

La adaptación biológica

por Stephen J. Gould
y Richard C. Lewontin

Debate

Stephen J. Gould es profesor de geología en la universidad de Harvard.

Richard C. Lewontin es profesor de zoología en la universidad de Harvard.

■ «Nada tiene sentido en biología sino es a la luz de la evolución», decía Theodosius Dobzhansky, uno de los fundadores de la teoría neodarwinista de la evolución que afirma que las especies animales y vegetales deben su existencia a la selección natural. Comprender un organismo viviente a la luz de la evolución consiste, pues, de acuerdo con este espíritu, en comprender cómo su anatomía, su fisiología, su comportamiento, son configurados por la selección natural, es decir, de qué manera están adaptados sus caracteres para conferirle las mayores posibilidades de supervivencia.

■ Sin embargo, Stephen J. Gould y Richard C. Lewontin muestran aquí algunos defectos de este punto de vista: no todos los caracteres de un organismo son adaptativos. La búsqueda de un sentido de este signo para todas las partes de un organismo es con frecuencia inadecuada, errónea, incluso perjudicial, ya que conduce a explicaciones exageradas, dudosas o carentes de fundamento. Los autores proponen puntos de vista distintos al neodarwinista.

■ El gran domo de la catedral de San Marcos en Venecia está decorado por un mosaico que ilustra de forma detallada los grandes temas de la fe cristiana. Tres series de personajes dispuestos en círculos irradian de la imagen de Cristo

central: los ángeles, los discípulos y las virtudes. Cada círculo está dividido en cuadrantes, en cada uno de los cuales se encuentra uno de los cuatro tímpanos, situados entre los arcos, bajo el domo. Los tímpanos, espacios trian-

gulares agudos formados por la intersección de un par de arcos, son subproductos necesarios en la arquitectura de una cúpula construida sobre arcos. Cada tímpano ha recibido una ornamentación extremadamente bien adaptada a

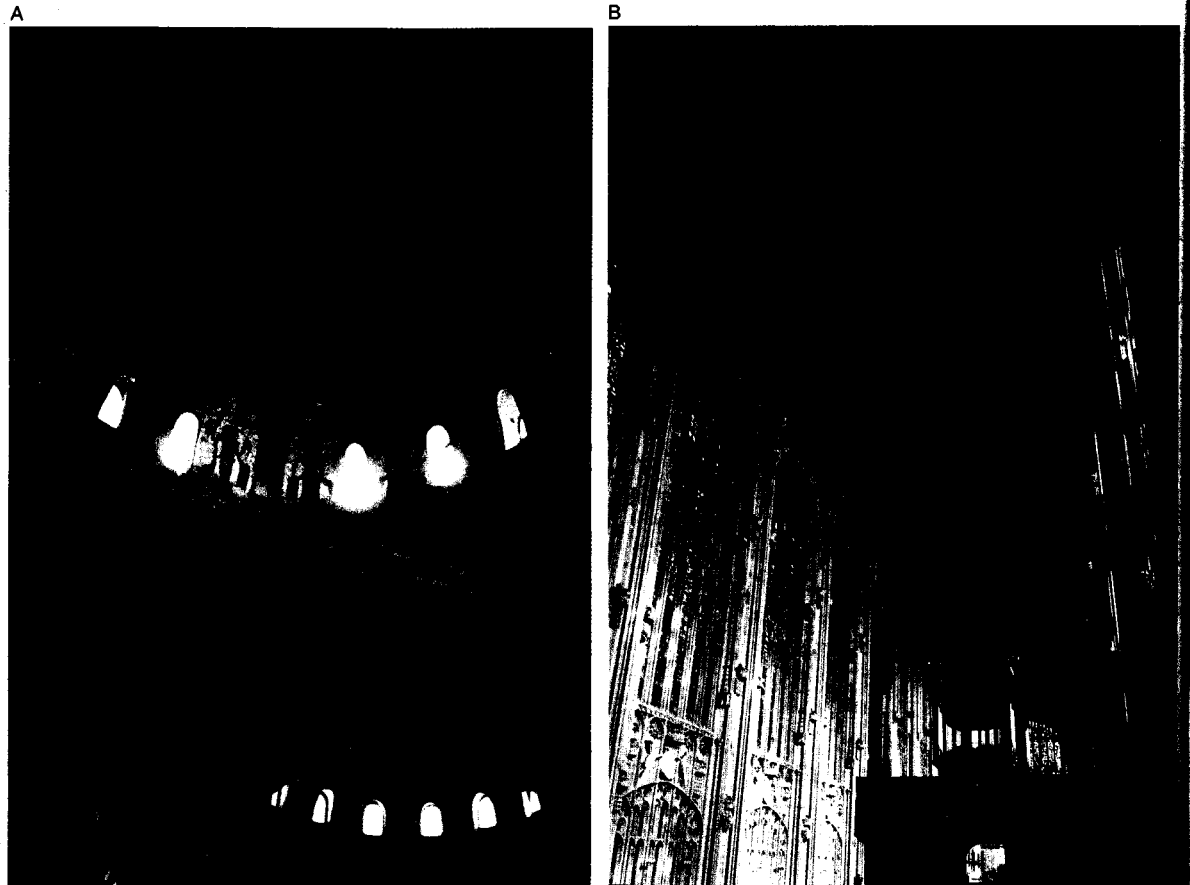


Figura 1. En el marco de las artes decorativas la palabra «adaptación» no se presta a confusión, como sucede en biología. Por ejemplo, el conjunto pictórico que decora los tímpanos de la gran cúpula de la catedral de San Marcos, en Venecia (A) está bien adaptado a la geometría de estos espacios arquitectónicos: un Evangelista está situado en lo alto del triángulo, mientras que un personaje que representa uno de los cuatro ríos bíblicos vierte agua en el vértice.

Otro ejemplo de adaptación en arte decorativo es el de los espacios rómbicos a lo largo de la línea media de la bóveda de la capilla del King's College de Cambridge (B). Estos espacios están decorados alternativamente por la rosa y la rastra de los Tudor (propietarios de la capilla). Tanto en el caso de los Evangelistas como en el caso del emblema de los Tudor, la adaptación denota la utilización ingeniosa y oportuna de una realidad arquitectónica. Sería erróneo, con toda certeza, decir que los tímpanos han sido construidos para albergar a los Evangelistas o que los espacios rómbicos lo han sido para ubicar a los emblemas de los Tudor. La palabra «adaptación» se presta con frecuencia —en biología— a este tipo de explicaciones invertidas. (Foto Bordas.)

su geometría en punta (figura 1A). Un evangelista está ubicado en la parte alta, flanqueado a su vez por ciudadelas celestiales. Debajo, un hombre que representa uno de los cuatro cursos fluviales bíblicos (el Tigris, el Éufrates, el Indo y el Nilo) vierte el agua de una vasija en el espacio que va estrechándose a sus pies.

Este mosaico de la gran cúpula central de la catedral de San Marcos es tan refinado, tan armonioso, tan bien logrado que uno podría estar tentado a considerarlo como la razón de ser del edificio arquitectónico; lo cual sería, sin embargo, y de forma evidente invertir el orden de las cosas. Es, al contrario, una necesidad arquitectónica la que da origen a esa particular estructura del mosaico: los cuatro tímpanos y su forma triangular afilada provienen necesariamente de la arquitectura que requiere una cúpula sobre cuatro arcos, los cuales han determinado la estructura cuatripartita de la decoración en círculos de la misma proporcionando un espacio disponible que los artistas han podido decorar.

Es fácil encontrar ejemplos de esta naturaleza donde los motivos arquitectónicos determinan una serie de consecuencias y, en general, nos resulta fácil comprenderlos ya que nuestro pensamiento no está torcido, como sucede en biología. Por ejemplo, un techo abovedado constituido por abanicos de arcos debe comprender necesariamente una serie de espacios vacíos de forma rómbica a lo largo de su línea media, donde confluyen los bordes de dichos abanicos (figura 1B). Desde el momento en que tales espacios existen necesariamente se constituyen con frecuencia en soporte de ingeniosas ornamentaciones. En la capilla del King's College de Cambridge, por ejemplo, espacios semejantes muestran protuberancias decoradas, alternativamente, por la rosa y la rastra de los Tudor. De alguna manera, puede decirse que esta disposición de la decoración está «bien adaptada», pero es evidente que el motivo arquitectónico es la causa primera de esta «adaptación». Los espacios rómbicos son, necesariamente, los subproductos de una arquitectura abovedada por abanicos de arcos. La utilización ornamental que de ella se haga es secundaria. Quienquiera que intentara explicar la estructura de la ornamentación de la bóveda de aquella capilla diciendo que la disposición alternante de la rosa y de la rastra era el fin perseguido, ya que se trataba de una capilla de los Tudor, podría ser objeto del mismo tipo de chanza con que Voltaire se burlaba del doctor Pangloss: «Las cosas no pueden ser de otra forma: todo tiene una finalidad y todo está hecho necesariamente para el mejor fin. Nótese atentamente

que las narices han sido hechas para llevar gafas y por ello tenemos gafas. Los pies han sido instituidos visiblemente para ir calzados y por este motivo tenemos zapatos».

Tales inversiones en el mecanismo explicativo son frecuentes en biología y especialmente en biología evolutiva ya que la adaptación de los organismos a su medio es una cuestión que —actualmente— polariza exageradamente el interés de los biólogos.

Razonamientos panglossianos

Por ejemplo, las hienas hembras tienen órganos genitales externos que mimetizan exactamente los órganos genitales masculinos;⁽¹⁾ el clítoris es tan grande como un pene, y los labios mayores están soldados y rellenos de una sustancia grasa, de modo que el conjunto tiene el aspecto de bolsa. La mayoría de los biólogos explican actualmente esta extravagante morfología diciendo que se trata de una adaptación a la vida social. Cuando las hienas —que viven muy dispersas— se encuentran, proceden a una ceremonia de saludo con inspección mutua de los genitales externos. Esta ceremonia es necesaria, dicen los biólogos «adaptacionistas», para evitar conflictos entre individuos que durante un momento se desplazan juntos. Así, los órganos genitales de las hembras habrían tomado la morfología masculina para servir de signo de reconocimiento social en el transcurso de la ceremonia de salutación. En su explicación de la masculinización de la vulva en la hiena los biólogos «adaptacionistas» parten, pues, de la función (supuesta) del órgano tal como aparece (aparentemente) en la biología animal, y después dicen, como el doctor Pangloss, que el órgano ha sido modelado para cumplir tal función: la vulva se habría masculinizado con el fin de posibilitar el comportamiento de salutación social.

Sin embargo, nadie ha propuesto que la masculinización de la vulva en la hiena pudiera ser consecuencia de otro dato de la biología de la especie, que en su origen no tiene nada que ver con la ceremonia social del saludo. Pues la hiena hembra también se caracteriza, a pesar de su sexo, por presentar una gran cantidad de hormona masculina circulante en la sangre. Hormona masculina que administrada prontamente en la vida de cualquier feto masculiniza siempre el aspecto de sus órganos sexuales. ¿Por qué hay tal cantidad de hormona masculina en la hembra? Una explicación verosímil es que las hienas hembras son más grandes que los machos y socialmente dominantes frente a éstos; diríase que están dotadas de ciertas características fisiológicas y

etológicas normalmente propias de los machos en las demás especies. Cualquiera que sea el motivo exacto, es preciso admitir que la masculinización de la vulva no es un hecho primero sino una consecuencia «anexa» y que, por consiguiente, el razonamiento «adaptativo» sobre su función en el origen del comportamiento de salutación social es inadecuado. (Nosotros hemos propuesto el término «exaptación» para designar esta especie de fenómeno que no es directamente adaptativo.)⁽¹⁾ Los razonamientos «adaptativos» panglossianos son frecuentes en biología e incluso han ganado acceso, durante estos últimos años, a la antropología y a la etnología.

Así, el etnólogo norteamericano Michael Harner ha sugerido en 1978⁽²⁾ que, entre los aztecas, el sacrificio humano habría aparecido como solución frente a una penuria crónica de alimentos; las piernas de las víctimas eran efectivamente consumidas (solamente por los personajes de alto rango). Edward O. Wilson el autor de *Sociobiology: the new synthesis* ha retomado la idea, considerando la explicación como ejemplo fundamental de una predisposición hereditaria y adaptativa al régimen carnívoro en los humanos.⁽³⁾ Harner y Wilson nos pedirían, pues, que contempláramos el refinado sistema social de los aztecas y su compleja ideología basada en mitos, símbolos y tradiciones como simples epifenómenos. Todo ello no sería sino una racionalización inconsciente que ocultaría la razón real: la necesidad de proteínas. Por el contrario, el antropólogo norteamericano Marshall Sahlins ha demostrado que aquellos sacrificios humanos representaban tan sólo una parte del elaborado sistema cultural azteca, que en su totalidad no solamente materializaba su cosmología sino que también cumplía funciones claramente prácticas, como el mantenimiento de los rangos sociales y los sistemas tribales entre los citados.

Tenemos toda la razón para pensar que el canibalismo de los aztecas era una adaptación muy semejante a la de los Evangelistas y los ríos en los tímpanos de San Marcos o a la de los relieves ornamentados en los espacios rómbicos de la bóveda de la capilla del King's College: un fenómeno secundario representativo de la utilización oportuna de ciertas circunstancias, pero no un hecho primordial. Para decirlo más claramente, en el caso de los aztecas, un sistema cultural particular, desarrollado por ciertas razones, ha conducido a la acumulación de un gran número de cadáveres; entonces podría efectuarse una utilización derivada de los mismos: el canibalismo. ¿Por qué darle la vuelta a todo el sistema, como

(1) S.J. Gould, E.S. Vrba, *Paleobiology*, 8, 4, 1982.

(2) M. Harner, *Am. ethnologist* 4, 117, 1977.

(3) E.O. Wilson, *On human nature*. Harvard University Press, 1978.

**¿Por qué los *Tyrannosaurus* tenían tan pequeñas las patas anteriores?
¿Obedecía a una razón utilitaria?**



Figura 2. La línea de cierre de las valvas de distintas pechinas no es recta sino que forma un zigzag (en la ilustración la ostra *Ostrea cristagalli*). Este carácter ha sido considerado en el pasado como una adaptación que permitía reforzar el cierre de la concha. Más recientemente ha sido interpretado como un medio de controlar el tamaño de las partículas que entran en el interior (cuando el animal entreabre las valvas el agua puede pasar, así como las partículas de tamaño pequeño, pero no aquéllas que son algo mayores.⁽⁴⁾ (Foto J.L.Charmet.)

hacen Harner y Wilson, y considerar toda una cultura como el epifenómeno de un modo (inhabitual) de procurarse carne? Los tímpanos de San Marcos no han sido concebidos con la finalidad de albergar a los Evangelistas.

Los razonamientos que toman como punto de partida la utilidad adaptativa de una parte o de una estructura dada del organismo conducen con mucha frecuencia a concepciones erróneas. Así había sido ya reconocido a finales del siglo XIX. Veamos cómo se manifestaba el biólogo británico Francis Galton a propósito de la explicación que de las huellas digitales formulara Herbert Spencer, el célebre filósofo y biólogo británico de la época;⁽⁴⁾ «¿cuál es la razón de ser de estos curiosos jeroglíficos papilares? ¿Por qué en tal hombre y en tal dedo forman espirales y en tal otro bucles? Herbert Spencer me pidió un día que le mostrara mi laboratorio y que le tomara las huellas digitales, lo que hice. Yo me puse a hablar entonces del fracaso de toda explicación que permitiera comprender el origen de estos motivos y le expliqué cómo se habían diseccionado los dedos del feto para estudiar sus estadios precoces, etc. Spencer me hizo observar entonces que este método partía por mal camino; lo que había que hacer era preguntarse de entrada cuál era la finalidad de tales surcos y entonces remontarse al origen a partir de la misma. Así, decía, resulta evidente que los delicados orificios de las glándulas sudoríparas requieren una protección, que les aseguran precisamente las crestas a una parte y a otra de los surcos; a partir de aquí, elaboró una hipótesis ingeniosa y plausible hasta en sus

menores detalles. Yo le respondí que sus argumentos me parecían bellos y que deberían ser ciertos, pero que la realidad es que los orificios de las glándulas sudoríparas no se encuentran en el fondo de los surcos sino sobre las crestas a ambos lados de tales surcos».

Nosotros quisiéramos cuestionar el hábito mental que, en la actualidad, ha invadido toda la biología (y más) y que damos en llamar «programa panglosiano» o programa adaptacionista; criticable por numerosas razones, algunas de las cuales ya hemos visto. Vamos ahora a reconsiderarlas y a detallarlas para proponer a continuación alternativas, algunas de las cuales se inspiran en la noción de motivo arquitectónico que ya hemos utilizado.

¿Es omnipotente la selección natural?

En biología evolutiva el programa adaptacionista ha sido formulado principalmente por Alfred R. Wallace y por August Weismann, a finales del siglo pasado. Wallace fue un naturalista británico que inventó, juntamente con Darwin, la teoría de la evolución por selección natural (véase *Mundo Científico*, n.º 12, p. 272, 1982). A. Weismann fue un biólogo alemán que criticó la teoría lamarckiana de la herencia de los caracteres adquiridos convirtiéndose en jefe de fila del neodarwinismo. ¿Qué significa programa adaptacionista?

La teoría de la evolución por selección natural estipula que las nuevas especies nacen a partir de especies ancestrales de la siguiente manera: algunos individuos, en el seno de una pobla-

ción determinada, heredan en el momento de su nacimiento caracteres morfológicos y fisiológicos que les confieren alguna ventaja frente a sus competidores en la lucha por la supervivencia. Estos individuos más aptos dejarán por término medio más descendientes que sus competidores. Sus caracteres ventajosos serán, pues, más y más frecuentes en las poblaciones hasta hacerse mayoritarios. Por ejemplo, según esta teoría, caracteres anatómicos particulares que confiriesen aptitud para la carrera rápida en la estepa habrían presidido el nacimiento de la especie caballo, expandiéndose en poblaciones ancestrales de animales que no estaban adaptadas a la carrera en las estepas. Así, cuando un biólogo estudia una especie dada debe averiguar cuáles son los caracteres que le han conferido una aptitud particular; por ejemplo, las «cuatro manos» de los monos representarían una adaptación que ha permitido a estas especies sobrevivir y perpetuarse en un medio arborícola. De la misma manera, cada uno de nosotros ha aprendido en la escuela que los afilados incisivos del gato, los cojinetes de sus patas, la rapidez de sus reflejos y la agudeza de sus sentidos representan adaptaciones a la caza y al régimen carnívoro. De igual modo, las grandes orejas móviles de la liebre y sus poderosas patas traseras representan adaptaciones que permiten a este animal poner tierra de por medio al menor ruido sospechoso. En general, pues, numerosos caracteres de un animal concurren en su adaptación a un modo particular de vida. Darwin mismo lo había subrayado claramente. Pero, Wallace y Weismann fueron más lejos: consideraron que casi todos los caracteres de un animal respondían a una adaptación particular. En el cuadro del programa adaptacionista la selección natural es vista, por tanto, como omnipotente, en el sentido de que informa todos los caracteres de los seres vivos. A partir de ahí, siguiendo este programa, la mayoría de los biólogos de nuestros días cuando estudian un organismo lo «atomizan», lo reducen a partes elementales e intentan comprender la utilidad adaptativa de cada una de las partes tomada aisladamente.

Con mucha frecuencia, la utilidad adaptativa de cada parte de un organismo es afirmada *a priori*, en razón de la adhesión de los biólogos al «programa adaptacionista» más que deducida razonablemente de las observaciones sobre la biología del organismo en cuestión. En consecuencia, las explicaciones de las utilidades adaptativas varían de un biólogo a otro o de una época a otra: así, la línea de cierre de la concha de algunos organismos con exoesqueleto bivalvo (como los bra-

(4) F. Galton, *Memories of my life*, Methuen, 1909.

quiópodos y los lamelibranquios) no es recta sino en zigzag (figura 2). Durante mucho tiempo se ha considerado este carácter como un medio de reforzar el cierre del caparazón; después ha sido considerado más bien como un medio de controlar el tamaño de las partículas que penetran en el interior.⁽⁵⁾ En los ciervos y en los gamos, las astas y cornamentas fueron consideradas en principio como sistemas defensivos frente a los depredadores; más tarde, como señales de advertencia para los adversarios en la competición entre los machos de una misma especie.⁽⁶⁾ En antropología física, la configuración particularmente rechoncha del rostro de los esquimales había sido considerada como una adaptación al frío,⁽⁷⁾ mientras que posteriormente ha sido interpretada como una adaptación para reforzar la masticación.⁽⁸⁾ No es que tratemos de atacar cada una de estas nuevas explicaciones, puede que sean ciertas; lo que nosotros queremos decir es ¿acaso es preciso remplazar explicaciones adaptativas insatisfactorias por otras explicaciones que quizá se revelen igualmente insatisfactorias? ¿No sería mejor, en todo caso, buscar explicaciones alternativas que no repitan la fórmula: tal carácter no pudo ser modelado más que en el sentido de aumentar las posibilidades de supervivencia?

Ello nos parecería más indicado que el «programa adaptacionista» que en

muchos casos conduce a los biólogos a callejones sin salida. Así R. Costa y P.M. Bisol intentaron verificar que la variabilidad de las constituciones genéticas (= polimorfismo) debía ser menor en los animales que habitan el mar profundo, donde el ambiente es uniforme, y mayor en los animales terrestres expuestos a ambientes diversificados.⁽⁹⁾ Sin embargo, en sus estudios no encontraron este resultado, y concluyeron: «Los polimorfismos observados parecerían indicar que no se hallan en correlación con los factores ambientales característicos de cada una de las zonas estudiadas. Estos resultados sugieren que las estrategias adaptativas no son idénticas en los diferentes ambientes».⁽⁹⁾ Es una actitud frecuente entre los biólogos: se constata la imposibilidad de encontrar una buena explicación adaptativa, pero se invoca la necesidad de encontrar una, lamentando entonces la insuficiencia de los conocimientos de la biología de la especie estudiada y la necesidad de llevar a cabo nuevas investigaciones para encontrar finalmente esa explicación.

El defecto de las concepciones utilitaristas y reduccionistas

También es criticable en el programa adaptacionista el que no se ponga el acento más que en el aspecto de la utilidad de las partes del organismo, exclu-

yendo cualquier otro. Dicho de otra manera, cada parte del organismo es considerada en su existencia única y exclusivamente en función de su utilidad adaptativa inmediata. Por ejemplo, las explicaciones que acompañan a la reconstrucción en tamaño natural, en fibra de vidrio, del gran reptil carnívoro *Tyrannosaurus*, del periodo secundario, en el Museo de la Ciencia de Boston, y que están redactadas en estos términos: «Las patas anteriores de este animal son un enigma; cómo utilizaba *Tyrannosaurus* sus minúsculas patas anteriores (figura 3) permanece, científicamente, sin explicar: eran demasiado pequeñas para alcanzar la boca. Quizá fueran utilizadas por el animal como una ayuda para incorporarse». No dudamos que *Tyrannosaurus* utilizaba sus pequeñas patas anteriores de alguna forma, pero ¿hay necesidad alguna de intentar encontrar alguna explicación adaptativa a su pequeño tamaño? ¿No podría deberse, simplemente, a un crecimiento diferencial de las distintas partes del cuerpo? Efectivamente, es posible imaginar que ello se habría producido durante la ontogénesis; es decir, que durante la ontogénesis de *Tyrannosaurus* se hubiera producido un agrandamiento de la cabeza y de las patas posteriores y una disminución correlativa del tamaño de las anteriores con relación al plan de organización ordinario de estos reptiles.



Figura 3. El *Tyrannosaurus* (reconstruido aquí en fibra de vidrio, en el parque de Saint-Vrain) fue el mayor reptil carnívoro del periodo secundario: medía cuatro metros de altura y debía pesar unas doce toneladas. Su morfología es muy particular: la cabeza y las patas posteriores son muy grandes, mientras que las anteriores son, por el contrario, muy pequeñas. En el marco del «programa adaptacionista» que considera que todos los caracteres de un organismo son adaptativos, numerosas explicaciones (insatisfactorias) han sido propuestas para encontrar una utilidad a estas pequeñas patas. Podría ser, sin embargo, que tal pequeñez no fuera más que el resultado de una ley de desarrollo diferencial: es la exageración del tamaño de las patas posteriores la que habría acarreado la reducción del tamaño de las anteriores. (Foto J.P. Livet.)

(5) M.J.S. Rudwick, *Paleontology* 7, 135, 1964.
 (6) L.S. Davitashvili, *Teoriya polovogo otbora* (Teoría de la selección natural), en ruso. Akademii Nauk, 1964.
 (7) C.S. Con, S.M. Garn, J.B. Birdsall, *Races*. G. Thomas, 1950.
 (8) B.T. Shea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 47, 289, 1977.
 (9) R. Costa, P.M. Bisol, *Biol. Bull.* 155, 125, 1978.

Igual que el doctor Pangloss muchos biólogos piensan, que en el mundo natural todo es lo mejor de lo posible.

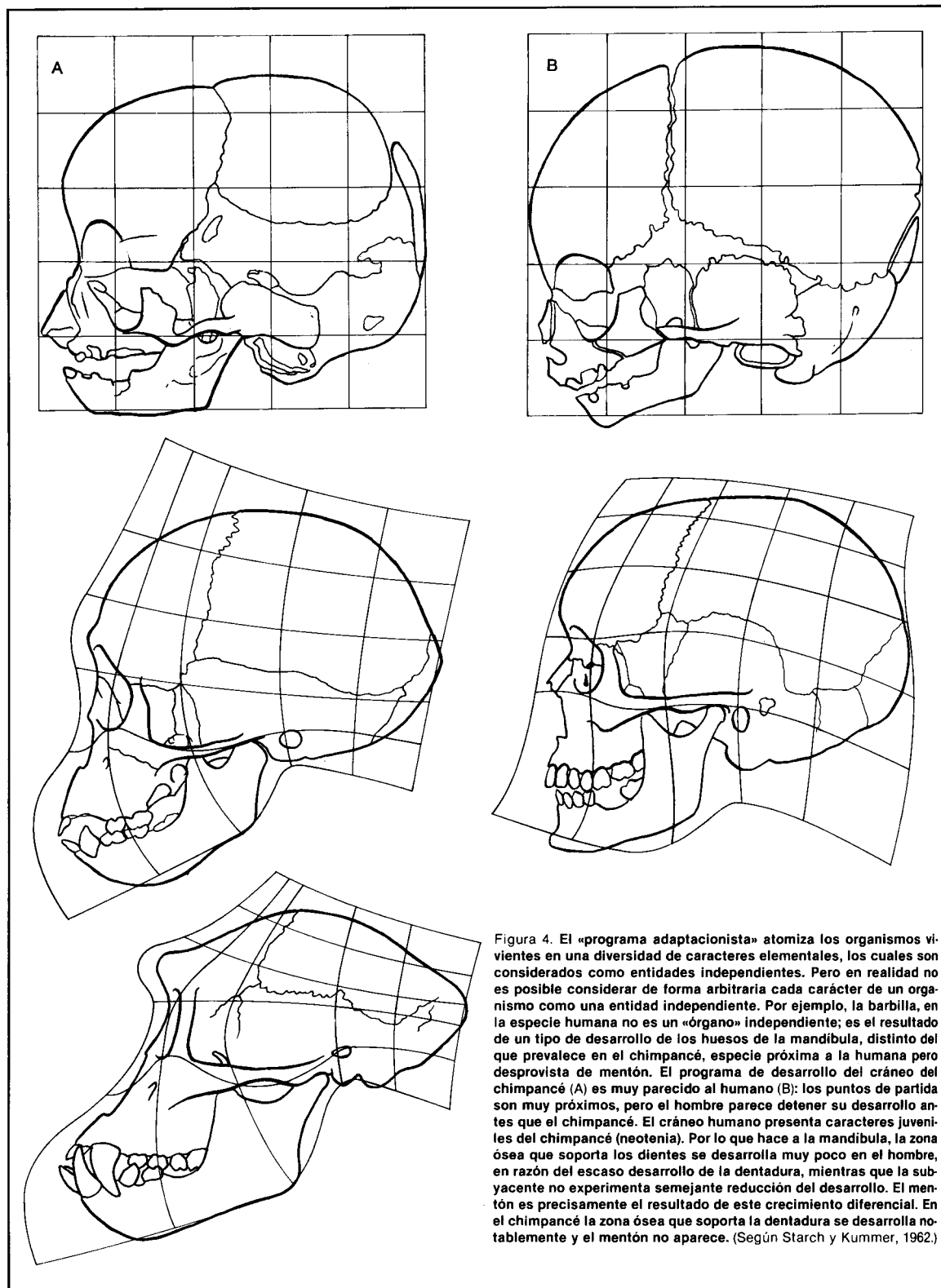


Figura 4. El «programa adaptacionista» atomiza los organismos vivos en una diversidad de caracteres elementales, los cuales son considerados como entidades independientes. Pero en realidad no es posible considerar de forma arbitraria cada carácter de un organismo como una entidad independiente. Por ejemplo, la barbilla, en la especie humana no es un «órgano» independiente; es el resultado de un tipo de desarrollo de los huesos de la mandíbula, distinto del que prevalece en el chimpancé, especie próxima a la humana pero desprovista de mentón. El programa de desarrollo del cráneo del chimpancé (A) es muy parecido al humano (B): los puntos de partida son muy próximos, pero el hombre parece detener su desarrollo antes que el chimpancé. El cráneo humano presenta caracteres juveniles del chimpancé (neotenia). Por lo que hace a la mandíbula, la zona ósea que soporta los dientes se desarrolla muy poco en el hombre, en razón del escaso desarrollo de la dentadura, mientras que la subyacente no experimenta semejante reducción del desarrollo. El mentón es precisamente el resultado de este crecimiento diferencial. En el chimpancé la zona ósea que soporta la dentadura se desarrolla notablemente y el mentón no aparece. (Según Starch y Kummer, 1962.)

Es posible, además, que el aumento del tamaño de la cabeza y de las patas posteriores hubiera tenido, a su vez, un verdadero valor adaptativo para un régimen carnívoro. Simplemente, lo que queremos decir es que la reducción de la talla de las patas anteriores podría no ser una adaptación directa sino una consecuencia de la modificación de otras partes del cuerpo. Esta hipótesis no adaptativa para explicar la pequeña talla de las patas anteriores tiene la ventaja de poder ser contrastada por métodos llamados alométricos, que nos llevaría demasiado el detallar aquí.⁽¹⁰⁾ Por tanto, nos parece más interesante y potencialmente más fructífera que las especulaciones inverificables acerca de la mejor utilidad posible de cada parte del organismo.

Otro defecto nada despreciable del «programa adaptacionista» consiste en que al estudiar las partes de los organismos tomadas separadamente se pierde de vista el hecho de que los organismos constituyen entidades integradas; considera, por contra, que los seres vivos son una colección de partes independientes, concepción que puede conducir a graves errores. Si, por ejemplo, en la especie humana se considera al mentón como una parte independiente, uno se ve abocado a una explicación sobre su origen que es exactamente contraria a la que se considera más verosímil.⁽¹¹⁾ En el primer caso, en efecto, se explica la génesis del mentón en la evolución de los primates por la aparición de una etapa suplementaria en el desarrollo de la mandíbula. Por el contrario, en el segundo caso, la génesis del mentón se explica atendiendo al remodelado de la mandíbula, remodelado que es consecuencia de la reducción de una etapa del desarrollo óseo de la misma (figura 4).

Por otra parte, la atomización del organismo en partes independientes en el cuadro del programa adaptacionista conduce a buscar una utilidad óptima (para la supervivencia) de cada una de las partes. En la práctica, cuando se intenta hallar este óptimo a menudo no se le encuentra. No obstante, lo que hacen entonces los biólogos en lugar de salir del marco adaptacionista es invocar la necesidad de un compromiso con otra parte. Un ejemplo de ello nos lo proporciona el estudio de Gordon Orians, de la universidad de Washington, sobre el comportamiento alimentario de aquellos pájaros que abandonan el nido para capturar presas, pero que vuelven a él para consumirlas (en biología evolutiva, los comportamientos son clásicamente considerados como constituyentes de la estructura del organismo, de igual modo que cualquier rasgo anatómico). Podría esperarse una cierta estrategia en el comportamiento de

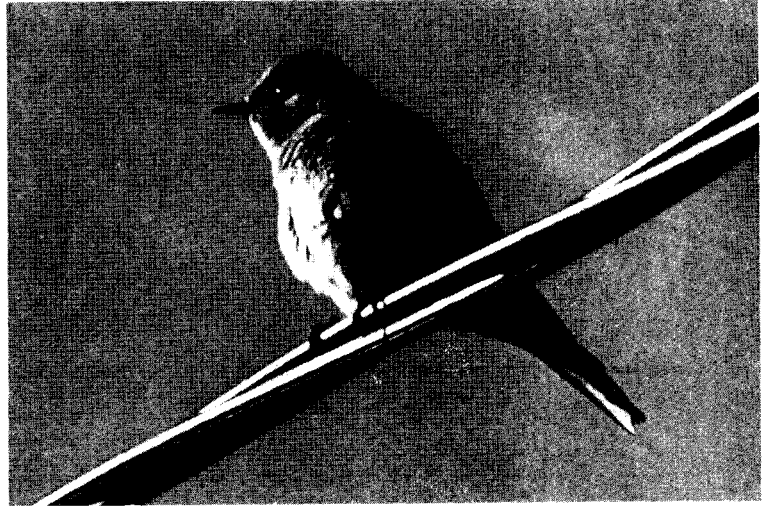


Figura 5. El petirrojo azul *Sialia sialis* es un pájaro muy frecuente en América del Norte. El dorso y las partes superiores de este animal son de color azul intenso; mide alrededor de dieciséis centímetros, se alimenta básicamente de insectos, y habita en los campos calveros o en los bosques poco tupidos. Construye sus nidos en los huecos de los árboles, y en la construcción de los mismos participan ambos sexos. El periodo de incubación es de doce días y los polluelos, una vez nacidos, permanecen alrededor de dos semanas en el nido. Recientemente, el petirrojo azul ha ocupado un primer plano en biología evolutiva porque algunos biólogos creían haber descubierto en esta especie un comportamiento adaptativo «anti-adulterio» merced al cual el macho se aseguraría de que sus genes participaran en la generación siguiente (!). Sin embargo, experimentos posteriores no han confirmado la existencia de tal tipo de comportamiento. (Foto Pitch.)

esos pájaros; el tamaño de las presas capturadas podría ser óptimo: suficientemente grande para que el aporte de energía también lo sea, pero no demasiado para que la energía gastada en su transporte siga siendo reducida. Sin embargo, G. Orians constata que el tamaño de las presas escogidas por estos pájaros no es óptimo sino, solamente, subóptimo. Deduce, entonces, que es así porque sin duda el comportamiento alimentario debe establecer un compromiso con otro comportamiento: la protección de los jóvenes que permanecen en el nido.

Este ejemplo revela que cuando los biólogos se ven obligados a invocar la interacción entre distintas partes del organismo y a considerar a éste como un todo no lo hacen sino encuadrándose totalmente dentro del marco del programa adaptacionista. La noción de que la suboptimización podría representar algo distinto al resultado inmediato de la selección natural no es tomada en cuenta. Como decía el doctor Pangloss cuando explicaba a Cándido por qué sufría una enfermedad venérea: «Se trata de una cosa indispensable en el mejor de los mundos, un ingrediente necesario: ya que si Cristóbal Colón no hubiese cogido en una isla americana esta enfermedad que envenena la fuente de la generación y que con frecuencia, incluso, impide la misma generación y

que es evidentemente lo opuesto del gran propósito de la naturaleza, —si no fuera por ello— no tendríamos ni el chocolate ni la cochinilla». El programa adaptacionista es exactamente panglossiano. El mundo debido a la omnipotente selección natural quizá no es perfecto, pero es el mejor de los mundos posibles. Cada parte tiene su función y debe ser tal como es «Ya que —decía— todo esto es lo mejor posible. Si hay un volcán en Lisboa, no es posible que estuviera en otra parte; fuera imposible que las cosas estuviesen en lugar distinto a aquel en que se encuentran, ya que todo está bien». (¡El doctor Pangloss comentaba así el gran terremoto de 1775 en Lisboa que costó la vida a más de cincuenta mil personas!). No criticaríamos de forma tan encarnizada el programa adaptacionista si su invocación en cada caso particular pudiera —por principio— conducir a su abandono cuando fallasen las hipotéticas pruebas en su favor.

El arte de narrar cuentos

Desgraciadamente, la adhesión de los biólogos al programa adaptacionista hace que éste nunca sea rechazado de tal forma, y ello por dos motivos.

En primer lugar, si una explicación adaptativa se revela falsa en el transcurso de una prueba se la sustituye por

(10) S.J. Gould en *Approaches to primate paleobiology: Contrib. Primatol.*, 5, 224, 1974; R. Lande, *Evolution*, 32, 73, 1978.

(11) S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap Press, 1977.

**No es sólo la selección natural
la responsable de los caracteres
de los seres vivos.**

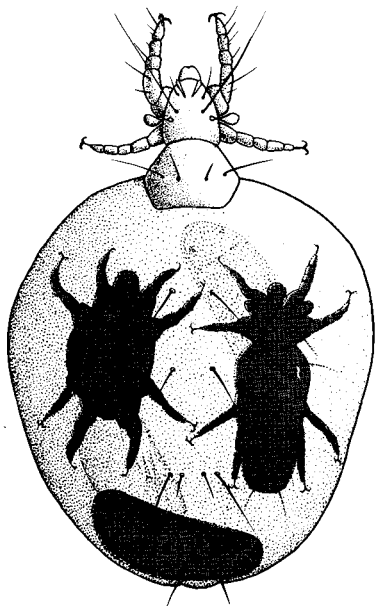


Figura 6. En algunos ácaros (animales del tipo del arador de la sarna o las garrapatas) la madurez sexual puede estar enormemente acelerada. Es el caso del ácaro *Siteroptes graminum* representado en el dibujo. Este animal vive sobre las setas, las cuales crecen muy rápidamente, pero también desaparecen con gran celeridad. Es, pues, una adaptación el que la madurez sexual de este ácaro esté avanzada, tanto que tiene lugar en la larva. ¡Además, las larvas se desarrollan en el interior del cuerpo de la madre! En los ácaros, las larvas se diferencian de los adultos por tener solamente tres pares de patas (en lugar de los cuatro pares característicos). Este rasgo juvenil, presente en el momento de la reproducción, no tiene por sí mismo ninguna utilidad adaptativa; es simplemente consecuencia de la aceleración del ciclo biológico.

otra. Dicho de otra forma, el programa adaptacionista conduce constantemente a los biólogos a inventar historias adaptativas. El campo de estas narraciones o historias adaptativas es tan vasto como fértil nuestro espíritu. Siempre pueden formularse nuevas fabulaciones y, si no se dispone al punto de una narración adecuada, siempre es posible lamentar la ignorancia temporal y esperar.

En segundo lugar, los criterios que sirven para determinar la aceptabilidad de una de tales historias son tan vagos, que muchos los superan sin haber sido realmente confirmadas. Es frecuente que los evolucionistas se sirvan de la compatibilidad con la selección natural como único criterio, y que consideren que su trabajo está acabado cuando han formulado una historia plausible. Sin embargo, historias plausibles siempre pueden ser narradas, y los biólogos se muestran en este terreno

mucho menos exigentes que los historiadores. (En investigación histórica el rasgo esencial consiste, en efecto, en poner a punto criterios de aceptabilidad de las explicaciones que describen una evolución determinada.)

Es por este motivo que hemos criticado⁽¹²⁾ el trabajo del sociobiólogo norteamericano D.P. Barash⁽¹³⁾ (véase *La Recherche* n.º 124, p. 880, julio de 1981). Este investigador realizó las siguientes observaciones en el petirrojo azul de las montañas: el experimento consistía en colocar cerca del nido construido por una pareja un macho disecado, y ello en un momento en que el macho propietario del nido se hubiera ausentado momentáneamente. A su regreso, el macho se encontraba así con un pseudocontrincante al que empezaba a agredir, al igual que a la hembra. En un caso, por lo menos, el macho llegaba incluso a buscarse una nueva compañera. Barash repitió el experimento en tres momentos distintos: uno antes de la puesta de los huevos, los otros dos después, y observó que mientras en el primer caso el macho agredía vivamente al contrincante simulado y a la hembra, en los otros casos el macho agredía mucho menos al falso contrincante y casi nada a la hembra. Barash extraería la conclusión de que el comportamiento de agresión era un comportamiento anti-adulterio y tenía un sentido adaptativo. Según la teoría neodarwiniana sostenida por los sociobiólogos los genes, efectivamente, «intentan» extenderse al máximo en las poblaciones. Un animal, dice esta teoría, no es más que un vehículo de los genes, y sus comportamientos son programados por éstos de manera que favorezcan su propia propagación en las generaciones venideras. Así, según D.P. Barash, la primera vez que el petirrojo azul macho ocupante del nido encontraba el modelo disecado era antes de la puesta. En aquel momento, el contrincante se encontraba con posibilidades reales de intentar la fecundación de la hembra y propagar así sus propios genes en detrimento de los del «macho legítimo». ¡De ahí, que éste le combatiera violentamente y «reprenda» a su compañera! Sin embargo, la segunda y la tercera vez, el comportamiento de agresión tiende a cero. Porque, explica Barash, la fecundación ya ha sido realizada y los huevos puestos; el «macho legítimo» está seguro, pues, de que sus genes han contribuido a la generación siguiente. ¡No hay ya razón, por tanto, para combatir al contrincante ni para «reprender» a la compañera!

Después de este relato, D.P. Barash concluye: «Estos resultados son compatibles con las predicciones de la teoría de la evolución. Así, la agresión a un macho intruso (en este caso el modelo disecado) parece claramente ventajosa, principalmente al principio de la estación del celo cuando los territorios y los nidos son normalmente defendidos... La respuesta agresiva inicial tras el encuentro con la hembra compañera es también adaptativa, ya que habiéndose producido una situación que sugiere una alta probabilidad de adulterio (es decir la presencia del modelo en las proximidades de la hembra) y siendo así que hay hembras disponibles para sustituirla, el hecho de obtener una nueva compañera puede aumentar la adaptación genética del macho... La regresión de la agresividad del macho en contra de la hembra durante la incubación y durante los cuidados de la cría puede ser atribuida al hecho de que es imposible ser «engañado» tras la puesta... estos resultados son compatibles, pues, con una interpretación fundada en la teoría neodarwinista de la evolución».

Efectivamente son compatibles, pero ¿no hay otra interpretación evidente, desechada por Barash sin haberla comprobado? ¿No podría ser, simplemente, que el macho que vuelve en la segunda y tercera presentaciones se acerca al modelo artificial lo provoca un poco, y reconociéndolo como el mismo «falso» que ya ha visto, no hace de él motivo de agravio a su hembra? ¿Por qué no haber realizado, al menos una vez, una prueba control que permitiera discernir entre esta interpretación y la tradicional fábula adaptativa? Esta prueba control debería haber consistido en presentar *por primera vez* a una pareja el macho artificial disecado, *después* de la puesta de los huevos. Si la historia adaptativa es falsa, el modelo habría sido atacado; si no lo hubiera sido se confirmaría la veracidad de la interpretación.

Después de que nosotros hubiéramos criticado los experimentos de Barash, otros investigadores norteamericanos (Morton, Geitgy, y MacGrawth)⁽¹⁴⁾ han repetido el experimento en una especie muy próxima, *Sialia sialis*, del Este de los Estados Unidos, introduciendo en él algunas variantes (especialmente la presentación de una hembra artificial o disecada)⁽¹⁵⁾ (figura 5). «Esperábamos confirmar —han escrito— los resultados de Barash y generalizar así una observación con significado evolutivo, por lo menos dentro del género *Sialia*... Desgraciadamente, no hemos podido obtener esta confirmación.» No encontraron el comportamiento anti-adulterio del macho que «reprende» a su hembra; los machos nunca agredieron a sus hembras después de haber provocado al modelo artificial, fuera cual fuese la fase de la nidificación que se observara. Por el contrario, las hembras atacaban con frecuencia el modelo artificial masculino y siempre a los modelos artificiales femeninos, aun cuando los

(12) S.J. Gould, *New Scientist*, 80, 530, 1978.

(13) D.P. Barash, *Am. Nat.* 110, 1097, 1976.

(14) E.S. Morton, M.G. Geitgy, Mc Grawth, *Am. Nat.* 112, 968, 1978.

(15) B.W. Sweeney, R.L. Vannote, *Science* 200, 444, 1978.

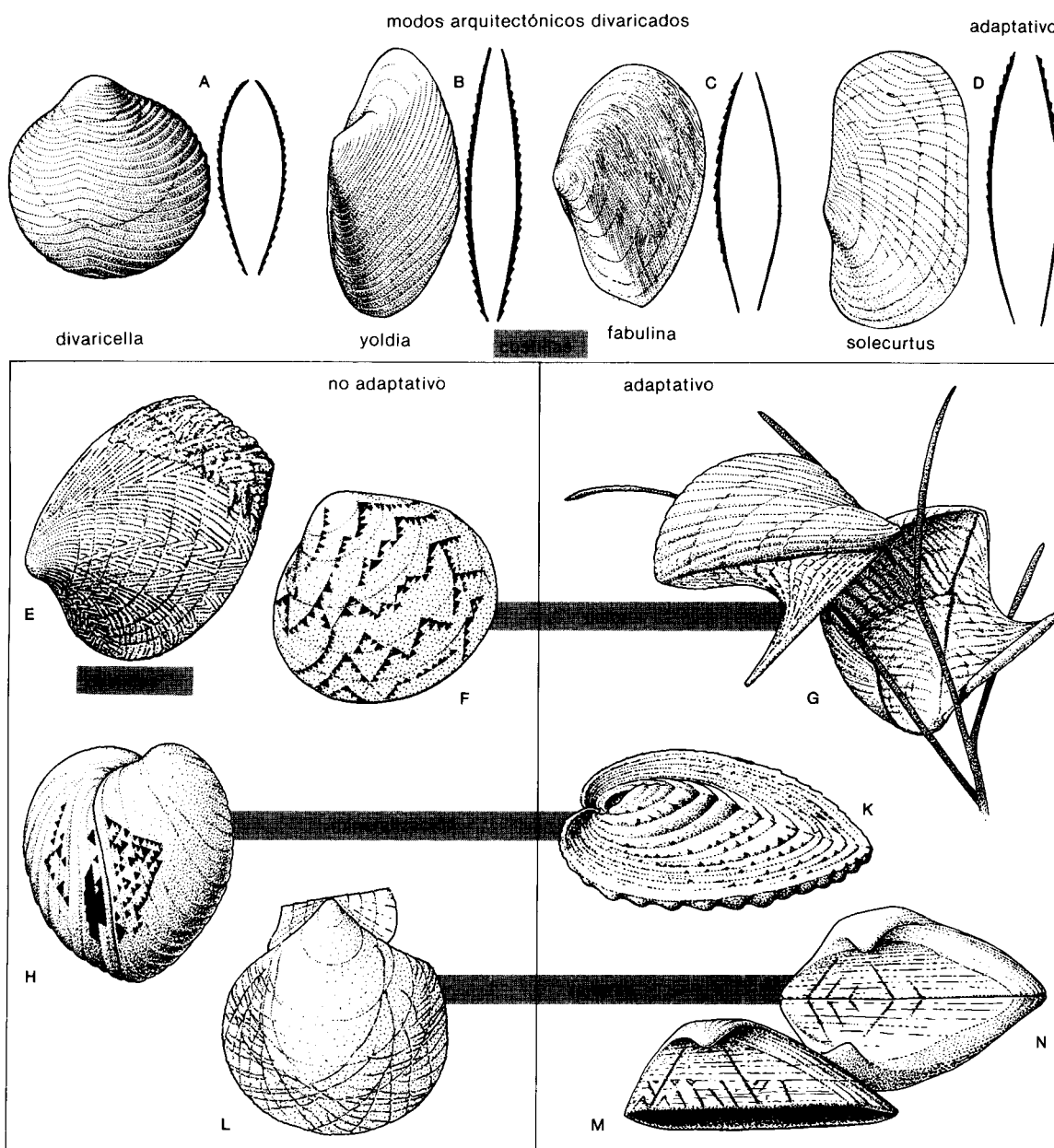


Figura 7. El paleontólogo alemán A. Seilacher ha puesto de manifiesto cómo numerosos organismos con caparazón bivalvo presentan rasgos morfológicos que no se explican por una utilidad adaptativa sino que son producto de un modo particular de construcción: el modo arquitectónico divaricado. En algunos casos —en ciertas especies— sin embargo, estos caracteres morfológicos pueden adquirir secundariamente una utilidad adaptativa. Los modos arquitectónicos divaricados se observan en los caparazones, tanto en la morfología de las costillas como en los motivos de coloración, estructura de mineralización o morfología de los orificios. A la izquierda, ejemplos no adaptativos (sin utilidad adaptativa); a la derecha, ejemplos de utilización adaptativa de tales modos. De A a D, las costillas más o menos onduladas, y sobre ambas valvas o sobre una sola, tienen una función adaptativa: ayudan al organismo a apoyarse sobre la arena o sobre el cieno para la huida. Las costillas onduladas de los bivalvos A, B, C y D parecen a primera vista muy distintas de las costillas en cabrio del caso E, más frecuente. Sin embargo, son resultado de un modo de construcción divaricado, como revelan ciertas anomalías del desarrollo. El organismo representado en E pertenece a la especie *Petricola lapicida* que vive en Florida. En F está representada la especie *Lioconcha castrensis* que vive en el Pacífico. Las bandas de color no tienen utilidad adaptativa ya que se trata de un organismo que vive enterrado en el sedimento. Por el contrario, la especie japonesa G *Pteria zebra* presenta bandas de color que le permiten camuflarse en una colonia «arborescente» de hidrozooos. Las especies H (*Petricola carditoides*) de California y K (*Corculum cardissa*) del Pacífico presentan estructuras de mineralización divaricadas en triángulo. Las de *Corculum cardissa* (K) parecen tener un sentido adaptativo ya que son traslúcidas y permiten el paso de luz a través de estas zonas del caparazón: una alga simbiótica que vive en el interior puede, de este modo, realizar la fotosíntesis. En L, un pectínido de la costa este de América. En M y en N, moluscos bivalvos del género *Arca* que presentan ranuras divaricadas que solamente parecen tener una utilidad adaptativa precisamente en este género. En M y en N permiten al ligamento que asegura el cierre de la concha anclarse fuertemente en la misma; por contra, en el pectínido estas ranuras no tienen ninguna relación con el ligamento. (Según A. Seilacher, 1972.)

Por lo común el biólogo evolucionista no ha tenido en cuenta más que los genes y las partes de los organismos olvidándose de éstos como tales.

machos no atacasen a sus homólogos disecados. Sin embargo, en lugar de cuestionarse la explicación adaptativa de Barash, Morton y sus colegas pusieron a punto otra de su cosecha para intentar explicar el conjunto de sus resultados en el estilo adaptacionista. Quizá —conjeturan— las hembras son abundantes en la especie de petirrojo azul estudiada por Barash. Los machos, que pueden con facilidad reemplazar una compañera sospechosa de infidelidad, pueden mostrarse violentos e «intransigentes» frente a sus hembras. Por contra, en la especie por ellos estudiada las hembras son raras y los machos ponen más cuidado en «atenderlas» que en violentarlas. Y, concluyen: «A pesar de que no hemos podido verificar la hipótesis de Barash de que los petirrojos azules macho hacen gala de una adaptación anti-adulterio, sugerimos que ambos estudios tienen, con todo, resultados compatibles con las predicciones de la teoría evolutiva, como pensamos que revelará cualquier estudio cuidadoso». En suma, estos autores consideran que sean cuáles fueren los resultados, todos los rasgos biológicos de los organismos vivos responden necesariamente a adaptaciones. En su opinión, el programa adaptacionista es, por principio, irrefutable (lo que es contrario, por supuesto, al correcto hacer científico). Además, es preciso admitir que los razonamientos de los sociobiólogos acerca del comportamiento anti-adulterio del petirrojo azul se basan en una analogía entre el comportamiento animal y el comportamiento humano. Todos sabemos que los razonamientos analógicos son de una gran fragilidad.

Otras explicaciones distintas a la adaptación

Como ya hemos dicho y contrariamente a lo manifestado por Wallace y Weismann, Darwin no creía que todos los caracteres de los organismos vivientes fueran resultado de adaptaciones o, dicho en otras palabras, que la selección natural sea omnipotente. Darwin no era «pan-seleccionista» como quienes sostienen el programa adaptacionista, y pensaba que junto con aquellas explicaciones que invocan a la selección natural intervendrían otras. Darwin era pues, y de forma clara, francamente pluralista en sus explicaciones (véase *Mundo Científico* n.º 12, p. 272, 1982), rasgo que ha abandonado el programa adaptacionista. Nos parece necesario, por tanto, volver a este pluralismo y tomar en consideración otros tipos de explicaciones distintos al razonamiento sobre la adaptación, si queremos comprender las formas, las funciones o los comportamientos de los organismos vivientes.

De entrada, algunos caracteres de

una especie pueden haber sido fruto del azar. Su existencia se debe, entonces, no a la selección natural sino a la deriva genética. Se trata de la ganancia o pérdida aleatorias de caracteres genéticos, por el mero hecho de que algunos individuos mueren o viven por azar o de que ciertas células sexuales portadores de esos u otros caracteres no participan en la fecundación, cuando no —por contra— lo hacen mayoritariamente, con el azar como único motivo. Estos fenómenos de deriva genética son particularmente importantes en las pequeñas poblaciones de efectivos reducidos, de forma que los evolucionistas admiten actualmente que el nacimiento de las especies se efectúa a partir de esas pequeñas poblaciones, llamadas «poblaciones fundadoras» (véase *Mundo Científico*, n.º 12, p. 288, 1982).

Además, algunas partes de los organismos pueden ser modificadas, no por acción directa de la selección natural sino como consecuencia de reordenaciones debidas a la modificación adaptativa de otras partes del organismo. Se trata en este caso de fenómenos alométricos que pueden explicar, sin duda, por qué los tiranosaurios tenían unas patas anteriores tan pequeñas como hemos señalado. En este orden de cosas hay también modificaciones adaptativas que afectan a la expansión temporal (no espacial) del desarrollo. Por ejemplo, en los ácaros, moscas y escarabeidos hay especies que tienen su ciclo vital notablemente acelerado en razón de la naturaleza efímera de sus recursos alimentarios;⁽¹¹⁾ en algunos casos, hasta el extremo de manifestarse la madurez sexual ya en la larva (figura 6). En estas especies es evidente que los rasgos morfológicos son juveniles solamente como consecuencia de esta aceleración del ciclo vital y no porque sean en sí adaptativos. Por otra parte, el buen ajuste de un organismo a su ambiente no tiene forzosamente, en todos los casos, una base genética y, por tanto, no siempre es el resultado de la selección natural. Por ejemplo, la forma de las esponjas y de los corales está, con frecuencia, bien ajustada a las direcciones de las corrientes que estos animales marinos y sedentarios soportan. Estas formas no son hereditarias y son inducidas directamente por el medio. Otro ejemplo es el de la variación geográfica del tamaño en algunos insectos en función de la temperatura ambiente.⁽¹⁵⁾

Es preciso señalar todavía que la adaptación debida a la selección natural no tiene el carácter de única solución mejor aportada siempre por el programa adaptacionista. Especies próximas pueden haber desarrollado adaptaciones distintas para hacer frente a un mismo problema ambiental: el rino-

ceronte índico sólo tiene un cuerno, el africano dos. Se trata en ambos casos de medios defensivos. Sin embargo, es difícil decir que cada una de estas especies de rinocerontes tiene un problema defensivo particular al cual corresponde una solución adecuada, un cuerno para la especie índica, dos para la africana.

Por último, puede que algunas adaptaciones no sean más que utilidades secundarias de hechos biológicos cuya razón de ser tiene motivos arquitectónicos globales al organismo. Es preciso contemplar, pues, esas adaptaciones como las de los mosaicos de San Marcos en Venecia.

La función de los condicionamientos arquitecturales y del desarrollo

El paleontólogo alemán A. Seilacher ha puesto de manifiesto estos últimos años la existencia de tales motivos arquitectónicos en moluscos y braquiópodos.⁽¹⁶⁾ Existe en estos animales un modo arquitectónico denominado «modo divaricado» (figura 7). Se trata de una estructura en líneas divergentes o en cabrios bien en las líneas de ornamentación de las conchas (costillas) bien en los motivos coloreados, en la mineralización de las estructuras internas o, en fin, en la forma de las ranuras. Seilacher estima que en la mayoría de los casos no hay razones adaptativas para que las costillas, coloraciones, etc. tengan una estructura divergente o en cabrios. Por ejemplo, los modos de coloración en cabrios no pueden tener utilidad adaptativa (como, por ejemplo, dispositivo de camuflaje visual frente a los predadores) ya que las pechinas que lo presentan viven enterradas en la arena, donde además están recubiertas por el perióstracum que enmascara la coloración de la concha. A. Seilacher le parece que las estructuras divergentes o en cabrios son expresión de un modo arquitectónico divaricado, el cual podría proceder de ciertas inhomogeneidades en el manto de crecimiento, probablemente en función de la producción de figuras de interferencia alrededor de los centros dispuestos regularmente (algunas simulaciones simples por ordenador pueden generar estas formas de este modo).

En un pequeño número de casos el modo arquitectónico divaricado puede resultar funcional y adaptativo. Así, en algunas pechinas las costillas divergentes pueden comportarse como un dispositivo excavador útil a su portador para esconderse en la arena (las costillas divaricadas no están para cumplir realmente esta función en la mayoría de pechinas). En *Pteria zebra*, que vive sobre un hidrozoo, animal colonial que imita la morfología arbustiva, el modo

(16) A. Seilacher, *Lethaia* 3, 393, 1970; A. Seilacher, *Lethaia* 5, 325, 1972.

de coloración en cabrios tiene probablemente un sentido mimético. Las ramas divergentes de coloración imitan la divergencia de las ramas de la colonia.

Finalmente, los cabrios de mineralización no tienen sentido adaptativo más que en una pechina verdaderamente notable: *Corculum cardissa* (en las otras especies no aparecen más que en algunos especímenes aberrantes o solamente después de la muerte del animal y como consecuencia de la erosión de la concha). *Corculum cardissa* es una pechina aplanada en sentido anteroposterior que vive horizontalmente sobre el fondo con la cara posterior hacia arriba. Es precisamente sobre esta cara expuesta a la luz sobre la que se encuentran los cabrios de mineralización formando triángulos traslúcidos, mientras que el resto de la concha es opaca. Bajo estas ventanas habitan en el interior de la concha algas que viven en simbiosis con el molusco y que ¡pueden realizar la fotosíntesis gracias a la luz que pasa a través de tales ventanas!

Todas las investigaciones realizadas en el pasado acerca de las estructuras divaricadas se habían concentrado sobre su significado adaptativo (y, en general, no les encontraron ninguno). Seilacher probablemente tiene razón cuando considera este caso idéntico al de los tímpanos, los espacios rómbicos y los sacrificios humanos de los que hemos hablado al inicio de este artículo. El modo divaricado representa un condicionamiento arquitectónico fundamental. Ocasionalmente y ya que está ahí puede ser utilizado como medio adaptativo. Pero —fundamentalmente— es erróneo interpretar el modo arquitectónico divaricado tomando las adaptaciones que tolera como si fueran su razón de ser.

Además de motivos arquitectónicos también los hay de desarrollo, los cuales intervienen en la evolución de las especies limitando las posibles vías de cambio de las estructuras y de los planes de organización. Esto implica, una vez más, que algunos caracteres de los organismos y particularmente los caracteres globales, como los planes de organización, no deben encontrar su explicación en la sola acción de la selección natural. Por ejemplo, en los organismos complejos, los primeros estadios del desarrollo del embrión se han conservado notablemente a través de una amplia gama de especies pertenecientes a niveles taxonómicos a veces bien alejados. La diferenciación de los órganos y su integración en el seno de un sistema funcional global del cuerpo es un proceso tan delicado que no puede tolerarse el más mínimo error. Esto quiere decir que el desarrollo se produce por «bloques» integrados que no

pueden ser desmontados pieza a pieza en el transcurso de la evolución, de donde se sigue que el programa adaptacionista no puede explicar la alteración que los programas de desarrollo que sostiene casi todos los cambios de planes de organización cuando se pasa de unos phyla a otros.

Nos parece que hay mucho que ganar en el abandono del marco exclusivo del programa adaptacionista. Lo que proponemos no es una vía de renuncia como nos han reprochado algunos adaptacionistas, ya que afirmar que un fenómeno no es adaptativo no es afirmar que sea incomprensible. Nosotros queremos efectuar un llamamiento a los biólogos para que abandonen el marco esterilizante del programa adaptacionista único y reencuentren la riqueza del enfoque pluralista (tan grato a Darwin). Bajo la influencia del programa adaptacionista, grandes temas de la biología, como el desarrollo de la morfología y de los planes de organización, han sido efectivamente abandonados en el pasado, ya que si la selección puede alterar no importa qué correlación y optimizar las partes separadamente, entonces la integración propia de un organismo cuenta bien poco. Con demasiada frecuencia nos ha conducido el programa adaptacionista a una biología evolutiva basada en las partes de los organismos y en sus genes, pero que no tiene en cuenta a los organismos en sí mismos. Este programa subestima la importancia del desarrollo y de la arquitectura. Un enfoque pluralista podría resituarse en el seno de la teoría evolutiva a los organismos enteros con toda su complejidad desconcertante, pero aun así inteligible. ■

Para más información:

- S.J. Gould, R.C. Lewontin «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm». A critic of the adaptationist program. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B205, 581-598, 1979. (Versión original *in extenso* del artículo aquí publicado.)
- S.J. Gould «Sociobiology: The art of story telling». *New Scientist* 80, 530-533, 1978.
- R.C. Lewontin, «Sociobiology as an adaptationist program». *Behav. Sci.*, 1979.
- S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press of the Harvard University Press, 1977.
- R.C. Lewontin, *The genetic bases of evolutionary change*, Columbia University Press, 1974.