

Homología transformacional, cribado ecológico y exaptación

Transformational homology, ecological filtering and exaptation

Julio Torres Meléndez

Universidad de Concepción, Chile
jutorres@udec.cl
<https://orcid.org/0000-0002-5732-5426>

Resumen

La exaptación es un efecto retrospectivamente afortunado no explicable sobre la base de la interpretación de la función biológica como efecto seleccionado. De ahí que S. J. Gould y E. Vrba (1982) sostuvieron que las adaptaciones tienen funciones y las exaptaciones tienen, en cambio, solo efectos. Me propongo argumentar que hay al menos dos clases de cambio de función que responden a esta definición. La primera es la exaptación que requiere de la noción homología transformacional y la segunda es la exaptación que no supone homología, pero sí requiere de la noción de cribado ecológico o selección no creativa. Sostengo que esta segunda clase de cambio de función hace de las exaptaciones un tipo de rasgo de doble contexto en el sentido de Hendry *et al.* (2009). Mostraré que estas dos categorías de exaptaciones tienen consecuencias divergentes respecto del carácter funcional de sus efectos en el contexto de la concepción darwiniana de función.

Palabras clave: exaptación, función, homología, cribado ecológico, rasgos de doble contexto.

Sección Artículos / Articles Section

Received: 10/10/2024. Final version: 22/12/2024

© 2024 Instituto de Filosofía, Universidad de Valparaíso
Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología (AIFIBI)



This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License

Abstract

Exaptation is a retrospectively lucky effect that cannot be explained based on the interpretation of biological function as a selected effect. This is why S. J. Gould and E. Vrba (1982) argued that adaptations have functions and exaptations have only effects. I argue that there are at least two kinds of function change that meet this definition. The first is exaptation that requires the notion of transformational homology and the second is exaptation that does not involve homology but does require the notion of ecological filtering or non-creative selection. I claim that this second kind of function change makes exaptations a type of dual-context trait in the sense of Hendry *et al.* (2009). I will show that these two categories of exaptations have divergent consequences with respect to the functional character of their effects in the context of the Darwinian conception of function.

Keywords: exaptation, function, homology, ecological filtering, dual-context traits.

1. Introducción

S. J. Gould & E. Vrba (1982) llamaron ‘exaptación’ al proceso mediante el cual un rasgo es cooptado para un uso distinto para el que fue *diseñado* por la selección natural o, también, al proceso mediante el cual, un rasgo que es una consecuencia secundaria de presiones selectivas sobre un carácter correlacionado con este rasgo adquiere un uso de manera fortuita. Se trata de efectos retrospectivamente afortunados y de un cambio de función imprevisible y no explicable sobre la base de la interpretación de la función biológica como efecto seleccionado, la concepción darwiniana de la función desarrollada filosóficamente, entre otros, por L. Wright (1973) y K. Neander (1991). Dada la férrea unión que establecen Gould y Vrba (1982), siguiendo a G. Williams (1966), entre adaptación y función, hay buenas razones para asumir que están comprometidos con esa interpretación darwiniana de la función. De ahí que sostengan que las adaptaciones tienen funciones y las exaptaciones tienen, en cambio, solo efectos: “[...] podemos designar como *adaptación* cualquier característica que promueve la aptitud y que fue construida por selección para su función actual (criterio de *génesis histórica*). La operación de una adaptación es su *función*”. Y agregan que también “podemos seguir a Williams al etiquetar como *efecto* la operación de un carácter útil no construido por selección para su función actual” (Gould & Vrba, 1982, p. 6)¹. Es usual que se trate al concepto de exaptación como un concepto unitario cuya extensión es un conjunto de rasgos que comparten la característica de ser cooptados para un uso que no explica su origen evolutivo o su génesis histórica como lo dicen Gould y Vrba (1982). Pero, dada la complejidad de la realidad biológica, no es sorprendente que puedan distinguirse, al menos, dos clases de cambios funcionales que se ajustan a esta definición y que tienen, sin embargo, consecuencias divergentes respecto de la naturaleza de sus usos exaptados, si función es aquí, siguiendo a

¹ Para un examen crítico de este punto de vista acerca de la función en Gould y Vrba (1982), cf. Caponi (2023).



Gould y Vrba (1982), un efecto seleccionado. La primera clase corresponde a la exaptación que requiere de la noción homología transformacional. La segunda corresponde a la exaptación que no supone homología, pero sí requiere de la noción de cribado ecológico o, de acuerdo con mi interpretación, de selección no creativa. Sostengo que este segundo sentido hace a las exaptaciones un tipo de rasgo de doble contexto como los que se han descubierto teniendo un papel singular en los modelos ecológicos de especiación. Me propongo aquí describir esas dos categorías de exaptaciones y determinar en qué medida ellas tienen consecuencias divergentes respecto del carácter funcional de sus efectos en el contexto de la concepción darwiniana de la función. No tengo como objetivo defender esta tesis filosófica de la función que ha sido exhaustivamente criticada, sino solo asumirla como la interpretación apropiada para la afirmación de Gould y Vrba (1982) según la cual las exaptaciones tienen solo efectos. Mostraré que el caso paradigmático de homología transformacional y origen exaptativo de las plumas de las aves actuales, solo cumple de manera parcial la tesis según la cual las plumas no tienen una función para el vuelo si función es efecto seleccionado. En cambio, la segunda clase de exaptaciones responde efectivamente a esta tesis. Argumentaré además que esta segunda clase de exaptación depende conceptualmente de la noción de cribado ecológico o selección no creativa.

2. La caricatura aviar

El primer tipo de exaptación corresponde a un cambio funcional que supone homología transformacional. La homología transformacional requiere de la noción de estado de carácter. Hay homología transformacional cuando hay una relación transitiva entre caracteres con identidades diferentes o diferentes estados de carácter (Wiley, 2008, p. 16). Por ejemplo, “los brazos humanos, las alas de los murciélagos y las aletas de las ballenas son homólogos, son el mismo carácter: el miembro anterior de los mamíferos. Sin embargo, esa extremidad anterior presenta diferentes estados de carácter” (Ereshefsky, 2012, p. 383). Una homología tóxica, en cambio, refiere a aquellos rasgos homólogos que poseen el mismo estado de carácter (Roffé, 2020, p. 21). El ejemplo de las plumas de las aves modernas que surgieron por procesos adaptativos ancestrales para cumplir la función presumiblemente de termorregulación o de hidrorrepelencia, constituye una exaptación que supone homología transformacional. Asimismo, hay también exaptación y homología transformacional entre la hiomandíbula de los peces gnatostomos y el estribo de los tetrápodos (Gould, 2002, p. 1226). Gould se refiere a su ejemplo de la evolución impredecible de las plumas, su caso preferido de exaptación, como la ‘caricatura aviar’: “[...] la historia real de cualquier órgano clave en cualquier linaje principal supera con creces esta caricatura aviar [*avian cartoon*] tanto en complejidad como en números de episodios de cambio funcional” (Gould, 2002, p. 1226). La caricatura aviar supone aquí la cooptación de las plumas para el vuelo en un solo cambio funcional provocado por un cambio ambiental que no supone selección natural. Algo así como si la forma de la pluma hubiera estado ya construida de manera fortuita respecto de sus propiedades aerodinámicas y luego simplemente *encontró* su función para el vuelo. En este sentido la caricatura no solo

simplifica la realidad biológica, sino que también la deforma. Para que las plumas ancestrales (o protoplumas) de los pequeños dinosaurios terópodos llegaran a ser funcionales para el vuelo tuvo que ocurrir una secuencia de cambios evolutivos que involucran no solo cambios de estado de rasgos morfológicos, sino que también la aparición de nuevos rasgos. De acuerdo con R. Prum y A. Brush:

[...] las plumas son ensamblajes jerárquicamente complejos de numerosas novedades evolutivas -el folículo de la pluma, el germen tubular de la pluma, la estructura ramificada de la pluma, la interacción de bárbulas diferenciadas- que no tienen homología con ninguna estructura anterior (Prum & Brush, 2002, p. 264).

Prum (1999) distingue cinco estadios en la evolución de la pluma que infiere a partir de la distinción de cinco estadios del proceso de desarrollo ontogénico de las plumas de las aves actuales. De manera simplificada estos estadios pueden describirse como sigue:

Estadio I: El origen de un collar tubular indiferenciado da lugar a la primera pluma, un cilindro hueco².

Estadio II: Origen de un collar con crestas de barbas diferenciadas da lugar a una pluma con un penacho de barbas no ramificadas (forma plumulácea o en plumón) y un cálamo basal que emerge de una vaina superficial.

Estadio III: Origen de una pluma pennácea (o en penacho) con un número indeterminado de barbas no ramificadas fusionadas a un raquis central.

Estadio IV: Origen del vano o vexilo cerrado. A las ramificaciones de las barbas, o bárbulas, les crecen garfios para unirse a las bárbulas proximales.

Estadio V: Crecimiento de una pluma pennácea cerrada con un vexilo asimétrico.

La caricatura aviar ignora la relación jerárquica de estas transiciones. La forma asimétrica bilateral de la pluma de dinosaurios y aves voladoras si bien pudo haber sido construida, nos dice Prum (1999), en cualquier momento después de la aparición del vexilo aplanado (la cara de la pluma con barbas en un plano), no sería funcional para el vuelo si en el vexilo, originalmente abierto, no se hubieran desarrollado garfios para unir las ramificaciones de las barbas entre sí y originar el vexilo cerrado que crea una superficie compacta y aerodinámica (Prum, 1999, p. 298). ¿En qué sentido entonces las plumas ancestrales, las plumas de los dinosaurios terópodos, son homólogas a las plumas de las aves modernas? Hay homología transformacional dado que es muy probable que exista un solo ancestro que desarrolló una

² Airoidi & Saborido, 2022, p. 23, atribuyen a Prum (1999) la hipótesis según la cual “las plumas evolucionaron a partir de las escamas”, pero esto no es correcto. Prum rechaza de manera explícita esta tesis: “El origen del folículo creó mecanismos de desarrollo derivados exclusivos de las plumas que hacen crecer estructuras cuyos detalles no son homólogos con ningún aspecto de una escama madura” (Prum, 1999, p. 300). “Las escamas son pliegues intrínsecamente laminares o planares de la piel, mientras que las plumas son apéndices epidermiales esencialmente tubulares” (Prum & Brush, 2002, p. 267).

invaginación epidérmica cilíndrica que dio lugar a un folículo de cuello tubular indiferenciado que hizo posible la primera pluma de la cual se derivan todas las estructuras descritas en los estadios II, III y IV que son comunes tanto para los dinosaurios emplumados como para las aves. El estadio V, sin embargo, es una novedad evolutiva que no tiene homología con ningún rasgo anterior.

¿Qué consecuencias deberíamos extraer respecto de la naturaleza funcional de este rasgo exaptado que supone homología transformacional? Esta pregunta no puede responderse haciendo abstracción de los distintos estadios de la evolución de la pluma. Respecto de los rasgos que evolucionan en los estadios I a IV, sus efectos no han sido seleccionados para el vuelo, según lo muestran tanto los procesos de desarrollo ontogénico como la evidencia fósil. Y, en tanto caracteres jerárquicamente ordenados que constituirán condiciones necesarias para la evolución de dinosaurios y aves capaces de volar, se trata de exaptaciones para estos taxones. El estadio IV, el del vexilo abierto, es posible que permitiera un vuelo rudimentario que dio origen, por procesos selectivos darwinianos, a los rasgos del estadio V que incluye entre otras adaptaciones la asimetría bilateral de la pluma. La respuesta a la pregunta acerca de la naturaleza funcional del rasgo, es entonces que el estadio evolutivo de la simetría bilateral es una exaptación para el vuelo rudimentario y que por esta razón este efecto incidental no es un efecto seleccionado y por ello no es funcional. Pero, de acuerdo con la argumentación de Prum, la asimetría bilateral no podría haber surgido sino como una adaptación aerodinámica. Hay exaptación en el estadio IV, pero en el V y último estadio, el que consideramos de más valor si lo que nos interesa es explicar el vuelo y no, por ejemplo, la capacidad de termorregulación, hay adaptación y consecuentemente efecto funcional.

3. Exaptaciones y rasgos de doble contexto

El segundo tipo de exaptación no supone homología transformacional, pero requiere de manera característica tanto del mecanismo de cribado ecológico como de la instanciación simultánea de dos funciones en un solo rasgo. Gould introduce esta segunda categoría de exaptación cuando trata acerca de la evolución de la cabeza aplanada del lagarto arborícola *Holaspis guentheri*. La forma aplanada surge como una adaptación a su hábito de vida bajo la corteza de los árboles, pero luego es usada exaptativamente para el planeo de un árbol a otro (Gould, 2002, p. 1236). Ambos usos se mantienen en el ciclo de vida de la especie. No hay homología involucrada aquí, no al menos en un sentido pertinente³. Cuando se trata de rasgos funcionales que tienen, como en este caso, un doble uso, pueden naturalmente adscribirse a la categoría más amplia de rasgos de doble contexto en el sentido de Hendry

³ La relación de homología es por cierto una relación reflexiva, toda homología es homóloga de sí misma (cf. DiFrisco *et al.*, 2022, p. 6), pero esta propiedad lógica no es biológicamente relevante.

et al. (2009)⁴. Un solo rasgo hace posible aquí dos usos distintos, cuando lo común es que existan dos rasgos que efectúen estas funciones de manera independiente (Nosil, 2012, p. 34). En estos casos hay pleiotropía, porque estas funciones coinciden extensionalmente en un solo rasgo controlado por un solo conjunto de genes (Servedio *et al.*, 2011, p. 389). Los rasgos de doble contexto que han recibido especial atención, dada su relevancia en la explicación de la especiación sin aislamiento geográfico, han sido los rasgos que tienen simultáneamente una función ecológica y otra de señalamiento para el apareamiento. No veo razones, sin embargo, para que no se extienda este concepto a los casos de exaptación en donde un rasgo tiene también un doble uso y ambos con valor ecológico. Lo que distingue, por un lado, a los casos tradicionales de doble contexto (los rasgos con pleiotropía ecológico-sexual) y, por otro, a los casos de exaptación de doble contexto, es que el primero supone selección sexual y el segundo cribado ecológico (un tipo de selección no creativa como argumentaré).

El concepto de cribado ecológico o cribado ambiental (*ecological filtering*, *environmental filtering*, respectivamente), se ha usado en diferentes sentidos y requiere por lo mismo también de una aclaración para precisar cuál es el concepto de cribado que acompaña a la exaptación. Hay contextos en donde se asume que ‘cribado ambiental’ es sinónimo de ‘selección natural’ (Braun & Lortie, 2024) o también, de una manera más débil, se han tratado estos términos como haciendo referencia a procesos análogos (Keddy, 1992)⁵. P. Keddy (1992) identifica el cribado ecológico como una de las reglas mediante la cual es posible predecir la presencia o ausencia de especies en un determinado entorno abiótico⁶. La llama ‘regla de ensamblaje’ [*assembly rule*] y la considera, como se ha dicho, análoga a la selección natural:

El proceso de construcción de comunidades a partir de grupos de especies es, en muchos sentidos, análogo a los procesos de evolución a través de la selección natural. En el centro de nuestra comprensión de la evolución se encuentra el proceso de selección natural. Los hábitats sirven como filtros para los genotipos, de modo que los genotipos

⁴ Hay exaptación sin homología transformacional también en el caso del presumible uso para la señalización en el apareamiento de la giba coloreada del extinto ciervo gigante *Megaloceros giganteus* (Gould, 2002, p. 1260). Se trata de una consecuencia secundaria de la elevación del dorso como producto del crecimiento de las espinas dorsales subyacentes. Un crecimiento necesario para “anclar un ligamento de sostén de la cabeza portadora de grandes astas” que poseía el *M. giganteus* (Gould, 1999, p. 234). Pero no se trata aquí de un rasgo de doble contexto dado que por sí misma la elevación del dorso es un rasgo morfológico carente de función o de uso, solo adquiriría un uso en contextos de apareamiento.

⁵ Braun & Lortie (2024) emplean también el concepto de cribado ambiental [*environmental filtering*] sin mencionar la selección natural, pero en su introducción al concepto de cribado refieren a artículos que lo hacen análogo al concepto de selección natural (como es el caso de Keddy, 1992) o que solo hacen referencia a la selección natural (como en Vellend, 2010).

⁶ La interacción a la que hace referencia el cribado ecológico es exclusivamente abiótica (no para Winchell *et al.*, 2023). Si la interacción fuera también biótica se trataría de una relación que incluye competencia. Se ha puesto en duda, sin embargo, que existan evidencias empíricas suficientes para hacer una distinción entre filtrado ecológico y exclusión por competencia (cf. Kraft *et al.*, 2015). “La exclusión competitiva ocurre cuando una especie llega y puede persistir en ausencia de vecinos, pero no en su presencia” (Kraft *et al.*, 2015, p. 592).

menos adecuados son filtrados y los más adecuados sobreviven para reproducirse. En el caso de las reglas de ensamblaje, los hábitats también sirven como filtros. Sin embargo, en este caso, los filtros operan sobre los rasgos y eliminan aquellos conjuntos de rasgos que no son adecuados para ese entorno. Las especies que componen la comunidad son aquellas que sobreviven al filtro (Keddy, 1992, 158).

No hay consenso respecto de identificar el cribado ecológico con la selección natural. Pero usarla en este sentido para preguntarse acerca de la relación entre cribado ecológico y la exaptación es inconsistente con el mismo concepto de exaptación. Si ‘cribado ecológico’ significa selección natural, entonces no hay exaptación en estos contextos. Esta identificación se expresa en Shipley (2009): “la analogía del ensamblaje de una comunidad por especies que pasan a través de “filtros” es sugestiva y es esencialmente la noción de selección natural aplicada a la amalgama de múltiples especies en lugar de a diferentes genotipos de la misma especie” (Shipley, 2009, p. 68). Se trataría entonces aquí de selección natural a nivel de especies. Pero si ‘cribado ecológico’ no se emplea como sinónimo de ‘selección natural’, y solo se advierte su analogía con los procesos selectivos darwinianos, entonces el cribado no tiene como resultado la adaptación y se trata de mecanismos distintos. Es en este sentido en que deberíamos entender la afirmación anterior de Keddy (1992) según la cual, en el caso del cribado ecológico, los hábitats sirven como filtros de rasgos, pero en la selección natural los hábitats sirven como filtros de genotipos. No obstante, no parece inicialmente plausible esta distinción dado que la selección natural no podría sino seleccionar rasgos, dado que lo que interactúa con el entorno es el fenotipo de las poblaciones y no su genotipo. Lo que deberíamos entender entonces es que el *resultado* de la interacción con el entorno a que dan lugar el cribado ecológico y la selección natural son diferentes. El cribado ecológico da como resultado una determinada distribución y composición biogeográfica de las especies. En cambio, la selección natural explica la adaptación. El cribado ecológico explica qué poblaciones pueden sobrevivir en un determinado entorno abiótico, mientras que la selección natural explica cómo los rasgos dentro de una población cambian debido a la sobrevivencia y reproducción diferencial (Gearty *et al.*, 2021, p. 506). Lo que parece estar tras estas ambigüedades conceptuales es la distinción entre el sentido no creativo y sentido creativo de la selección natural que en la discusión filosófica e histórica es suficientemente explícito, aunque es usualmente ignorado en la investigación empírica (Razeto-Barry & Ramiro Frick, 2011; Beatty, 2016; Beatty, 2019). De acuerdo con Gould los biólogos pre-darwinianos, y luego los anti-darwinianos, aceptaron que la selección natural tenía el papel negativo de un verdugo que elimina a los inadaptados o malformados, pero rechazaron que fuera una verdadera fuerza creativa (Gould, 2002, pp. 14 y 139). Darwin le otorga a la selección el sentido creativo que nunca antes tuvo en la historia del pensamiento biológico. Aquellos que actualmente no le otorgan a la selección natural una fuerza creativa, deberían entonces identificar el filtrado ecológico como un tipo de selección natural.

Debe advertirse que la relación entre cribado y exaptación parece ser entonces no meramente contingente o empírica como se asume en un estudio acerca de cómo puede haber determinadas convergencias entre rasgos de distintas especies de serpientes marinas que no se

explican por la adaptación a los mismos hábitats. Este es el caso de la condición de vivíparas de las serpientes marinas⁷. La viviparidad “ha sido filtrada ecológicamente y utilizada como una exaptación en los linajes terrestres que conducen a las serpientes modernas que viven toda su vida en el océano” (Gearty *et al.*, 2021, p. 515), para luego agregar que:

[...] una combinación de exaptación y un riguroso filtrado ecológico dio como resultado similitudes morfológicas entre grupos independientes de serpientes marinas. La evolución convergente no siempre está impulsada por la adaptación; más bien, los estrictos requerimientos de los nuevos hábitats pueden imponer fuertes barreras y filtros a las especies que pueden invadirlos con éxito (Gearty *et al.*, 2021, p. 518).

El cribado ecológico y la exaptación funcionarían entonces en conjunto y, al parecer, de manera sucesiva, “de modo que el primero da lugar a la colonización de nuevos nichos por linajes con rasgos o condiciones específicos que luego son cooptados para nuevas funciones” (Gearty *et al.*, 2021, p. 507). Pero esto no puede ser así, dado que si esa colonización es exitosa entonces esas especies tienen ya los rasgos que la hacen posible. Se trata de los rasgos cuyas funciones resultan afortunadas en el nuevo contexto y esta es justamente la definición de ‘exaptación’. La relación entonces entre exaptación y cribado ecológico es analítica: la exaptación supone la superación exitosa de un filtro ecológico, de otra manera no habría exaptación. Aunque, evidentemente, hay cribado sin exaptación cuando el filtro ambiental no hace posible la colonización de un nuevo hábitat para una determinada especie.

4. Conclusiones

Los dos tipos de exaptaciones que he identificado tienen consecuencias divergentes respecto del carácter funcional de los efectos exaptados, si entendemos aquí función como efecto seleccionado. Gould niega el carácter funcional de las exaptaciones consecuentemente con su compromiso con la noción darwiniana de función, pero un examen detenido de su ejemplo del origen evolutivo de las plumas muestra que los tipos de exaptaciones que suponen homología transformacional solo pueden ser consideradas como exaptaciones propiamente tales en las etapas previas a la última secuencia jerarquizada de novedades evolutivas. Esta última novedad evolutiva debe ser explicada como una adaptación y, por tanto, como propiamente funcional. Conjeturo que lo que muestra el examen de la *caricatura aviar* de Gould puede ser replicado en los distintos casos de exaptación que requieren de la noción de homología transformacional. Respecto a las exaptaciones que pueden ser incluidas en la categoría más amplia de los rasgos de doble contexto, pero que se distinguen por suponer el mecanismo de cribado ecológico, he mostrado que responden de manera precisa a los requerimientos de la

⁷ “La viviparidad cumple una función vital en los reptiles terrestres al permitir el control del clima durante el desarrollo de un embrión. En las serpientes marinas, es muy probable que la viviparidad aún cumpla este propósito, pero también se ha adoptado para evitar la asfixia durante el desarrollo, lo que permite estilos de vida completamente marinos” (Gearty *et al.*, 2021, p. 515).

noción de exaptación de Gould y Vrba (1982). Si la noción de cribado ecológico se entiende como selección no creativa, entonces el efecto de los rasgos cooptados no puede entenderse como funcional sobre la base de la función como efecto seleccionado. La relación entre este mecanismo de selección no creativo y exaptación no parece ser meramente empírica. Se trata de una relación conceptual que se extrae de la misma noción de exaptación. Si las especies pueden colonizar exitosamente nuevos ambientes gracias a rasgos que fueron *diseñados* previamente, pero que luego resultan útiles de manera afortunada para esa colonización, entonces estos rasgos constituyen por definición exaptaciones.

Referencias bibliográficas

- Airoldi, G., & Saborido, C. (2022). Forma, función y arquitectura biológica: Una propuesta para clasificar la evolución de la complejidad. *Cuadernos Filosóficos / Segunda Época*, (19). <https://doi.org/10.35305/cf2.vi19.186>
- Beatty, J. (2016). The Creativity of Natural Selection? Part I: Darwin, Darwinism, and the Mutationists. *Journal of the History of Biology*, 49(4), 659-684. <http://www.jstor.org/stable/44980465>
- Beatty, J. (2019). The Creativity of Natural Selection? Part II: The Synthesis and Since. *Journal of the History of Biology*, 52(4), 705-731. <http://www.jstor.org/stable/45281432>
- Braun, J., & Lortie, C.J. (2024). Environmental filtering mediates desert ant community assembly at two spatial scales. *Oecologia*, 205, 231-244. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05559-2>
- Caponi, G. (2023). Function, Adaptation, and Design in Biology. En Gayon, J., de Ricqlès, A., & Dussault, A. C. (eds.) *Functions: From Organisms to Artefacts. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences*, vol 32. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-31271-7_9
- DiFrisco, J., Love, A. C., & Wagner, G. P. (2022). The hierarchical basis of serial homology and evolutionary novelty. *Journal of Morphology*, 284, e21531. <https://doi.org/10.1002/jmor.21531>
- Ereshefsky, M. (2012). Homology thinking. *Biol. Philos.*, 27, 381-400. <https://doi.org/10.1007/s10539-012-9313-7>
- Gearty, W., Carrillo, E. & Payne, J.L. (2021). Ecological Filtering and Exaptation in the Evolution of Marine Snakes. *The American Naturalist*, 198(4), 506-521.
- Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8(1), 4-15. <http://www.jstor.org/stable/2400563>
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.



- Hendry, A. P., Huber, S. K., De Leon, L.F., Herrel, A., & Podos, J. (2009). Disruptive selection in a bimodal population of Darwin's finches. *Proc. R. Soc. B.*, 276, 753-759. <http://doi.org/10.1098/rspb.2008.1321>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S. & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 29: 592-599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Neander, K. (1991). Functions as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense. *Philosophy of Science*, 58(2), 168-184. <http://www.jstor.org/stable/187457>
- Nosil, P. (2012). *Ecological Speciation*. Oxford University Press.
- Prum R. O. (1999). Development and evolutionary origin of feathers. *The Journal of experimental zoology*, 285(4), 291-306.
- Prum, R. O., & Brush, A. H. (2002). The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly review of biology*, 77(3), 261-295.
- Razeto-Barry, P. & Frick, R. (2011). Probabilistic causation and the explanatory role of natural selection. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(3), 344-355. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2011.03.001>
- Roffé, A. J. (2020). Dynamic homology and circularity in cladistic analysis. *Biol. Philos.*, 35, 21. <https://doi.org/10.1007/s10539-020-9737-4>
- Servedio, M. R., Van Doorn, G. S., Kopp, M., Frame, A. M., & Nosil, P. (2011). Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? *Trends in ecology & evolution*, 26(8), 389-397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.005>
- Shipley, B. (2009). *From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Vellend, M., & Agrawal, A. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183-206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Wiley, E. O. (2008). Homology, identity and transformation. En G. Arriata, H.-P. Schulze y M.V.H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny* (pp. 9-21). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press.
- Winchell, K. M., Losos, J. B. & Verrelli, B. C. (2023). Urban evolutionary ecology brings exaptation back into focus. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(8), 719-726. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.03.006>



Wright, L. (1973). Functions. *Philosophical Review*, 82(2), 139-168.

