

¿COMO PONER EN PRACTICA EL PROGRAMA ADAPTACIONISTA?

Ernst Mayr

Haber sido capaz de proveer una explicación científica de la adaptación, fue quizá el mayor logro de la teoría darwiniana de la selección natural. Después de 1859 ya no fue necesario invocar al diseño, un agente sobrenatural, para explicar la adaptación de los organismos a su ambiente. Fue el diario, mejor dicho horario escrutinio de la selección natural, como dijo Darwin, que inevitablemente condujo hacia una mayor perfección. Desde ese momento, demostrar que los organismos están razonablemente bien adaptados y que esta adaptación no pudo haber sido causada por otro agente que no fuese la Selección Natural, ha sido considerado uno de las tareas más importantes del evolucionista. Sin embargo, empezando con el mismo Darwin (recuerden sus comentarios sobre la evolución del ojo), los evolucionistas han continuado preocupándose por cuan válida es esta explicación. Cuanto más generalmente aceptada fue la Selección Natural después de 1930 y cuanto más claramente reconocida la complejidad del genotipo (particularmente después de 1960), más a menudo surgió la pregunta acerca del significado de la palabra *adaptación*. La dificultad del concepto de adaptación esta bien documentado por los esfuerzos incesantes de los autores para analizarlo, describirlo, y definirlo. Como no lo puedo hacer mejor yo mismo, hago referencia a una muestra de dichos esfuerzos (Bock y von Wahlert 1965; Bock 1980; Brandon 1978; Dobzhansky 1956, 1968; Lewontin 1978, 1979; Muller 1949; Munson 1971; Stern 1970; Williams 1966; Wright 1949). La única cosa sobre la cual los autores están de acuerdo unánimemente es en que la adaptación no es teleológica, sino que se refiere a algo que fue producido en el pasado por selección natural. Sin embargo, como varias formas de selección egoísta (por ejemplo: deriva meiótica, muchos aspectos de la selección sexual) pueden producir cambios en el fenotipo que difícilmente pueden ser clasificados como “adaptaciones”, la definición de adaptación debe incluir alguna referencia a las presiones selectivas ejercidas por el ambiente inanimado y el viviente. Seguramente no pudo ser otra cosa que un lapsus, cuando Gould quiso negar la denominación “adaptación” para ciertas innovaciones evolutivas en bivalvos, con la siguiente justificación: “ El primer bivalvo que fusionó los márgenes de su manto o retuvo su viso hasta el estado adulto pudo haber sido beneficiado adaptativamente en el sentido convencional en su ambiente local. Pero seguramente el no sabía que su invención sería la base para futuros aumentos de diversidad” (Gould y Calloway 1980. P. 395). Considerando la naturaleza estrictamente a posteriori de una adaptación, su potencial para el futuro es completamente irrelevante en lo que concierne a la definición del término adaptación.

Un programa de investigación avocado a demostrar la adaptatividad de los individuos y sus características es denominado por Gould y Lewontin (1979) un “programa adaptacionista.” Una definición mucho más extrema del término fue sugerida por Lewontin (1979, p. 6) para quien el programa adaptacionista “asume sin más pruebas que todos los aspectos de la morfología, fisiología y comportamiento de los organismos son soluciones adaptativas óptimas a problemas.” Demás está decir, que en esta discusión no estoy defendiendo tan amplia proposición ideológica.

Cuando uno se pregunta si el programa adaptacionista es o no un abordaje legítimamente científico, uno debe entender que el método de la biología evolutiva es en cierta forma diferente del de las ciencias físicas. Aunque los fenómenos evolutivos están sujetos a leyes universales, como la mayoría de los fenómenos en las ciencias físicas, la explicación de la historia de un fenómeno evolutivo en particular puede ser dada únicamente como una “narrativa histórica.” Consecuentemente, cuando uno trata de explicar características de algo que es producto de la evolución, uno debe intentar reconstruir la historia evolutiva de la característica. Esto sólo puede ser hecho por inferencia. El procedimiento más útil en un análisis de narrativa histórica es hacerse preguntas de “porqué”; esto es, preguntas (traducido a lenguaje evolutivo moderno) sobre cual es o pudo haber sido la ventaja selectiva que es responsable de la presencia de una característica particular.

El programa adaptacionista ha sido recientemente atacado vigorosamente por Gould y Lewontin (1979) en un análisis que en muchos aspectos me complace, no sólo porque ataca las mismas cosas que yo cuestioné en mi artículo sobre la “genética de la bolsa de porotos”(“bean bag genetics” Mayr, 1959), sino también porque enfatiza los aspectos holísticos del genotipo como lo hice yo en repetidas discusiones sobre la unidad del genotipo (Mayr, 1970, chap. 10; 1975). Sin embargo considero su análisis incompleto porque ellos no hacen una clara distinción entre las fallas del programa adaptacionista como tal y aquellas resultantes de un abordaje reduccionista o atomístico en su implementación. Trataré de mostrar que básicamente no hay nada erróneo en el programa adaptacionista, si está bien ejecutado, y que las debilidades y deficiencias indicadas por Gould y Lewontin son el resultado de abordajes atomísticos y determinísticos.

En el período después de 1859 solamente cinco factores importantes fueron seriamente considerados como causas del cambio evolutivo, o, como fueron llamados a veces; como los agentes de la evolución. En la época de la Síntesis Evolutiva (por los 1940s), tres de esos factores fueron enteramente desacreditados y refutados por lo que ya no son considerados seriamente por los evolucionistas. Estos tres factores son: la herencia de caracteres adquiridos, fuerzas directivas intrínsecas (ortogénesis, etc.), y evolución saltatoria (mutaciones de Vriesianas, monstruos esperanzados, etc). Esto deja sólo dos mecanismos evolutivos como posibles causantes del cambio evolutivo (incluyendo adaptación), azar, y presiones selectivas. La identificación de estos dos factores como las causas principales del cambio evolutivo no completa de ninguna manera la tarea del evolucionista. Como es el caso de la mayoría de los problemas científicos, esta primera solución representa sólo la primer orientación. Para completar se requiere una segunda etapa, un fino análisis de éstos dos factores: Cuáles son representativamente los roles del azar y la selección natural, y cómo puede ser analizado esto?

Permítanme empezar con el azar. El cambio evolutivo en cada generación es un proceso de dos pasos, la producción de individuos nuevos genéticamente únicos y la selección de los progenitores de la siguiente generación. El importante rol del azar en el primer paso, la producción de variabilidad, es admitido universalmente (Mayr 1962), pero el segundo paso, selección natural, es globalmente vista determinísticamente: la selección es un proceso no azaroso. Lo que es usualmente olvidado es cuan importante es el papel que juega el azar incluso durante el proceso de selección. En un grupo de parientes no necesariamente sólo los de los genotipos superiores serán los que se reproduzcan. Los

predadores mayoritariamente capturan individuos débiles o enfermos pero no exclusivamente, tampoco las catástrofes naturales localizadas (tormentas, avalanchas, inundaciones, etc.) matan solamente individuos inferiores. Cada población fundadora es largamente un agregado azaroso de individuos y el resultado de revoluciones genéticas; al iniciar nuevas partidas evolutivas, cuáles individuos irán puede depender de constelaciones de factores fortuitos (Bock 1959).

Cuando uno intenta determinar si una característica dada es resultado de la selección natural o del azar (el subproducto incidental de procesos estocásticos), uno se enfrenta a un dilema epistemológico. Casi cualquier cambio en el curso de la evolución pudo haber resultado por azar. Puede uno probar esto? Probablemente nunca. Por el contrario, puede uno deducir la probabilidad de que haya sido causado por selección? Si, mostrando que la posesión de la característica en cuestión sería favorecida por selección. Es esta consideración la que determina el abordaje del evolucionista. El debe primeramente intentar explicar los fenómenos y procesos biológicos como producto de la selección natural. Únicamente luego de que todos los intentos de hacerlo hallan fallado, es justificado designar el residuo no explicado tentativamente como un producto del azar.

La evaluación del impacto de la selección es una tarea muy difícil. Ha sido demostrado con numerosos experimentos de selección, que la selección no es un fantasma. Que ésta también opera en la naturaleza es una conclusión que usualmente se basa en inferencias, pero crecientemente está siendo confirmado experimentalmente. Muy convincente fue la demostración de Bates de que la variación geográfica de las especies miméticas es exactamente paralela con la de sus modelos no apetecibles o ponsoñosos. La concordancia de los animales desérticos con sus sustratos de coloración variada también apoya fuertemente el poder de la selección. En otros casos el valor adaptativo de una característica no es de ninguna forma aparente de manera inmediata.

Como consecuencia del dilema adaptacionista, cuando una explicación seleccionista de una característica ha sido desacreditada, el evolucionista debe testar otras posibles soluciones adaptacionistas antes de resignarse y decir: Este fenómeno debe ser un producto del azar. Gould y Lewontin ridiculizan esta estrategia de investigación: "Si un argumento adaptativo falla, pruebe con otro." Sin embargo la estrategia de poner a prueba otra hipótesis cuando la primera falla es una metodología tradicional en todas las ramas de la ciencia. Es el "standard" en física, química, fisiología, y arqueología. Déjeme meramente mencionar el tema de la orientación en aves en el cual fueron investigados secuencialmente la utilización de un compás solar, un mapa solar, la navegación estelar, la fuerza coriólica, el magnetismo, claves olfatorias, y varios factores más, para explicar los aún no explicados aspectos de la orientación y regreso al hogar. ¿Qué tiene de malo usar la misma metodología en la investigación en evolución?

A esta altura sería útil mirar el concepto de adaptación desde un punto de vista histórico. Cuando Darwin introdujo la selección natural como el agente de la adaptación, lo hizo como reemplazo del designio sobrenatural. El designio, como fue concebido por los teólogos naturales, debía ser perfecto, para ello era impensable que Dios pudiera hacer algo que fuese menos que perfecto. Fue sobre la base de esta tradición que se originó el concepto de selección natural. Darwin renunció a este concepto perfeccionista mucho antes de escribir el *Origen*. Allí él escribió: "La selección natural tiende sólo a hacer cada ser vivo tan perfecto como, o levemente más perfecto que, los otros habitantes del mismo país

con los cuales él tiene que luchar por su existencia”. Y nosotros vemos que este es el grado de perfección obtenido en la naturaleza.” (1989, p. 201). El ilustró esto con la biota de Nueva Zelandia, cuyos miembros son “perfectos... en comparación con otros” (p. 201), pero “rápidamente se rinden” (p. 201) ante colonizadores recientes e invasores. Después de Darwin, algunos evolucionistas olvidaron la modestia de los postulados de Darwin, pero otros evolucionistas siguieron conscientes de que la selección no podía llevar a la perfección, observando la ubicuidad de los fenómenos de extinción y de insuficiencias fisiológicas y morfológicas. Sin embargo, la existencia de algunos perfeccionistas les sirvió a Gould y Lewontin para ridiculizar el programa adaptacionista y denominarlo un paradigma panglossiano. En esto yo disiento vigorosamente. Sugerir que el programa adaptacionista equivale a la idea de diseño (satirizado por Voltaire en *Candide*) es altamente engañoso. Cuando *Candide* fue escrito (en 1759), el concepto de evolución aún no existía y aquellos que creían en un creador benigno no tenían otra opción que creer que todo “tenía que ser para mejor”. Este es el paradigma panglossiano, cuya invalidez fue evidente desde el abandono de la teología natural. El programa adaptacionista, una consecuencia directa de la teoría la selección natural, es algo fundamentalmente diferente. Uno podría agregar entre paréntesis que Voltaire malinterpretó a Leibnitz maliciosamente. Leibniz no postuló que éste es el mejor mundo posible, sino que éste es el mejor de los mundos posibles. Curiosamente uno puede poner una limitación similar sobre la selección (véase abajo). La selección no produce genotipos perfectos, pero favorece el mejor dentro de lo que permiten las numerosas restricciones sobre éste. La existencia de dichas restricciones, fue ignorada por aquellos evolucionistas que interpretaron cada carácter como una adaptación *ad hoc*.

El ataque de Gould y Lewontin contra las explicaciones adaptacionistas no probadas que existen en la bibliografía, es ampliamente justificado. Pero las más absurdas entre estas explicaciones fueron hechas varias generaciones atrás, y no por evolucionistas modernos. Gould y Lewontin correctamente indicaron que algunos caracteres, por ejemplo las hendiduras branquiales de los embriones de mamífero, fueron adquiridos como adaptaciones de antecesores remotos pero, aún cuando no sirvan para su función original, no fueron eliminados porque son componentes de un sistema de desarrollo integral. La mayoría de los llamados órganos vestigiales están en ésta categoría. Finalmente, sería absurdo atomizar un organismo en caracteres cada vez más pequeños y continuar buscando la adaptación *ad hoc* de cada pequeño componente. Pero yo no creo que éste sea el programa de investigación de la mayoría de los evolucionistas. Dobzhansky bien mostró la actitud correcta diciendo: “No puede ser enfatizado demasiado a menudo que la selección natural no opera sobre caracteres por separado”. La selección favorece genotipos...El éxito reproductivo de un genotipo está determinado por la totalidad de los caracteres y las cualidades que ésta produce en un ambiente dado” (1956, p. 340). Lo que describió Dobzhansky refleja lo que yo considero el concepto de programa adaptacionista aceptado por la mayoría de los evolucionistas, y yo dudo que la caracterización asignada al programa adaptacionista por Gould y Lewontin “Un organismo es atomizado en caracteres y estos caracteres son explicados como estructuras óptimamente diseñadas por la selección natural para cumplir sus funciones” (p. 585), represente el pensamiento de la media de los evolucionistas.

A través de la elección de esta definición atomística del programa adaptacionista y de su insistencia en que el control adaptativo de cada carácter debe ser “inmediato”, Gould y Lewontin presentan una imagen del programa adaptacionista que es en sí fácil de ridiculizar. Las objeciones que ellos citan están todas basadas en su definición reduccionista. Por supuesto, es muy probable que no todos los subproductos secundarios del crecimiento relativo estén “bajo control adaptativo inmediato”. En el caso de múltiples “camino” no es necesario, por supuesto, que cada detalle morfológico de una adaptación adquirida por convergencia sea una adaptación *ad hoc*. Esto es verdad, por ejemplo, en el caso que ellos citan, del complejo adaptativo para un rápido recambio de generaciones que surgió al menos en tres ocasiones independientes en la evolución de los artrópodos. La evolución es oportunista, y la selección natural hace uso de la variación que encuentra. Como Jacob (1977) dijo tan correctamente: “La selección natural no opera como un ingeniero. Lo hace como un chapucero.”

Considerando los peligros evidentes de aplicar el programa adaptacionista en forma incorrecta, ¿porqué los darwinistas se empeñan aún en aplicarlo? La razón principal para esto es su gran valor heurístico. La pregunta adaptacionista, “¿Cuál es la función de un determinado carácter u órgano?”, ha sido por siglos la base para cada avance en fisiología. Si no hubiera sido por el programa adaptacionista, probablemente aún no sabríamos cuál es la función del timo, bazo, glándula hipófisis, y pineal. La pregunta de Harvey “¿Porqué hay válvulas en las venas?”, fue de gran importancia en su descubrimiento de la circulación de la sangre. Si una respuesta resultaba incorrecta, el programa adaptacionista demandaba otra respuesta hasta que el verdadero significado de la estructura era establecido o hasta que se mostraba que esa característica era meramente un subproducto incidental del genotipo en total. En mi opinión no hay nada erróneo en el programa adaptacionista, siempre y cuando sea aplicado correctamente.

Consistentemente con la teoría moderna de la ciencia, las hipótesis adaptacionistas permiten una refutación en la mayoría de los casos. Por ejemplo, hay numerosas formas de testar si las diferencias en las dimensiones del pico de un par de especies de pinzones de Darwin en una determinada isla de la Galápagos, son el resultado de la competencia (según Darwin divergencia de carácter). Uno puede correlacionar el tamaño de las semillas que prefieren con el tamaño del pico y estudiar como la competencia entre diferentes combinaciones de especies simpátricas de pinzones afecta el tamaño del pico. Finalmente, uno puede correlacionar recursos alimenticios disponibles en diferentes islas con el tamaño poblacional (Boag y Grant 1981). Como resultado de estos estudios el programa adaptacionista conduce en este caso a un entendimiento mucho mayor del ecosistema. El caso de las diferencias en los picos de especies de pinzones que compiten es uno de los muchos ejemplos en los cuales es posible, sin duda necesario, investigar el significado adaptativo de características individuales. Yo enfatizo esto porque alguien podría concluir de la discusión precedente que la disección del fenotipo en caracteres individuales es inapropiada por principio. Pensar así sería un error. Un abordaje más holístico es apropiado sólo cuando fracasa el análisis de características individuales al buscar un significado adaptativo.

Lo que ha sido prácticamente obviado en la bibliografía existente es la elaboración de una metodología apropiada para establecer el significado adaptativo. A éste respecto, un análisis reciente de Traub (1980) sobre las modificaciones adaptativas en pulgas es

ejemplar. Las pulgas presentan un rico equipamiento de pelos, y espinas, algunas de las cuales están modificadas como órganos altamente especializados. Lo que Traub (y varios autores antes que él) halló, es que géneros no relacionados y especies de pulgas a menudo adquieren especializaciones convergentes en el mismo hospedero mamífero o ave. El grosor, largo y otros atributos del pelo de mamífero son especie-específicos y evidentemente requieren adaptaciones especiales que son adquiridas independientemente por diferentes géneros de pulgas. “La asociación general (entre los pelos de las pulgas y el pelaje del hospedero) es tan profunda que ahora es posible hacer afirmaciones correctas sobre algunos atributos del hospedero, simplemente con mirar un nuevo género o especie de pulga” (Traub 1980, p. 64). Básicamente la metodología consiste en establecer una correlación tentativa entre un carácter fenotípico y una característica del ambiente, y luego analizar en un estudio comparativo, otros organismos expuestos a la misma característica ambiental y ver si adquirieron la misma especialización. Hay dos explicaciones posibles si no hay correlación: o el carácter estudiado no es resultado de presiones selectivas o existen muchas formas posibles para adquirir adaptatividad.

Cuando el estudio comparativo expandido resulta en el rechazo de la hipótesis tentativa, y cuando otras hipótesis conducen a resultados ambiguos es tiempo de pensar en tests experimentales. Dichos tests no sólo son a menudo posibles, sino que actualmente están siendo cada vez más usados, como lo revela la bibliografía reciente (Clarke 1979). Sólo cuando todos éstos análisis específicos para determinar el posible valor adaptativo de una característica han fallado es tiempo de adoptar un abordaje más holístico y de comenzar a pensar en el significado adaptativo de una porción mayor del fenotipo, en verdad posiblemente del *Bauplan* como un todo.

Por ende, el estudiante de la adaptación debe navegar un curso difícil entre un atomismo reduccionista pseudoexplicativo y un holismo ridículo y no explicativo. Cuando estudiamos la bibliografía, casi invariablemente encontramos que aquellos que se opusieron al holismo no explicativo fueron muy lejos al adoptar un atomismo del tipo del acertadamente estigmatizado por Gould y Lewontin, mientras que aquellos que fueron ahuyentados por las pseudoexplicaciones simplistas y a menudo llamativamente inválidas de los atomistas usualmente se refugiaron en un holismo agnóstico y abandonaron cualquier otro intento de explicación invocando el mejor compromiso posible, o componente integral de un *Bauplan*, o subproducto incidental del genotipo. Obviamente ninguno de los dos abordajes, si es adoptado exclusivamente, es una solución apropiada. Que proponen Gould y Lewontin para escapar de este dilema?

Mientras que atacan el programa adaptacionista tratándolo como un paradigma panglossiano, Gould y Lewontin exhortan a los evolucionistas a seguir el ejemplo de Darwin adoptando un pluralismo de explicaciones. Tanto como yo he favorecido el pluralismo toda mi vida. Yo no puedo seguir a Darwin en este caso y, de hecho, tampoco Gould y Lewontin. El pluralismo de Darwin, como es bien sabido por los historiadores de la ciencia, consistía en aceptar varios mecanismos de evolución alternativos a la selección natural, en particular los efectos del uso y desuso y la acción directa de condiciones externas sobre los organismos. Como éstos dos mecanismos subsidiarios que postulaba Darwin han sido enteramente refutados, no tenemos otra opción que la de volver a la explicación seleccionista.

En sí, cuando miramos a las “alternativas a la adaptación inmediata” de Gould y Lawontin, encontramos que todas ellas están en última instancia basadas en la selección natural, concebida en forma precisa. Es entonces evidente que el blanco de su criticismo no debió haber sido ni contra la selección natural ni el programa adaptacionista como tal, sino contra una interpretación errónea de la selección natural y contra un programa adaptacionista llevado a cabo de manera incorrecta. Las propuestas de Gould y Lewontin (1979, pp. 590-593) no son “alternativas al programa adaptacionista”, sino simplemente formas legítimas de ésta. Tal programa adaptacionista mejorado ha sido la metodología favorita de la mayoría de los evolucionistas. Existe un camino intermedio entre un atomismo reduccionista pseudoexplicativo un holismo agnóstico no explicativo. Dobzhansky (1956) al hacer énfasis en el sistema de desarrollo total y ajuste a un medio ambiente variable, y mi propio énfasis en la naturaleza holística del genotipo (1963, chap. 10; 1970, chap. 10 (considerablemente revisado); 1975) han sido intentos de recorrer dicho camino intermedio, sólo por mencionar dos de los numerosos autores que adoptaron este abordaje. Todos ellos eligieron un programa adaptacionista, pero no uno atomístico en extremo.

Mucho de este trabajo reciente en morfología evolutiva está basado en dicho programa adaptacionista intermedio, por ejemplo el análisis de los múltiples vías de Bock (1959) y mi propio trabajo sobre el origen de novedades evolutivas (1960). Un programa adaptacionista semiholístico a menudo permite la explicación de resultados aparentemente contra-intuitivos de la selección. Por ejemplo, la especie de albatros de gran tamaño (*Diomedea*) tiene una única cría cada dos años y no comienza a reproducirse hasta que alcanza los 6 a 8 años de edad. ¿Cómo pudo la selección natural haber conducido a una fertilidad extraordinariamente tan baja en estas aves? Sin embargo, se podría demostrar que en aguas tormentosas de las zonas templadas del sur y de las zonas subantárticas sólo los individuos más experimentados tienen éxito reproductivo y esto afecta cualquier otro aspecto del ciclo de vida. Bajo estas circunstancias la reducción extraordinaria de la fertilidad es favorecida por las fuerzas selectivas y por lo tanto es una adaptación (Lack, 1968).

La crítica de Gould y Lewontin sería legítima en su totalidad (1) si se adoptara la definición reduccionista estrecha del programa adaptacionista es decir, “dividir al organismo en características unitarias y proponer una historia adaptativa para cada una considerada por separado” (p. 581) y (2) si la caracterización de la selección natural fuese con el espíritu de la teología natural, como un mecanismo que debe producir perfección.

Como sólo unos pocos de los evolucionistas de hoy en día se adhieren a dicho concepto estrecho del programa adaptacionista, Gould y Lewontin “están incursionando en puertas ya abiertas”. Para estar seguros, es probable que muchos evolucionistas tengan un concepto muy simplista de la selección natural: ellos no son totalmente conscientes de las numerosas restricciones a las que está sujeta la selección natural, ni necesariamente entienden cuál es realmente el blanco de la selección, y finalmente, este es quizá el punto más importante, ni aprecian la importancia de los procesos estocásticos, como enfatizan acertadamente Gould y Lewontin.

Darwin, como mencioné antes, era conciente del hecho de que el perfeccionamiento de las adaptaciones sólo debe ser llevado hasta el punto en que un individuo es “tan perfecto como, o ligeramente más perfecto que” cualquiera de sus competidores. Y éste punto puede estar muy lejos de la perfección potencialmente posible. Lo que no podía verse

tan claramente en los tiempos de Darwin como puede serlo por el evolucionista actual, es que existen numerosos factores en el genoma, en la fisiología del desarrollo, la demografía y en la ecología de un organismo que hacen simplemente imposible alcanzar una adaptación más perfecta. Gould y Lewontin (1979) y Lewontin (1979) han enumerado dichas restricciones, como también yo lo he hecho (Mayr 1982) basándome en parte en un análisis independiente.

Entre dichas restricciones, las siguientes parecen ser las más importantes:

1. **La capacidad de modificaciones no genéticas.**- Cuanto mayor sea la plasticidad fenotípica del desarrollo, mejor podrá una especie lidiar con presiones selectivas sin cambios genéticos. Esto es importante en organismos que están expuestos a condiciones ambientales altamente impredecibles. Cuando el fenotipo puede variar suficientemente para lidiar con desafíos ambientales variables, la selección no puede mejorar el genotipo.

2. **Caminos múltiples.**- Para cada desafío ambiental, usualmente son posibles varias respuestas alternativas. Cual es elegida depende de una constelación de circunstancias. La adopción de una solución en particular puede restringir en gran forma las posibilidades de evolución futura. Cuando el ancestro de los artrópodos adquirió un esqueleto externo, sus descendientes de allí en adelante tuvieron que lidiar con mudas frecuentes y una limitación definida en el tamaño corporal. Sin embargo, a juzgar por la abundancia y diversidad de los artrópodos en el medio acuático y el terrestre, aparentemente fue una opción afortunada respecto a otros factores.

3. **Procesos estocásticos.**- De un individuo con un genotipo particular se puede decir solamente que tiene una mayor probabilidad de éxito reproductivo que otros miembros de la población, pero no que la tendrá seguramente. Hay demasiados factores de azar impredecibles en el ambiente como para permitir un resultado determinista del proceso de selección. Con el beneficio de la retrospectiva, uno podría llegar a la conclusión de que la selección algunas veces ha permitido una solución menos perfecta que otras que parecían disponibles. Virtualmente todos los evolucionistas han subestimado la ubicuidad e importancia de los procesos estocásticos. La clase de restricciones a las que está sujeta la selección natural, se torna aún más aparente cuando observamos procesos selectivos más detenidamente.

4. **El blanco de la selección** es siempre un individuo entero, en vez de un simple gen o un carácter atomizado, y un individuo está integrado como un todo en el desarrollo, “fundamentalmente no descomponible en partes independientes y optimizadas por separado” (Gould y Lewontin, p. 591). Por esta razón, la adaptación siempre es necesariamente un compromiso entre ventajas selectivas de diferentes órganos, diferentes sexos, diferentes porciones del ciclo de vida, y diferentes ambientes. Aunque el mentón humano no sea un producto directo de una presión selectiva *ad hoc*, lo es indirectamente así como el compromiso entre dos campos de crecimiento cada uno de los cuales está bajo la influencia de fuerzas selectivas.

Un gen pleiotrópico o un complejo de genes pueden ser seleccionados por una contribución ventajosa particular al fenotipo, incluso aunque otros efectos de este complejo

de genes sean levemente deletéreos. Aparentemente no siempre es fácil desacoplar los efectos opuestos.

Dado que es suficiente cuando un individuo es competitivamente superior a la mayoría de los demás de la población, esto puede ser alcanzado con características particulares, incluso a veces con un único carácter. En ese caso la selección natural “tolera” el resto del genotipo aún cuando algunos de sus componentes sean más o menos neutrales o incluso levemente deletéreos.

5. Cohesión del genotipo.- El desarrollo es controlado por un complejo sistema regulatorio cuyos componentes están a menudo tan fuertemente interconectados, que cualquier cambio en una parte individual, un gen, podría ser deletéreo. Por ejemplo, es aparentemente menos costoso en el desarrollo de un mamífero pasar por una etapa con arcos branquiales que eliminar este camino y aproximarse a la etapa adulta más directamente. La alometría es otra manifestación de sistemas regulatorios. Un aumento (o disminución) del tamaño corporal seleccionado favorablemente puede resultar en un cambio levemente deletéreo en las proporciones de ciertos apéndices. La selección determinará el compromiso apropiado entre las ventajas de un tamaño corporal modificado y las desventajas de los cambios correlacionados en las proporciones de los apéndices. La capacidad de la selección natural de lograr desviaciones alométricas ha sido establecida por numerosas investigaciones. La existencia de competencia entre órganos y estructuras ha sido notada por numerosos estudiosos de morfología tan antiguos como Étienne Geoffroy St. Hilaire. Geoffroy expresó esto en su “loi de balancement”. El todo es un único sistema interactuante. Los organismos son compromisos entre demandas que compiten. Wilhelm Roux, casi 100 años atrás, se refirió a las interacciones competitivas en el desarrollo como la *lucha de las partes* en los organismos. Los atributos de cada organismo muestran hasta que punto éste es el resultado de un compromiso. Cada desplazamiento en las zonas adaptativas deja un residuo de características morfológicas que realmente son un impedimento. Los reduccionistas se han preguntado, ¿porqué la selección no ha sido capaz de eliminar éstas debilidades? La respuesta parece ser que éstas son partes inseparables de un todo, el cual, como un todo, es exitoso.

Hay componentes azarosos en todos estos procesos, pero debe ser enfáticamente aclarado que la selección y el azar no son dos alternativas mutuamente excluyentes, como pensaban muchos autores desde la época de Darwin, hasta los primeros trabajos de Sewall Wright y hasta los argumentos de algunos antidarwinistas de hoy. En realidad hay perturbaciones estocásticas (eventos azarosos) durante cada etapa del proceso de selección.

La pregunta sobre si el programa adaptacionista debe o no ser abandonado debido a presuntos errores, puede ser ahora contestada. Parecería obvio que poco es erróneo en el programa adaptacionista en sí, contrariamente a lo sostenido por Gould y Lewontin, pero que no debería ser aplicado en una forma exclusivamente atomística. No hay mejor evidencia para esta conclusión que la que los mismos Gould y Lewontin han presentado. Las preguntas aristotélicas de “porqué” son enteramente legítimas en el estudio de las adaptaciones, siempre y cuando se tenga un concepto realista de la selección natural y se entienda que el individuo como un todo es un complejo sistema genético y de desarrollo, y que llevaría a respuestas ridículas, si este sistema es disgregado y cada pieza es analizada por separado.

Un abordaje parcialmente holístico que hace preguntas apropiadas sobre los componentes integrados del sistema no debe ser ridículo ni agnóstico. Tal abordaje debería ser capaz de evitar el “Scylla y Charybdis” de un abordaje extremadamente atomista o extremadamente holístico.

Resumen

1. El programa adaptacionista apunta a determinar cuales ventajas selectivas han contribuido a formar el fenotipo.
2. El cambio evolutivo está muy lejos de ser un proceso perfecto de optimización. Procesos estocásticos y otras restricciones sobre la selección impiden alcanzar una adaptatación perfecta. Los evolucionistas deben prestar más atención a estas restricciones de la que han prestado en el pasado. Sin embargo, como ha enfatizado Darwin (1859, p. 201) no hay premium selectivo para la adaptación perfecta.
3. Aunque el programa adaptacionista ha sido en ocasiones mal aplicado, particularmente en una forma incontroladamente reduccionista, su poder heurístico justifica continuar con su adopción bajo las salvedades apropiadas. La aplicación del programa adaptacionista ha conducido a importantes descubrimientos en muchas ramas de la biología.