuenta de los eventos accidentales porque éstos limitan la capacidad predictiva de las teorías. Esta doctrina tampoco parece ser capaz de manejar eficientemente la variabilidad de la naturaleza debido a que las hipótesis ecológicas se ponen a prueba frecuentemente usando el muestreo y la inferencia estadística, técnicas inductivas que tornan irrefutables a las hipótesis según los cánones del hipotético-deductivismo popperiano (Popper, 1972).

Aunque la filosofía de la ciencia sigue apreciando la capacidad predictiva y la refutabilidad como características deseables de las teorías científicas (Bunge, 1985), también enseña que la ciencia es más que predicción y refutación. ¿Habrà que saludar entonces al envidiable estatus científico del supuesto de selección natural, a la par que abandonar el requisito de refutabilidad como indicador de buena ciencia y la predicción teóricamente controlada como objetivo importante de la misma?

La TESN como Supuesto Científico y no como Axioma Metafísico

Para profundizar el análisis parece imprescindible recurrir a

nuestras actitudes como científicos en la vida diaria [véase en Sokal y Bricmont (1999) una reflexión acerca del papel que tiene el sentido común en la conformación del conocimiento humano fiable]. Podemos preguntarnos, por ejemplo, si en la práctica científica se considera a la capacidad predictiva y la refutabilidad como requisitos importantes para evaluar manuscritos, tesis doctorales y proyectos de investigación. Si la respuesta fuera negativa, el dilema quedaría resuelto. Sin embargo, nuestra impresión es que casi siempre se exige que esos trabajos incluyan predicciones claras y precisas, y que esas predicciones sean refutables. Si estamos en lo cierto, parece apropiado preguntarse por qué exigimos ciertos cánones de científicidad en la escala ecológica que suspendemos (¿acríticamente?) cuando se trata de la TESN.

Una parte de la respuesta ya fue dada al analizar las razones por las cuales el requisito de refutabilidad parece no ser suficiente para caracterizar a la buena ciencia. La TESN no es capaz de predecir cambios o adaptaciones específicas porque depende no sólo de *leyes biológicas* sino también de *accidentes históricos*. Ese estado de cosas no socava el estatus científico de la TESN (Mahner y Bunge, 1997). Sin embargo, nuestra impresión es que tal respuesta no debe tomarse como una invitación al conformismo. No puede ser una excusa para cruzarse de brazos ante la baja capacidad predictiva *actual* de la teoría. No debe usarse como argumento para transformar la ciencia evolutiva en un relato de historias poco probables. Por el contrario, esa respuesta es una invitación enfática a profundizar la investigación en biología evolutiva. A buscar las leyes biológicas que aún puedan permanecer desconocidas y a seguir intentando mejorar la capacidad predictiva de la teoría.

Un camino promisorio para conseguir esos objetivos es el que propone la investigación interdisciplinaria mediante la integración de ecólogos y otros biólogos evolutivos (en particular, genetistas y biólogos moleculares) en programas de investigación comunes. En ellos se podría revisar, por ejemplo, algunos enunciados un tanto vagos de la TESN, como el que indica que las mutaciones ocurren *al azar*. La interpretación más adecuada de esta afirmación es simplemente que las mutaciones no ocurren *porque* vayan a ser beneficiosas para el individuo portador, si no que suceden *independientemente* de su efecto (Sober, 1984). Sin embargo, la expresión *al azar* puede interpretarse erróneamente como que las mutaciones son sucesos *equiprobables*. Si esto fuera cierto, todas las hi-

pótesis sobre adaptaciones serían igualmente plausibles y, por lo tanto, la capacidad predictiva de la TESN sería mínima. Pero las mutaciones no ocurren aleatoriamente en el genoma, sino que algunas regiones (los *hotspots*) son más propensas a mutar que otras (Li, 1997). Este escenario invita a desarrollar programas de investigación con el objeto de encontrar nuevas leyes (probabilísticas) sobre adaptaciones, las cuales podrían aumentar la capacidad predictiva de la TESN.

No sólo es correcto epistemológicamente concebir a la TESN como un *supuesto científico* (y no *filosófico*) sino que también puede ser muy beneficioso para la investigación ecológica. Según esta perspectiva, la TESN es un sistema de enunciados sujetos permanentemente a revisión, inciertos y provisionales –aunque racional y empíricamente verosímiles– como cualquier hipótesis científica (González del Solar y Marone, 2001). Esa manera de interpretarla nos permite a los ecólogos continuar usando la TESN para motorizar nuestra investigación mientras seguimos intentando mejorarla o modificarla. Corolario: la ecología (¡afortunadamente!) todavía necesita ser pensada y criticada por biólogos y biofilósofos; y esto incluye a sus supuestos más establecidos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue presentado originalmente en una mesa redonda sobre “Adaptación y Optimización en Ecología”, durante la Primera Reunión Binacional (Chile-Argentina) de Ecología, San Carlos de Bariloche, abril de 2001. Los autores agradecen a Mariana Lozada, Ana Ladio y Marcelo Aizen por su invitación. Mario Bunge y un revisor anónimo aportaron valiosas sugerencias. CONICET y FONCYT (Pict BID 01-03187), Argentina, financiaron en los últimos años. Contribución N° 17 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes) del IADIZA y la FCEyN (UBA).

REFERENCIAS

- Brady RH (1979) Natural selection and the criteria by which a theory is judged. *Sys. Zool.* 28: 600-621.
- Brandon RN (1990) *Adaptation and environment*. Princeton University Press. Princeton. 226 pp.
- Bunge M (1985) *Teoría y Realidad*. Ariel. Barcelona. 303 pp.
- Bunge M (1997) *Ciencia, Técnica y Desarrollo*. Sudamericana. Buenos Aires. 231 pp.
- Bunge M (1998) [1967] *Philosophy of Science. From explanation to justification* (Vol. 2). Revised edition. Transaction Publishers. New Brunswick. 423 pp.

- Darwin C (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. First edition. Murray. London. Reeditado por E. Mayr. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts (1964). 502 pp.
- Endler JA (1986) *Natural selection in the wild*. Princeton University Press. Princeton. 336 pp.
- González del Solar R, Marone L (2001) The "freezing" of science: consequences of the dogmatic teaching of ecology. *BioScience* 51: 589-592.
- Gould JS (1983) The hardening of the modern synthesis. En Grene M (Ed.) *Dimension of Darwinism*. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 71-93.
- Gould JS, Lewontin R (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. London B, Biol.* 205: 581-598.
- Grant PR (1986) *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press. Princeton, NJ. 512 pp.
- Haldane JBS (1935) Darwinism under revision. *Rationalist Annals* pp. 19-29.
- Lakatos I (1974) Falsification and the methodology of scientific research programmes. En Lakatos I, Musgrave A (Eds.) *Criticism and the Growth of Knowledge*. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 91-196.
- Laudan L (1977) *Progress and its problems*. University of California Press, Berkeley. 257 pp.
- Li WH (1997) *Molecular evolution*. Sinauer. Massachusetts. 303 pp.
- Llambí (1998) Un debate epistemológico en ecología: Popper y la prueba de hipótesis. *Inter-ciencia* 23: 286-292.
- Lopez de Casenave J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. 117 pp.
- Mahner M, Bunge M (1997) *Foundations of Biophilosophy*. Springer-Verlag. Berlin. 423 pp.
- Marone L, Rossi BE, Lopez de Casenave J (1998) Granivore impact on soil seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Eco.* 12: 640-645.
- Mezquida ET (2000) *Ecología reproductiva de un ensamble de aves del desierto del Monte central, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Mezquida ET, Marone L (2001) Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte desert, Argentina. *J. Avian Biol.* 32: 287-296.
- Naylor BG, Handford P (1985) In defence of Darwin theory. *BioScience* 35: 478-484.
- Peters RH (1976) Tautology in evolution and ecology. *American Naturalist* 110: 1-12.
- Peters RH (1991) *A critique for ecology*. Cambridge University Press. Cambridge. 366 pp.
- Popper KR [1935] (1989) *La Lógica de la Investigación Científica*. Rei Argentina. Buenos Aires. 431 pp.
- Popper KR (1945) La defensa del racionalismo. En Miller D (Ed., 1995) *Popper, Escritos Selectos*. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 32-48.
- Popper KR (1972) *Objective knowledge*. Clarendon Press. Oxford. 395 pp.
- Popper KR (1974a) Darwinism as a metaphysical research programme. En Schilpp PA (Ed.) *The philosophy of Karl Popper* (Vol. 1). Open Court. La Salle. pp. 133-143.
- Popper KR (1974b) El problema de la demarcación. En Miller D (Ed., 1995) *Popper, Escritos Selectos*. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 131-142.
- Quenette PY, Gerard JF (1993) Why biologists do not think like Newtonian physicists. *Oikos* 68: 361-363.
- Ricklefs RE, Schluter D (1993) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. 414 pp.
- Ruse M (1982) *Darwinism defended: A guide to the evolution controversies*. Addison-Wesley. Reading. 356 pp.
- Scheurer P (1979) *Révolutions de la science et permanence du réel*. Presses Universitaires de France. Paris. 366 pp.
- Sober E (1984) *The nature of selection. Evolutionary theory in philosophical focus*. University of Chicago Press. Chicago. 384 pp.
- Sokal A, Bricmont J (1999) *Imposturas intelectuales*. Paidós Transiciones. Barcelona. 315 pp.
- Williams MB (1973) Falsable predictions of evolutionary theory. *Philosophy of Science* 40: 518-537.
- Williams MB (1981) Similarities and Differences Between Evolutionary Theory and the Theories of Physics. En Asquid PD, Giere RN (Eds.) *PSA 1980, vol 2*. Philosophy of Science Association. East Lansing. pp. 386-396.
- Wolff JO (2000) Reassessing research approaches in the wildlife sciences. *Wildlife Soc. Bull.* 28: 744-750.