
ADAPTACIÓN Y FUNCIÓN
EL PAPEL DE LOS CONCEPTOS FUNCIONALES
EN LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN
NATURAL DARWINIANA*

SANTIAGO GINNOBILI

ABSTRACT. The scientific revolution of the XVII siècle is normally described as erasing final causes and the teleology of physics. Nevertheless, the functional language plays a central role in certain areas of biological practice. This is why many philosophers have tried to explicate the concept of function, sometimes to defend the relevance of its use, some other times to show that it is merely a way of speaking that could be easily eliminated without any relevant information loss. The principal purpose of this paper is to show the necessity of appealing to functional concepts for an adequate reconstruction of the Darwinian natural selection theory. Thus, functional language is used in the conceptualization of the theory's domain of application, and that domain should be determined independently of the natural selection theory.

KEY WORDS. Function, Wright, etiological concept of function, natural selection theory, natural selection, Darwin, reconstruction, Structuralism, fundamental law of Natural Selection Theory.

La discusión acerca de funciones, causas finales y teleología es de larga data en filosofía. Normalmente se describe a la revolución científica del siglo XVII como eliminando las causas finales y la teleología de la física. Sin embargo, el lenguaje funcional cumple un papel central en ciertas áreas de la práctica biológica. Esto ha llevado a muchos filósofos de la biología a intentar elucidar el concepto de función; en algunos casos para defender la relevancia de estos usos, en otros para mostrar que se trata de meras formas de hablar que podrían ser eliminadas sin pérdida de ningún tipo de información relevante.

En la elucidación del concepto de función en biología ha habido dos tendencias principales: aquellos que señalan que la adscripción de una función a un rasgo debe entenderse como una afirmación acerca de su origen histórico, equiparando normalmente el concepto de función al de adaptación (rasgo cuyo origen histórico se encuentra en la selección natu-

ral), y aquellos que consideran que esta adscripción es completamente independiente del origen histórico del rasgo. A partir de un análisis del papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural, intentaré mostrar que estos son, en realidad, dos sentidos en los que se puede entender a las funciones. Propondré, con el fin de elucidar las diferencias entre ambos sentidos, la distinción entre funciones mediatas e inmediatas. Mostraré finalmente, cómo ambos sentidos son relevantes en la comprensión del funcionamiento de la teoría de la selección natural, y por lo tanto, ninguno de los ellos es eliminable.

En la parte I expondré el concepto etiológico de función, con el cual algunos han intentado mostrar que el concepto de función es definible en términos no funcionales, y que, por lo tanto, es eliminable de la biología y la psicología. Evadiré estratégicamente la complejidad y diversidad de opiniones que exhibe hoy la polémica acerca de las funciones, enfocándome en un texto clásico y fundamental de esta polémica. Las consecuencias de este trabajo, de todos modos, serán fácilmente extrapolables a posiciones más actuales que también intentan desembarazarse del concepto de función definiéndolo de algún modo a partir de la selección natural ¹. En la parte II comenzaré con la elucidación de la teoría de la selección natural, en particular de su ámbito explicativo. Frente a la gran disparidad al respecto de la naturaleza y los conceptos fundamentales de esta teoría, mi estrategia es elucidar la teoría tal como fue propuesta en su origen en *El origen de las especies* de Darwin. Supondré, porque mostrarlo excedería el marco de este trabajo, que la teoría de la selección natural no ha sufrido modificaciones sustanciales a lo largo de su historia, al menos al respecto de lo que nos compete. Allí introduciré el término “*adecuación*”, central en esta exposición, para nombrar a los rasgos ajustados al ambiente (*ajustados* en un sentido que será explicitado más adelante). La fijación de estos rasgos en una población es lo que la teoría de la selección natural explicaba para Darwin. En la parte III mostraré en qué sentido relevante se puede sostener que el concepto de adecuación es independiente semánticamente de la teoría de la selección natural. En la parte IV discutiré la forma en que Darwin caracteriza a las adecuaciones de los organismos apelando a funciones y expondré de manera informal la forma de la explicación seleccionista darwiniana. Quedará claro, entonces, que Darwin utilizaba a la teoría de la selección natural para explicar cómo los rasgos de los organismos vivos adquieren funciones y como a lo largo de la evolución mejoran la efectividad con la que tal función se cumple. En V, para dar plausibilidad a toda mi propuesta, presentaré cómo Darwin tenía claro tres niveles distintos de investigación y la relación entre ellos: el meramente estructural, el funcional y el adaptativo. Ilustraré esto a partir de su famoso libro sobre las orquídeas. Propondré la distinción entre *funciones inmediatas*, las señaladas en el segundo nivel de lenguaje mencionado, de las

funciones mediatas, tratadas en el nivel adaptativo. En VI, para finalizar, presentaré los frutos de este largo rodeo. Mostraré que no puede considerarse que el concepto etiológico de función pueda recoger todos los sentidos en los que es utilizado el lenguaje funcional en la biología evolutiva. No es posible identificar, por tanto, el concepto de función con el de adaptación (rasgo que se fijó en una población por selección natural). Es necesario poder atribuir funciones (las inmediatas) para caracterizar el ámbito explicativo de la teoría de la selección natural y, por lo tanto, es necesario poder hacerlo con independencia de ésta.

I. CONCEPTO ETIOLÓGICO DE FUNCIÓN

Muchos han intentado definir el concepto de función utilizando la teoría de la selección natural con la intención de abandonarlo. Esta teoría permitiría definir el concepto en cuestión de manera mecanicista. La biología, de este modo, podría seguir adscribiendo funciones sin que se la acuse de pregaleana. Como es bien sabido, un término definido es eliminable del lenguaje en el que se lleva a cabo la definición.

Un ejemplo de esta posición es la propuesta por Wright (1976), quien caracteriza a la función del siguiente modo: decir que un órgano tiene cierta función, consistiría en afirmar algo acerca de su origen. A este concepto de función se lo ha llamado por este motivo, "concepto etiológico de función". Según este punto de vista, decir que Z es la función de X es decir que X está ahí por Z o que hacer Z es la razón de que X esté ahí.

Así, la pregunta:

¿Cuál es la función (o una de las funciones) de X en Y?

Es equivalente a la pregunta:

¿Por qué los Y tienen X?

Wright pretende que su elucidación del concepto de función se aplique tanto a las funciones artificiales o conscientes como a las naturales. Para esto requiere que su presentación de las funciones sea independiente de cualquier tipo de adscripción teleológica de propósitos conscientes. La pregunta cuando se hace acerca de algún artefacto diseñado, tiene como respuesta las intenciones del diseñador. Veamos lo que ocurre en el caso de funciones naturales:

¿Cuál es la función (o una de las funciones) del corazón en los humanos?

La pregunta, interpretada de la manera sugerida por Wright, sería: ¿Por qué los humanos tienen corazón? La respuesta, en muchos casos, ciertamente no en todos, implica a la acción en el pasado de la selección natural.

Así, si decimos el pico del pinzón tiene la función de romper la cáscara de cierto fruto, lo que estaríamos diciendo (nótese que se elimina el concepto de función) es que los pinzones tienen ese pico porque en el pasado los pinzones que lo tenían y que podían romper la cáscara de esos frutos tuvieron éxito en la reproducción diferencial.

Una de las virtudes de tal enfoque consiste en distinguir los accidentes de las funciones. Nadie diría que una función de la nariz es sostener los lentes. Este enfoque permite marcar esta diferencia de manera bastante clara, pues no es por sostener los lentes que la nariz está ahí. Otra de las virtudes, también según Wright, es su generalidad, pues, como veíamos, logra aunar bajo un mismo marco las funciones naturales y las artificiales.

Veremos, sin embargo, que no toda utilización del concepto de función queda abarcada por este análisis. La teoría de la selección natural utilizada por Darwin (que bajo mi punto de vista no difiere en este aspecto de la utilizada actualmente) requiere de un concepto de función independiente del origen histórico del rasgo, y particularmente, independiente de ella misma.

II. ÁMBITO EXPLICATIVO DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

¿Qué es lo que pretendía explicar Darwin con la selección natural? Suele decirse que la función de la teoría de la selección natural es la de ofrecer un mecanismo evolutivo. Por cuestiones relativas a la biogeografía, durante el viaje en el Beagle o bien a pocos meses de su regreso, Darwin habría estado convencido de la inestabilidad de las especies, aunque todavía no tuviera ni pista acerca del mecanismo evolutivo que sería descubierto recién en octubre de 1838 con la lectura del texto de Malthus (Ghiselin 1969, pp. 32-77). En este contexto, la selección natural es presentada a veces como el mecanismo evolutivo principal. Esta presentación, equivocada o no, es a mi juicio incompleta. Darwin disponía de numerosos posibles mecanismos evolutivos, como el efecto de las condiciones ambientales o el uso y desuso que en conjunción con la herencia de los caracteres adquiridos podían causar la modificación de las especies. Si sólo nos enfocamos en la capacidad de la teoría de la selección natural para explicar la transmutación de las especies, no es posible entender la importancia que ocupa tal teoría en el pensamiento de Darwin y en el *Origen de las especies*.

Veamos algunos fragmentos de texto del mismo Darwin a favor de esta idea. El texto más claro al respecto puede encontrarse en el prólogo del *Origen*:

Al considerar el origen de las especies es completamente concebible que un naturalista, reflexionando en las afinidades mutuas de los seres vivos, en sus relaciones embriológicas, en su distribución geográfica, en las sujeciones geo-

lógicas y otros hechos de este tipo, llegara a la conclusión de que cada especie no ha sido independientemente creada sino que ha descendido, como las variedades, de otras especies. Sin embargo, esta conclusión, aunque bien fundada es insatisfactoria, en tanto no se pueda mostrar cómo las innumerables especies que habitan este mundo han sido modificadas hasta adquirir la perfección de estructura y coadaptación que justificadamente tanto excita nuestra admiración (Darwin 1859, p. 3).

Lo que se necesita, como se puede ver, no es un mero mecanismo evolutivo sino un mecanismo que explique 'la perfección de estructura y la coadaptación' de los seres vivos.

Los naturalistas continuamente aluden a condiciones exteriores, tales como el clima, el alimento, etc., como la sola causa posible de variación. En un sentido muy limitado, como veremos después, esto puede ser cierto, pero es ridículo atribuir a causas puramente externas la estructura, por ejemplo, del pájaro carpintero con sus patas, cola, pico y lengua tan admirablemente adaptados para capturar insectos bajo la corteza de los árboles. En el caso del muérdago, que saca sus alimentos de ciertos árboles, que tienen semillas que necesitan ser transportadas por ciertas aves y que tienen flores con sexos separados que requieren absolutamente la mediación de ciertos insectos para llevar el polen de una flor a la otra, es igualmente absurdo explicar la estructura de este parásito y sus relaciones con varios seres orgánicos distintos, por efecto de las condiciones externas, del hábito o de la voluntad de la planta misma (Darwin 1859, p. 3).

Darwin y otros naturalistas conocían diversos mecanismos evolutivos. Sin embargo, ninguno tenía la capacidad de explicar la amplitud de las adecuaciones de los organismos al ambiente. El uso y desuso podría, según Darwin, dar cuenta de ciertas adecuaciones, pero no todas. La referencia a la inutilidad del hábito para explicar las adecuaciones del muérdago con otros seres vivos es justamente una muestra de los límites del uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos para explicar el origen de todas las adecuaciones. El hábito de usar ciertos órganos o el dejar de usarlos es la fuente del incremento o la especialización, o bien el detrimento o simplificación de los órganos modificados mediante este mecanismo lamarckiano.

La selección natural se vuelve el mecanismo evolutivo principal sólo por la extensión del fenómeno de la adecuación en el ámbito de la naturaleza:

¿Cómo se han perfeccionado todas esas exquisitas adaptaciones de una parte de la organización a otra o a las condiciones de vida, o de un ser orgánico a otro? Vemos estas adaptaciones de un modo más evidente en el pájaro carpintero o en el muérdago, y de un modo sólo un poco menos evidente en el más

humilde parásito que se adhiere a los pelos de un cuadrúpedo o a las plumas de un ave, en la estructura de un coleóptero que bucea en el agua, o en la simiente plumosa, a la que transporta la más suave brisa; en una palabra, vemos hermosas adaptaciones dondequiera y en cada una de las partes del mundo orgánico (Darwin 1859, pp. 60-61).

Dada, de este modo, la limitación del uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos a la hora de explicar el origen de las adecuaciones, se vuelve necesario un mecanismo que explique la adecuación. Este es el rol de la selección natural. Aunque uno esté convencido de la evolución, es necesario disponer de un mecanismo que pueda explicar cómo los organismos vivos parecen diseñados para subsistir en su ambiente. Especialmente cuando la ausencia de tal mecanismo podría constituir y ha constituido un argumento para rechazar que la evolución haya ocurrido. Este es justamente el papel de la selección natural y su importancia tanto científica como filosófica. Hasta que fue postulada como mecanismo evolutivo, no había forma de explicar por qué ciertos rasgos de los organismos vivos parecen diseñados para cumplir ciertas funciones sin acudir a un diseñador consciente de algún tipo.

Quisiera señalar la ambigüedad con la que la palabra “adaptación” es utilizada en la literatura acerca de la evolución. En la actualidad se suele referir con el término “adaptación” a rasgos cuya fijación en una población ha ocurrido por selección natural. Obviamente no es así como lo utiliza Darwin en estas citas, en donde ni siquiera ha introducido todavía su teoría ². Propongo llamar “adecuación” a este ajuste de los organismos al ambiente del que habla Darwin, esto que la teoría de la selección natural debía explicar.

III. INDEPENDENCIA SEMÁNTICA DE “ADECUACIÓN” DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL

La adecuación de los organismos al ambiente es lo que la teoría de la selección natural pretende explicar, del mismo modo que el movimiento de los cuerpos es explicado por la mecánica clásica. Un punto central para este trabajo tiene que ver con que los fenómenos explicados por las teorías son independientes semánticamente de esas teorías en un sentido particular. Los movimientos son conceptualizados desde la mecánica clásica con el concepto de aceleración. Las aceleraciones en esa teoría son explicadas acudiendo a fuerzas que actúan sobre las partículas de acuerdo con sus masas. Para la aplicación tanto del concepto de *fuerza* como el de *masa* es necesario presuponer la mecánica clásica. En este sentido, se los puede llamar “teóricos para esa teoría”, mientras que para calcular las aceleraciones, la mecánica clásica es prescindible. Se puede llamar a estos conceptos “no teóricos para esa teoría”. En este sentido, los movimientos son deter-

minables de manera independiente de la mecánica clásica. Esto, por otro lado, no podría ser de otro modo. Los fenómenos a ser explicados preceden normalmente a las teorías que los explican. Esto requiere de una conceptualización de los fenómenos a explicar que sea previa e independiente de la teoría que los explica. De ahí que Hempel haya propuesto la precedencia temporal como criterio para caracterizar estos dos tipos de conceptos al distinguir entre los conceptos introducidos por una teoría de los disponibles con anterioridad (Hempel 1970). La distinción propuesta antes, que es la propuesta desde la metateoría estructuralista, puede ser considerada una elucidación de esta distinción de Hempel.

Las adecuaciones, se puede esperar, se podrán caracterizar de manera independiente de la teoría de la selección natural. Continuando con la analogía con la mecánica clásica, si los movimientos aparecen en ésta conceptualizados como cambios de aceleraciones, ¿cómo aparecen las adecuaciones en la teoría de la selección natural?

IV. APLICACIÓN DEL CONCEPTO DE ADECUACIÓN

¿Cómo se determina la extensión del concepto de adecuación? Esta cuestión es importante y nada clara ni en la literatura evolutiva actual ni en el mismo Darwin.

Una opción que se puede encontrar en varios autores que intentan establecer alguna distinción similar a la que yo propongo entre adaptaciones y adecuaciones, es caracterizar o definir “adecuación” como un rasgo que beneficia actualmente a su portador en la reproducción diferencial, pero del cual no se conoce su origen histórico. Tal sería la posición de Gould y Vrba (1982). Si bien esta propuesta es cercana a la mía porque permite utilizar el término “aptación”, que es el que ellos proponen para referirse a los fenómenos a ser explicados por la selección natural, creo por tres razones³ que esta no es la forma adecuada de caracterizar la forma en que Darwin considera a las adecuaciones.

La primera consiste en señalar que es posible imaginar rasgos que perjudiquen actualmente a sus portadores y que hayan sido originados por selección natural. Es posible encontrar historias selectivas para adecuaciones que hoy perjudican a sus poseedores. Puedo explicar, con la teoría de la selección natural, la presencia del abundante pelo en el último de los acalorados *mamuts* luego del fin del periodo glaciario, aunque ese pelo pudiera ser una de las razones de la extinción de la especie. Si es así, y si la función principal de la teoría de la selección natural consiste en encontrar historias adaptativas para las adecuaciones, tiene que ser posible caracterizar ese rasgo perjudicial como una adecuación.

La segunda razón refuerza la primera, pues creo que si nos preguntamos cuáles eran los rasgos que excitaban tanto la admiración de Darwin

por la perfección de estructura y por su coadaptación, la respuesta “los que benefician actualmente a sus portadores en la reproducción diferencial” es insatisfactoria, pues el enorme tamaño del fruto de un árbol en el Amazonas, que alguna vez permitió que los grandes mamíferos ahora extinguidos esparcieran sus semillas, y que hoy podría implicar un gasto de energía innecesario y por lo tanto perjudicar al árbol en la reproducción diferencial, no excita menos la admiración del biólogo atento de lo que lo hubiera hecho en el pasado, cuando incrementaba su éxito en la reproducción diferencial. La perfección de estructura y la coadaptación de las que habla Darwin parecen independientes conceptualmente del éxito actual en la reproducción diferencial, aunque se encuentre relacionada fácticamente en muchos casos.

Hasta aquí las objeciones no son inevitables, pues se podría mejorar la caracterización de adecuación del siguiente modo. Como una adecuación sólo incrementa el éxito reproductivo en un ambiente particular —en otro ambiente podría ser perjudicial— basta con aclarar que el ambiente en el que se incrementa el éxito reproductivo podría ser pasado. Eso permitiría llamar adecuaciones tanto al pelo de los mamuts como a los enormes frutos de los árboles mencionados. La siguiente objeción, sin embargo, muestra que este camino tampoco es adecuado.

La tercera razón tiene que ver con la forma en que el mismo Darwin pensaba las adecuaciones y se relaciona con un tema de suma importancia, como la refutabilidad de la teoría. En varios casos Darwin señala que de comprobarse ciertos hechos la teoría que propone se vería refutada. Como Darwin no es demasiado claro a la hora de presentar sus teorías, muchas veces lo refutado no es la selección natural, sino, por ejemplo, la tesis de que todos los organismos vivos tienen un origen común, o el gradualismo, independientes conceptualmente de la teoría de la selección natural (Mayr 1991), aunque relacionadas e imprescindibles en el enfoque general darwiniano y en su argumento general. Sin embargo, un caso en el que se señala una posible refutación de la selección natural nos interesa para la cuestión presente.

Si se pudiese probar que una parte cualquiera del organismo de una especie ha sido formada para ventaja exclusiva de otra especie, esto destruiría mi teoría, pues esta parte no podría haber sido producida por selección natural (Darwin 1872, p. 148).

Un ejemplo de esto lo constituiría la idea de que la belleza en los seres vivos ha sido creada para nuestro disfrute estético:

Con respecto a la creencia de que todo ser orgánico ha sido creado bello para el deleite del hombre, creencia que, como se ha dicho, es subversiva para toda mi teoría (Darwin 1872, p. 147).

Los únicos mecanismos que producen sistemáticamente adecuación, según Darwin, son la selección natural y el uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos. Ninguno de estos mecanismos puede explicar una adecuación que beneficie exclusivamente a otra especie. Darwin dedicó mucho espacio a lo largo de sus publicaciones a reducir toda adecuación a estos dos mecanismos. Ahora bien, si es así, es bastante obvio que no podemos caracterizar a las adecuaciones como aquellas que benefician a su portador en la reproducción diferencial. Tienen que ser posibles conceptualmente adecuaciones que benefician, en todo caso, a otras especies (aunque, en el caso de la belleza, ni siquiera parece mejorar el éxito en la reproducción diferencial de otra especie). Si toda adecuación se definiera *a priori* como rasgos que benefician a sus portadores actualmente en la reproducción diferencial, independientemente de su origen histórico, este posible caso refutatorio sería inviable. Hay que encontrar, por lo tanto, otra manera de caracterizar a las adecuaciones.

Veamos las formas en las que Darwin se refiere a los rasgos que nosotros llamamos adecuados en el *Origen*:

...como las innumerables especies que habitan este mundo han sido modificadas hasta adquirir la perfección de estructura y coadaptación que justificadamente tanto excita nuestra admiración (Darwin 1859, p. 3).

¿Cómo todas esas exquisitas adaptaciones de una parte de la organización a la otra o a las condiciones de vida, o de un ser orgánico al otro han sido perfeccionadas? (Darwin 1859, p. 60).

Podemos, al menos, seguramente concluir que esas influencias [cambio de condiciones de vida] no pueden producir las muchas sorprendentes y complejas coadaptaciones de estructura entre diferentes seres orgánicos que vemos por toda la naturaleza (Darwin 1859, p. 132).

En estas citas, en las que Darwin pretende mostrar la necesidad de la selección natural, dada la insuficiencia de otros mecanismos evolutivos, aparecen varias características de las adecuaciones: perfección de estructura, complejidad y, lo que más repite, coadaptación, que incluye coadaptaciones entre distintos organismos vivos, entre distintas partes del organismo vivo y entre el organismo vivo y las condiciones de vida. Todas estas expresiones son ilustradas con la minuciosidad propia de un naturalista avezado, con ejemplos de la monstruosa complejidad de las relaciones interdependientes entre diversos organismos vivos.

No es difícil ver la influencia de los teólogos naturales sobre los argumentos darwinianos acerca de la necesidad de la selección natural:

Al examinar la estructura del reloj hallo en él que las partes de que se compone han sido hechas unas para otras y con determinado objeto; que ese objeto es

el movimiento, y que ese movimiento se dirige a señalar las horas. Veo que está proporcionado el calibre de estas ruedas a que en tiempo determinado se muevan las manecillas con perfecta regularidad sobre la carátula; que las ruedas son de un metal que no oxida, y los muelles de un material muy elástico. Forzoso es que esta máquina sea obra de uno o de muchos artífices; que estos artífices existiesen antes de fabricarla, y que al fabricarla se propusiesen el resultado de ella que estoy observando (Paley 1802, pp.1-3).

Este es el argumento del diseño, casi tan viejo como la filosofía, que indicaba la existencia de un creador de los organismos vivos de manera bastante convincente, hasta que Darwin y Wallace propusieron un mecanismo evolutivo que explicaba la existencia de rasgos que exhibían ciertas funciones y cuya función no había sido buscada por ninguna voluntad inteligente. El argumento de Paley y el de Darwin tienen en común el señalamiento de que existe un fenómeno en la naturaleza que requiere explicación, la existencia de adecuaciones, aunque difieren en la explicación brindada. La forma en que caracterizan este fenómeno es casi idéntica ⁴. Se pueden encontrar en los organismos vivos muchos de los rasgos que encontramos en un reloj.

¿Cuáles son las características del fenómeno a explicar? Algunos, entre ellos Darwin y Paley, dan como una nota característica de las adecuaciones su alta complejidad. Sería astronómicamente improbable que estos rasgos tan complejos surgieran por las causas naturales conocidas (descontando la acción del uso y desuso, y de la selección natural, por supuesto). El viento podría moldear las rocas cordobesas hasta que se asemejen desde ciertas perspectivas a un rostro humano, pero no podrían moldear las caras de los cuatro presidentes norteamericanos en el monte Rushmore, y mucho menos, el más simple de los seres vivos que conocemos (Dawkins 1996). También caracteriza a las adecuaciones como constituidas por partes ajustadas entre sí. Finalmente, las adecuaciones exhiben funciones o conductas adecuadas a un fin. Volveré sobre esto inmediatamente.

Estas tres características, que podemos encontrar tanto en las citas de Darwin como en la de Paley, son expuestas normalmente como síntomas de objetos que han sido diseñados en la literatura filosófica (p.e., Hume [1779] 1980, p. 15; Kant [1781] 1998, A 626).

Mi intención no es encontrar las condiciones necesarias y suficientes de qué cosas sean las adecuaciones con independencia de cualquier marco teórico (dudo que esto sea posible), sino más bien esbozar el modo en que éstas son conceptualizadas en la teoría de la selección natural. Veamos un ejemplo de aplicación de la teoría de la selección natural del mismo Darwin. El conjunto de adecuaciones a explicar es el siguiente:

La jirafa, con su gran estatura, sus muy largos cuello, patas delanteras, cabeza y lengua, tiene su estructura bellamente adaptada para comer en las ramas más

altas de los árboles. Puede por eso obtener comida fuera del alcance de otros ungulados que habitan el mismo lugar; y esto debe ser una gran ventaja durante periodos de escasez (Darwin 1872, pp. 160-161).

¿Cuál es la adecuación a explicar en esta pregunta? Ciertos rasgos de la jirafa: la extensa longitud del cuello, de la cabeza, de las patas delanteras y de la lengua. ¿Por qué estos rasgos debieran parecer sorprendentes al naturalista, obligándolo a buscar un tipo peculiar de explicación? Porque exhiben una función, la de alcanzar las ramas altas de los árboles. Si bien Darwin utiliza la complejidad y la coadaptación en su caracterización general de las adecuaciones, a la hora de aplicar la teoría de la selección natural sólo conceptualiza su ámbito de aplicación como rasgos que cumplen una función de manera altamente efectiva.

La explicación de estas adecuaciones muestra a la teoría de la selección natural en acción:

En la naturaleza, en el origen de la jirafa, *los individuos que comiesen más alto y que pudiesen durante los periodos de escasez alcanzar aunque sea una pulgada o dos por sobre los otros, serían frecuentemente preservados* []. El que los individuos de la misma especie muchas veces difieren un poco en la longitud relativa de todas sus partes, puede comprobarse en muchas obras de historia natural en las que se dan medidas cuidadosas. Estas pequeñas diferencias en las proporciones, debidas a las leyes de crecimiento o variación, no tienen la mejor importancia ni utilidad en la mayor parte de las especies. Pero en el origen de la jirafa debe haber sido diferente, considerando sus probables hábitos de vida, *pues aquellos individuos que tuviesen alguna parte o varias partes de su cuerpo un poco más alargadas de lo corriente, hubieron en general de sobrevivir. Se habrán cruzado y dejado descendencia* que habrán heredado las mismas peculiaridades corpóreas, o la tendencia a variar de nuevo en la misma manera, mientras que los individuos menos favorecidos en los mismos aspectos, habrán sido más propensos a perecer (Darwin 1872, p. 161, *itálicas mías*).

Nada en esta explicación parece superfluo. Nótese que en la explicación no sólo se cita la variación con respecto a la longitud de las partes de la jirafa en cuestión, sino la efectividad con la que realizan cierta función. Básicamente, hubo un tiempo en que las jirafas no exhibían el alargamiento exagerado de sus partes a explicar, pero había variación con respecto a la longitud de esas partes, que traían como consecuencia variación con respecto a la efectividad con la que se realizaba una función, la de alcanzar las ramas más altas de los árboles. Las que exhibían partes más alargadas tenían más éxito que las otras al cumplir su tarea, de modo que dejaban más descendencia, que heredaban sus rasgos, por mejorar su supervivencia.

Podemos extraer una instanciación de la ley fundamental de la teoría de la selección natural a partir de esta explicación:

Las jirafas con *cuello, patas delanteras, cabeza y lengua de mayor longitud son más efectivas al alimentarse de las ramas más altas de los árboles*, mejorando su supervivencia y mejorando, en consecuencia, su éxito reproductivo diferencial.

Si abstraemos un principio más general:

Los individuos *con rasgos que cumplen con mayor efectividad cierta función*, mejoran su supervivencia, mejorando su éxito en la reproducción diferencial.

Parece que del mismo modo en que movimiento es conceptualizado como cambios de aceleraciones en la mecánica clásica, la teoría de la selección natural trata a las adecuaciones como rasgos que cumplen una función de manera altamente efectiva.

Alguien podría verse en la tentación de eliminar el concepto de función de toda la explicación darwiniana presentada. Si se hace esto, primero no se entiende la peculiaridad de la pregunta que responde Darwin con la selección natural. La cuestión no es explicar cómo surgieron rasgos en una población, sino cómo surgieron rasgos adecuados. Por otro lado, la explicación no queda completa. La explicación de la presencia del largo cuello, sin hacer referencia a la función, quedaría indeterminada respecto de por qué el largo cuello mejora la supervivencia de la jirafa. Bien podría uno construir una explicación análoga, en la que la longitud del cuello sirviera para ahuyentar a predadores. Estas serían explicaciones alternativas y en competencia.

Es claro que ciertos rasgos de los organismos vivos asombran y requieren de una explicación especial, que cumplen ciertas funciones y que lo hacen de manera más o menos efectiva. La determinación de cuáles sean esos rasgos es independiente de la selección natural. Por supuesto, puede despertar sospechas esta utilización del concepto de función, tan discutido en filosofía. Pero es un hecho que los biólogos pueden determinar fácilmente que el pico de cierta especie de pinzones tiene la función de romper la cáscara de ciertos frutos. Existen formas de contrastar esta hipótesis y supondré en este trabajo que de hecho se llevan adelante de manera exitosa estas identificaciones.

En el caso del cuello de la jirafa, la mejora en la supervivencia es lo que une al rasgo adecuado con la mejora en el éxito reproductivo diferencial. Si se examinan los distintos tipos de explicaciones brindadas por Darwin en el *Origen*, puede encontrarse que esta conexión varía en diferentes casos, y esta variación permite entender las diferentes formas en que la selección natural funciona (Ginnobili 2006, 2007; Ginnobili y Carman 2008). Así, por ejemplo, en el caso de la cola del pavo real, por ejemplo, no habría una mejora en la supervivencia, sino una mejora en la capacidad

de emparejarse (Darwin 1872, p. 69). En el caso de las flores que exhiben rasgos que atraen insectos —se tratará esta cuestión más extensamente en el siguiente apartado— la conexión vendría dada por una mejora en la fecundidad (Darwin 1872, p. 73).

Si llamamos “aptitud” a la conexión entre el rasgo que cumple más efectivamente cierta función, y llamamos “adecuados” a los organismos que portan un rasgo que cumple una función más adecuadamente, quedan explicitados los tres componentes de la ley fundamental:

Los organismos más adecuados tienden a mejorar su aptitud, tendiendo a mejorar, en consecuencia, su éxito reproductivo diferencial.

Aptitud sería un concepto abstracto en la ley fundamental, de cuya instanciación Darwin obtendría muchas leyes especiales que permitirían aplicar la teoría de la selección natural de diversos modos.

V. ESTRUCTURA, FUNCIÓN Y ADAPTACIÓN EN LAS ORQUÍDEAS

Que la atribución de funciones es independiente de la teoría de la selección natural, puede ser ilustrado con mucha claridad a partir de la forma de investigar estas cuestiones del mismo Darwin.

Darwin presenta los dos objetivos perseguidos con la publicación de *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilised by Insects* al comienzo de la introducción:

El objetivo del siguiente trabajo es mostrar que las estratagemas mediante las cuales son fertilizadas las orquídeas son tan variadas y casi tan perfectas como cualquiera de las más bellas adaptaciones del mundo animal; y en segundo lugar, demostrar que estas estratagemas tienen como principal objetivo la fecundación de las flores con polen traído por insectos desde otras plantas (Darwin 1877, p. 1⁵).

Según Darwin, en el *Origen* no habría tratado con el detenimiento requerido la importancia de la fecundación cruzada. Con este objetivo general, en este libro se dedica a discutir la naturaleza de las diferentes adecuaciones de las orquídeas al ambiente de un modo mucho más extenso del espacio del que disponía en el *Origen*. Los ejemplos tratados en el *Origen* tienen una naturaleza más didáctica (debe recordarse que Darwin escribió este libro de modo de que pudiera ser leído por cualquiera, y no sólo dirigido a científicos). Por lo tanto, en su tratamiento de las orquídeas puede encontrarse con mucha más claridad la complejidad con la que Darwin conceptualiza el campo de aplicación de la teoría de la selección natural.

Así, la primera descripción que hace de las orquídeas es meramente estructural, sin referencia a los propósitos que pueden tener las distintas partes de las orquídeas y de su origen filogenético.

Así, con ayuda de esquemas (fig. 1), describe minuciosamente las partes de las orquídeas.

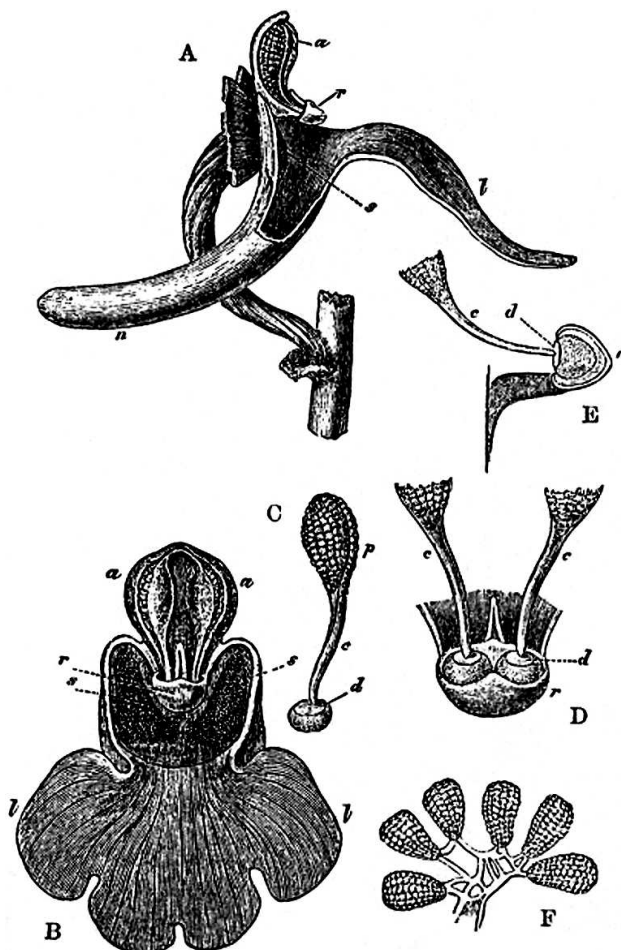


FIGURA 1
Ilustración original de una *Orchis mascula* de *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilised by Insects* (1877, p. 8).

En un segundo nivel de descripción, Darwin discute, independientemente de su origen histórico filogenético, los propósitos de las distintas estructuras. El carácter ahistórico de estas atribuciones queda explicitado en la cita siguiente, referida a la *Orchis pyramidalis*:

Como las flores son visitadas por lepidópteros que vuelan de día y de noche, no resulta extravagante pensar que el tinte de color púrpura brillante (*con independencia de si ha sido desarrollado o no con este propósito*) atrae a los voladores diurnos, mientras que su fuerte olor picante atrae a los nocturnos (Darwin 1877, p. 23, *italicas mías*).

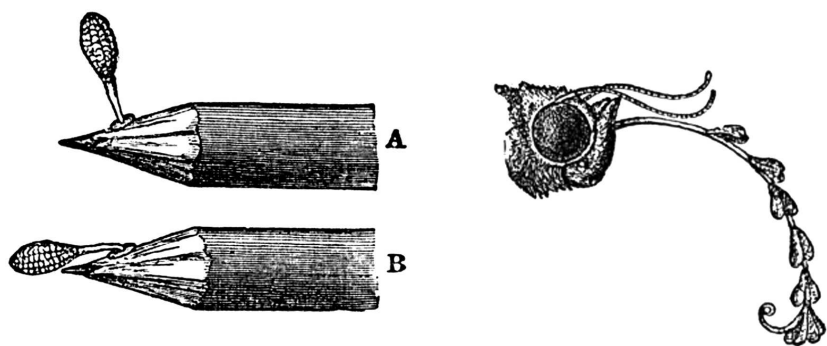
El carácter especulativo de esta cita podría dar la sensación de que en definitiva no es posible hacer la atribución de propósitos con independencia de la teoría de la selección natural. Puede mostrarse, sin embargo, que la discusión de los fines de las diferentes estructuras era para Darwin independiente del origen filogenético, por ejemplo, en la discusión acerca de orquídeas, que aunque exhiben un nectario (*n* en fig. 1) bien desarrollado no tienen ni una gota de néctar en el labelo (*l* en fig. 1) (Darwin 1877, pp. 36-43). Darwin discute contra los que atribuyen al nectario el propósito de engañar a los insectos para atraerlos. Aquí se puede observar la serie de experiencias y datos empíricos que utiliza para discutir tal afirmación. Darwin discute que, efectivamente, estas variedades de orquídeas no proporcionen néctar a los insectos, discusión en el nivel de lenguaje que yo he llamado “estructural” —que si bien no adjudica fines, está lejos de ser una mera descripción directa— y discute ulteriormente, en el segundo nivel de descripción, la función del nectario. En ningún momento, en toda la discusión, se hace referencia a algún mecanismo evolutivo.

Veamos otro ejemplo para distinguir claramente estos dos niveles de descripción con respecto a un mismo rasgo: el polinio. En el nivel de descripción estructural presenta las características del polinio (las letras refieren a la fig. 1):

La figura C representa un polinio sacado de una de las dos celdas de la antera; consiste en una serie de paquetes de granos de polen en forma de cuña (véase la fig. F, en la que los paquetes han sido separados a la fuerza), unidos por hebras excesivamente elásticas y finas. Estas hebras confluyen en la parte inferior de cada masa de polen y forman la caudícula elástica y erecta (c, C). El final de la caudícula aparece firmemente sujeto al disco viscoso (d, C), que consiste (como puede verse en la sección del rostelo en forma de bolsa, fig. E) en un diminuto trozo oval de la membrana con una bola de materia viscosa en su lado inferior. Cada polinio tiene su propio disco; y las dos bolas de materia viscosa yacen juntas (fig. D) dentro del rostelo (Darwin 1877, p. 7).

En este nivel de descripción de los polinios no se hace referencia algún a ningún tipo de fin ni propósito. La discusión de la función de esta estructura es más extendida, puesto que requiere más argumentación, pero a modo de ejemplo puede verse el siguiente fragmento de texto:

Aquí entra en juego de nuevo otra bonita adaptación [...]. El estigma es muy viscoso; no tan viscoso como para que al ser tocado por un polinio pueda arrancar la cabeza completa de un insecto o un lápiz, pero sí lo suficientemente viscoso para romper las hebras elásticas que unen los paquetes de granos de polen y dejar algunos sobre el estigma. Por consiguiente, un polinio adherido a un insecto o a un lápiz puede aplicarse a muchos estigmas y los fecundará a todos. A menudo he visto polinios de *Orchis pyramidalis* adheridos a la probóscide de una mariposa nocturna con las caudículas abandonadas como muñones y con todos los paquetes de polen pegados a los estigmas de las flores visitadas sucesivamente (Darwin 1877, pp. 13-14, ver fig. 2).



Masa de polen adherida a un lápiz
(Darwin 1877, p. 12)

Cabeza de *Acontia luctuosa* con siete
pares de polinios adheridos a su probóscide
(Darwin 1877, p. 31)

FIGURA 2

Como se puede notar, aquí empiezan a surgir los propósitos. En este fragmento se relacionan las estructuras con fines particulares. Así quedaría caracterizado lo que he llamado anteriormente una adecuación. La viscosidad de los polinios permite adherirse a la probóscide de ciertos insectos.

Analizaremos ahora el nivel en el que aparecen las cuestiones evolutivas. En la sexta edición del *Origen*, Darwin dedica mucho espacio a distintas objeciones recopiladas por Mivart (1871). Una de ellas consiste en señalar que la teoría de la selección natural no puede explicar los orígenes de estructuras incipientes, que son útiles sólo cuando se han desarrollado considerablemente (Darwin 1872, p. 194). En la respuesta a esta crítica podemos encontrar un fragmento acerca del origen evolutivo del polinio:

Con respecto a [...] la pequeña masa de materia viscosa adherida al extremo de la caudícula, puede especificarse una larga serie de gradaciones, todas ellas al servicio de la planta. En la mayor parte de las flores que pertenecen a otros órdenes, el estigma segrega un poco de materia viscosa. Ahora bien, en ciertas orquídeas, una materia viscosa semejante es segregada por uno solo de los tres estigmas, pero en cantidades mucho mayores, y este estigma se ha vuelto estéril quizás a consecuencia de la copiosa secreción. Cuando un insecto visita una flor de esta clase, quita, frotando, algo de la materia viscosa, y, al mismo tiempo, arrastra algunos de los granos de polen. A partir de esta sencilla disposición, que difiere poquísimos de la de una multitud de flores ordinarias, existen infinitas gradaciones a especies en las que la masa de polen termina en una cortísima caudícula libre, y a otras especies en las cuales la caudícula se adhiere firmemente a la materia viscosa, y en las que el mismo estigma estéril está muy modificado. En este último casi tenemos un polinio en su condición más desarrollado y perfecto (Darwin 1877, p. 195).

En este tercer nivel, que podemos llamar “adaptativo”, aparecen las discusiones acerca de los orígenes evolutivos de ciertos rasgos. La meta de estas discusiones es justamente explicar cómo estas funciones han sido adquiridas a través de la historia evolutiva de la especie. El objetivo evolucionista del libro acerca de las orquídeas de Darwin es, justamente, responder a la objeción de Mivart. Su estrategia consiste, además de mostrar la gradación en las que se presentan los rasgos en cuestión en las diferentes especies tratadas, en señalar que la función actual de un rasgo no tiene que haber sido la función del mismo rasgo en el pasado:

Aunque un órgano puede no haber sido formado originalmente para un propósito específico, si ahora satisface este fin, está justificado decir que se halla especialmente adaptado para él. [...] Así, en la naturaleza, casi todas las partes de cada ser vivo han servido probablemente, en un estado ligeramente modificado, para propósitos diferentes y han funcionado en el mecanismo vivo de muchas formas antiguas y distintas (Darwin 1877, pp. 83-84).

Justamente esto implica la independencia de la atribución de funciones del origen histórico de estas funciones. Es posible atribuir una función a un rasgo con independencia de que su fijación en la población haya tenido que ver con esa función. Incluso puede atribuirse una función a un rasgo que no evolucionó por selección natural o que no tuviera una función en absoluto:

Se han señalado las suturas del cráneo de los mamíferos jóvenes como una hermosa adaptación para facilitar el parto, e indudablemente lo facilitan o pueden ser indispensables en este acto; pero como las suturas se presentan en los cráneos de las aves y reptiles jóvenes, que no tienen más que salir del huevo roto, hemos de inferir que esta estructura se ha originado en virtud de las leyes de crecimiento y se ha sacado provecho de ella en el parto de los animales superiores (Darwin 1859, p. 197).

Queda claro, entonces, que la atribución de funciones que se realiza en lo que he caracterizado como el segundo nivel de descripción, es independiente de la teoría de la selección natural. Es interesante señalar, de todos modos, que no es inadecuado hablar de *funciones evolutivas*. Esto puede haber traído oscuridad al debate, y en esta idea pueden estar basándose los que defienden el concepto etiológico de función.

Veamos cómo se aplica la teoría de la selección natural al caso en cuestión:

Las plantas que produjesen flores con las glándulas y nectarios mayores y que segregasen más néctar serían las visitadas con mayor frecuencia por insectos y las más frecuentemente cruzadas, y de este modo, a la larga, adquirirían ventaja y formarían una variedad local (Darwin 1872, p. 73).

En este caso, la conexión entre el rasgo adecuado y la mejora en el éxito reproductivo diferencial no tiene que ver con una mejora en la supervivencia, sino con una mejora en la fecundidad. La forma de la ley supuesta en esta explicación sería:

Las plantas que producen flores más atractivas a los insectos tienden a incrementar su fecundidad, mejorando, en consecuencia, su éxito en la reproducción diferencial.

Es adecuado decir, entonces, que el fin del polinio es, justamente, el incremento de la fecundidad de las orquídeas y por lo tanto, el incremento del éxito reproductivo. Esto no es ajeno a la forma de hablar de Darwin:

En mi análisis de las orquídeas, apenas nada me ha sorprendido tanto como la infinita diversidad de estructuras —la prodigalidad de recursos— para conseguir el mismo fin, a saber, la fecundación de una flor con polen de otra planta.

Este hecho es en buena parte comprensible por el principio de la selección natural [...] Aquellas variaciones, cualquiera que fuese su naturaleza, que tendieran a llevar a todas las partes hacia un funcionamiento más armonioso entre ellas serán preservadas por la selección natural (Darwin 1877, p. 284)

Por lo tanto, podemos distinguir entre las funciones inmediatas atribuidas en el segundo nivel de descripción, de las funciones mediatas, las atribuidas en el tercer nivel de descripción, el que trata cuestiones evolutivas.

VI. LÍMITES DEL CONCEPTO ETIOLÓGICO DE FUNCIÓN

El concepto etiológico de función es consistente con las prácticas darwinianas. Darwin tiene el desafío de frente a las adecuaciones (ciertamente no todas), proponer una historia adaptativa, es decir, explicar cómo en el pasado la adecuación incrementó el éxito reproductivo de los individuos que la poseían. Sin embargo, es patente que el concepto etiológico de función no puede elucidar todo uso de las funciones en biología evolutiva. Podemos establecer una distinción útil entre funciones inmediatas y mediatas. Las funciones inmediatas serían las funciones que cumplen ciertos rasgos a ser explicadas por la teoría de la selección natural. Así se puede afirmar, y tal afirmación puede ser sometida a contrastación, que la función de cierta feromona en cierta especie de hormigas consiste en marcar el camino hacia una fuente de comida a otras hormigas, o que la función de la cola del pavo real es atraer a las hembras. Estas funciones pueden ser determinadas independientemente de su origen histórico, en general, y de la teoría de la selección natural, en particular. Son las mismas funciones que para los teólogos naturales obligaban a postular algún tipo de diseñador inteligente.

El trabajo de Darwin frente a tales funciones consiste en mostrar cómo tal función incrementa o incrementó en el pasado el éxito reproductivo. Como veíamos, puede llamarse a ésta “función mediata” del rasgo. Así, la tarea de Darwin, de encontrar historias adaptativas para las adecuaciones, consiste en encontrar la conexión entre la función inmediata con la función mediata ya mencionada. Esto es completamente consistente con la idea de que la teoría de la selección natural permite *explicar* —no *definir*— las funciones (al menos muchas) de las que hablan los biólogos con un principio mecanicista. Pero los conceptos a explicar por la teoría forman parte de la teoría. Forman parte de la teoría de manera no teórica, es decir, pueden ser determinados prescindiendo en la teoría.

El enfoque etiológico de función es una buena elucidación, en todo caso, de lo que he llamado función mediata, pero no de la función inmediata, necesaria para la aplicación de la selección natural y que debe poder caracterizarse independientemente de ella.

Queda, por supuesto, el trabajo de elucidar el concepto de función inmediata. Muchos autores han propuesto elucidaciones ahistóricas e independientes de la teoría de la selección natural (p.e., Cummins 1975, por citar otro clásico), pero no es meta de este trabajo revisar tales enfoques.

NOTAS

*Agradezco los valiosos comentarios de Pablo Lorenzano y Daniel Blanco a versiones previas a este trabajo.

- 1 Para una completa reseña del estado actual se puede acudir al trabajo de Wouters (2005), de McLauchlin (2003), de Schaffner (1993, cap. 8) o de Caponi (2003). Existen compilaciones en las que se pueden encontrar editadas las distintas posiciones de los diferentes autores (Buller 1999; Ariew, Cummins, y Perlman 2002).
- 2 Darwin se refiere con “adaptación” a lo que yo he llamado “adecuación”, en todas las que aparecen en este trabajo.
- 3 Esto no debe ser considerado como un error de Gould y Vrba. Su intención difiere de la mía. Ellos están intentando distinguir las adaptaciones de las exaptaciones, rasgos hoy funcionalmente útiles que emergen como un epifenómeno de estructuras originalmente no adaptativas o adaptativas pero con una función diferente a la actual. Así, “aptación” refiere a un rasgo que proporciona ventaja reproductiva a sus portadores, y que si fue seleccionado por su función actual, puede ser llamado “adaptación”; si su origen, en cambio, se debe a la selección por otra función, o en su origen no tuvo nada que ver la selección natural, se trata de una exaptación. No relacionaré esta distinción con la mía de manera exhaustiva, sino que simplemente señalaré la necesidad que encuentran los autores de postular un concepto más descriptivo, y uno que toma en cuenta el origen histórico. En esto solamente se parecen ambas distinciones.
- 4 Daniel Blanco (2008) ha defendido historiográficamente que el ámbito explicativo de la teoría de la selección natural coincidía con el de los teólogos naturales. Esto también puede considerarse un argumento a favor de que las adecuaciones pueden ser determinadas independientemente de la teoría de la selección natural.
- 5 Utilizo en gran medida para los textos del libro de Darwin sobre las orquídeas la reciente traducción al castellano de Carmen Pastor (Darwin 2007).

BIBLIOGRAFÍA

- Ariew, André, Robert Cummins, and Mark Perlman, eds. (2002), *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*. New York: Oxford University Press.
- Blanco, Daniel (2008), "La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas", *Ludus Vitalis* XVI (30): 3-26.
- Buller, David J., ed. (1999), *Function, Selection and Design*. New York: State University of New York Press.
- Caponi, Gustavo (2003), "Darwin: entre Paley y Demócrito," *Physis* 10 (3): 993-1023.
- Cummins, R. (1975), "Functional analysis," *Journal of Philosophy* 72: 741-764.
- Darwin, Charles (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.
- (1872), *The Origin of Species*, 6th ed. London: John Murray.
- (1877), *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilised by Insects*. 2th edition. London: John Murray.
- (2007), *La fecundación de las orquídeas*. Translated by Carmen Pastor. Pamplona: Laetoli.
- Dawkins, Richard (1996), *Climbing Mount Improbable*. London: Viking Penguin.
- Ghiselin, Michael T. (1969), *The Triumph of the Darwinian Method*. Berkeley, London: University of California Press.
- Ginnobili, Santiago (2006), *La teoría de la selección natural darwiniana*. Tesis de licenciatura. Filosofía, Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires.
- (2007), "Hay lo que queda. Sobre la presunta tautologicidad de la teoría de la selección natural", *Análisis Filosófico* XXVII (1).
- Ginnobili, Santiago, and Cristián C. Carman (2008), "Deferentes, epiciclos y adaptaciones", en *Filosofía e História da Ciência no Cone Sul. Seleção de trabalhos do 5º Encontro*, Campinas: Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul (AFHIC).
- Gould, Stephen Jay, and Elisabeth S. Vrba (1982), "Exaptation. A missing term in the science of form," *Paleobiology* 8 (1): 4-15.
- Hempel, C.G. (1970), "On the 'standard conception' of scientific theories," in M. Radner & S. Winokur (eds.), *Analyses of Theories and Methods of Physics and Psychology*. Minnesota Studies in the Philosophy of Science vol. 4, Minneapolis: University of Minnesota Press, pp. 142-163.
- Hume, David ([1779] 1980), *Dialogues Concerning Natural Religion*. Indianapolis, Cambridge: Hackett Publishing Company.
- Kant, Immanuel ([1781] 1998), *Crítica de la razón pura*. Buenos Aires: Alfaguara.
- Mayr, E. (1991), *One Long Argument*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- McLaughlin, Peter (2003), *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing System*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mivart, G. J. (1871), *On the Genesis of Species*. London: MacMillan.
- Paley, W. (1802), *Natural Theology*. London: Rivington.
- Schaffner, Kenneth F. (1993), *Discovery and Explanation in Biology and Medicine*. Chicago & London: The University of Chicago Press.
- Wouters, Arno G. (2005), "The function debate in philosophy," *Acta Biotheoretica* 53 (2): 123-151.
- Wright, L. (1976), "Functions", *Philosophical Review* 85: 70-86.