

Las enjutas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica del programa adaptacionista

The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme

S. J. Gould¹ y R. C. Lewontin¹

Traducción al español: Raúl Marcó del Pont Lalli.* Revisión técnica: Antonio Low Pfeng.

RESUMEN

Durante los últimos 40 años el pensamiento evolucionista en Inglaterra y los Estados Unidos de América ha estado dominado por un programa adaptacionista. Se basa en la fe en el poder de la selección natural como un agente de optimización. Procede descomponiendo un organismo en “rasgos” unitarios y propone una historia de adaptación para cada elemento por separado. El único freno a la perfección lo ejercen las compensaciones (*trade-offs*) entre demandas selectivas en competencia; la no optimalidad es, por consiguiente, consecuencia también de la adaptación. Criticamos este enfoque e intentamos reafirmar una noción que compite con aquélla (una que durante mucho tiempo ha sido popular en Europa continental): que los organismos deben ser analizadas como totalidades integradas, que modelos de organización (Baupläne) tan limitados por la herencia filogenética, que las vías de desarrollo y la arquitectura general por lo que las propias limitaciones se vuelven más interesantes y más importantes en la delimitación de las vías de transformación que la fuerza selectiva que puede mediar en cambio cuando se produce. Criticamos el programa adaptacionista por su incapacidad para distinguir la utilidad de las razones de origen (los tiranosaurios macho pudieron haber utilizado sus diminutas patas delanteras para deslumbrar a las parejas femeninas, pero esto no explica por qué eran tan pequeñas); por su falta de voluntad para considerar alternativas a la historias de adaptación; por su dependencia solo de la plausibilidad como un criterio para aceptar relatos especulativos; y por no considerar adecuadamente temas en competencia como la fijación aleatoria de alelos, la producción de estructuras no adaptativas por correlación de desarrollo con características seleccionadas (alometría, pleiotropía, retribución material, correlación forzada mecánicamente), la separación de la adaptación y la selección, los múltiples picos adaptativos y la utilidad actual como un epifenómeno de las estructuras no adaptativas. Apoyamos el enfoque pluralista de Darwin para identificar a los agentes del cambio evolutivo.

ABSTRACT

An adaptationist programme has dominated evolutionary thought in England and the United States during the past 40 years. It is based on faith in the power of natural selection as an optimizing agent. It proceeds by breaking an organism into unitary ‘traits’ and proposing an adaptive story for each considered separately. Trade-offs among competing selective demands exert the only brake upon perfection; non-optimality is thereby rendered as a result of adaptation as well. We criticize this approach and attempt to reassert a competing notion (long popular in continental Europe) that organisms must be analysed as integrated wholes, with Baupläne so constrained by phyletic heritage, pathways of development and general architecture that the constraints themselves become more interesting and more important in delimiting pathways of change than the selective force that may mediate change when it occurs. We fault the adaptationist programme for its failure to distinguish current utility from reasons for origin (male tyrannosaurs may have used their diminutive front legs to titillate female partners, but this will not explain why they got so small); for its unwillingness to consider alternatives to adaptive stories; for its reliance upon plausibility alone as a criterion for accepting speculative tales; and for its failure to consider adequately such competing themes as random fixation of alleles, production of nonadaptive structures by developmental correlation with selected features (allometry, pleiotropy, material compensation, mechanically forced correlation), the separability of adaptation and selection, multiple adaptive peaks, and current utility as an epiphenomenon of non-adaptive structures. We support Darwin’s own pluralistic approach to identifying the agents of evolutionary change.

Una versión corta de este artículo, bajo el título La adaptación biológica, apareció publicada en español en la revista *Mundo científico*, 1983, 22(3): 214-223.

* Vale mencionar que partes de la traducción de la revista *Mundo científico* fueron retomadas en este trabajo. Desafortunadamente, no hay crédito de la persona que realizó dicha traducción.

¹ Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138, EE.UU.

1. Introducción

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 del Cristo central: los ángeles, los discípulos y las virtudes. Cada círculo está dividido en cuadrantes, y en cada uno de ellos se encuentra uno de las cuatro enjutas o albanegas, situados entre los arcos, bajo el domo. Las enjutas, espacios triangulares agudos formados por la intersección de un par de arcos, son subproductos necesarios en la arquitectura de una cúpula construida sobre arcos. Cada enjuta ha recibido una ornamentación extremadamente bien adaptada a su geometría en punta. 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: las cuatro enjutas 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

Figura 1. Una de las cuatro enjutas de San Marcos: un evangelista sentado (arriba), personificación del río (abajo)

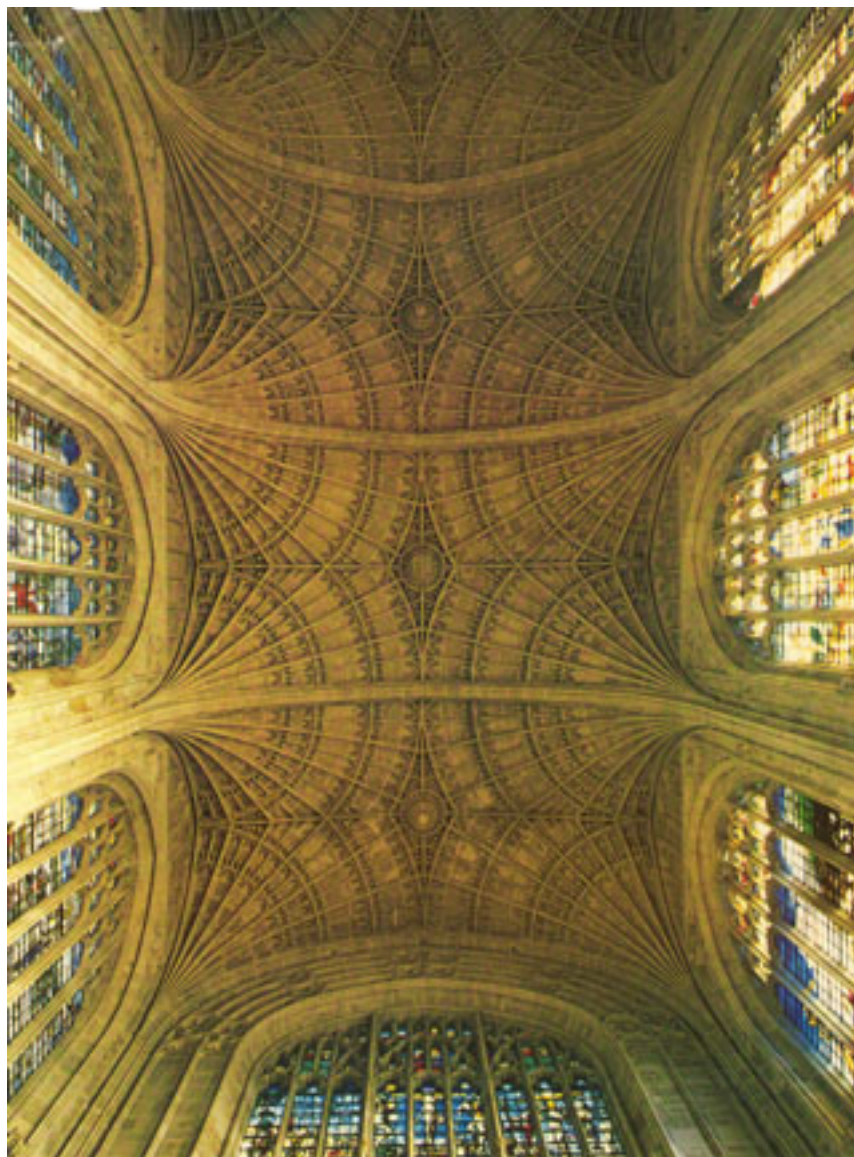


comprenderlos ya que nuestro pensamiento no está torcido, como sucede en biología. Por ejemplo, un techo abovedado constituido por abanicos de arcos debe comprender necesariamente una serie de espacios vacíos de forma romboidal a lo largo de su línea media, donde confluyen los bordes de dichos abanicos (figura 2). 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". Los biólogos evolutivos, en su tendencia a enfocarse exclusivamente en

la adaptación inmediata a las condiciones locales, ignoran las limitaciones arquitectónicas y realizan dicho tipo de inversión explicativa.

Como un ejemplo más cercano, presente recientemente en cierta literatura biológica sobre la adaptación, el etnólogo norteamericano Michael Harner propuso (1977) 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 (1978) ha retomado la idea, considerando la expli-

Figura 2. El techo de la capilla del King's College



cación como ejemplo fundamental de una predisposición hereditaria y adaptativa al régimen carnívoro en los humanos. 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 (1978) 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 ciudades.

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 las enjutas de San Marcos o a la de los relieves ornamentados en los espacios romboidales: 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, y considerar toda una cultura como el epifenómeno de un modo inhabitual de procurarse carne? Las enjutas de San Marcos no han sido concebidas para albergar a los Evangelistas. (Incluso, como sostiene Sahlins, no resulta claro tampoco que el sacrificio humano fuera ni siquiera una adaptación). Las prácticas culturales humanas pueden ser ortogenéticas y conducen con mucha frecuencia a la extinción de formas como no lo podían hacer los procesos darwinianos. Como cada monarca debe superar al anterior con sacrificios más elaborados y copiosos, la práctica había comenzado a llevar los recursos a un punto sin retorno. No sería la primer vez que una cultura lo hiciera de esa forma. Y, finalmente, muchos expertos ponen en duda, en primer lugar, la premisa de Harner (Ortiz de Montellano 1978). Sostienen que otros recursos que aportan proteínas no eran escasos, y que una práctica que recompensara con carne solo a los privilegiados, que tenían suficiente de todas formas, y que utilizaban

los cadáveres de manera tan ineficiente (únicamente consumían las extremidades, y solo de manera parcial) representa una forma descabellada de dirigir una carnicería.

Escogimos deliberadamente ejemplos no biológicos en una secuencia que va de lo remoto a lo más familiar: de la arquitectura a la antropología. Los hicimos así porque la primacía de las limitantes arquitectónicas y la naturaleza epifenoménica de la adaptación en estos ejemplos se oscurecen por nuestros prejuicios biológicos. Pero creemos que el mensaje para los biólogos no será letra muerta: si hubieran sido sistemas biológicos, no habríamos, por la fuerza de los hábitos, considerando la adaptación epifenoménica como primarias y tratado de construir todo el sistema estructural a partir de ella?

2. El programa adapcionista

Quisiéramos cuestionar el hábito mental que ha invadido a los estudiantes de la evolución. Lo damos en llamar programa adaptacionista o paradigma panglossiano. Tiene su origen en la noción popularizada por Alfred R. Wallace y por August Weismann (pero, como veremos, no por Darwin), a finales del siglo pasado: la casi omnipotencia de la selección natural para forjar el diseño orgánico y darle forma al mejor de los mundos posibles. Este programa ve a la selección natural como algo tan poderoso y las limitantes tan pocas que la producción directa de la adaptación a través de su operación se vuelve la causa primera de casi toda forma, función y conducta orgánica. Claro que se reconocen las limitaciones sobre el poder omnipotente de la selección natural (la inercia filogenética es la primera de ellas, aunque rara vez se aceptan limitantes arquitectónicas inmediatas como las que discutimos en la última sección). Pero, por lo general, son desechadas por poco importantes o alguna razón similar, y de manera más frustrante, simplemente reconocidas y a partir de ahí no se toman en cuenta ni se recurre a ellas.

Los estudios bajo el programa adaptacionista siguen generalmente estos dos pasos:

1. Un organismo se divide o atomiza en "rasgos" unitarios que se explican como estructuras diseñadas de forma óptima para su funcionamiento mediante la selección natural. Por falta de espacio debe-

mos omitir una discusión amplia del punto central: '¿qué es un rasgo?' Algunos evolucionista pueden considerar esto como algo trivial o como un problema simplemente semántico. Pero no es así. Los organismos son entidades integradas, no colecciones de objetos discretos. Los evolucionistas a veces se confunden con la atomización inapropiada, como le gusta resaltar a D'Arcy Thompson (1942). Nuestro ejemplo favorito tiene que ver con el mentón humano (Gould 1977: 381-382; Lewontin 1989). Si vemos a la barbilla como una 'cosa' más que un producto de la interacción entre dos campos de crecimiento (el alveolar y el mandibular), entonces nos vemos conducidos a una interpretación de sus orígenes (recapitulación) que se opone completamente a la versión actualmente favorecida (neotécnica).

2. Tras el fracaso de la optimización de parte por parte, se reconoce la interacción a través del *dictum* de que un organismo no puede optimizar parte alguna sin imponer pérdidas en otras. Se introduce la noción de compensación (*trade-off*), y los organismos se entienden como los mejores resultados entre demandas en competencia. De esta forma, se mantiene completamente dentro del programa adaptacionista la interacción entre las partes. Cualquier suboptimalidad de una parte se explica cómo su contribución al mejor diseño del todo. No les produce ninguna distracción la noción de que la suboptimalidad podría representar algo más que el trabajo inmediato de la selección natural. Como el Dr. Pangloss afirma al explicarle a Cándido por qué sufre una enfermedad venérea: "Es indispensable en el mejor de los mundos. Si Colón, al visitar las Indias occidentales, no hubiera contraído esta enfermedad, que envenena el manantial de la generación, y que a menudo hasta llega a impedirla, y que manifiestamente se opone al gran objetivo de la Naturaleza, no tendríamos chocolate ni cochinilla." El programa adaptacionista es claramente panglossiano. Nuestro mundo puede que no sea bueno en un sentido abstracto, pero es el mejor que podemos tener. Cada rasgo juega su papel y así es como debe ser.

A estas alturas, algunos evolucionistas protestarán de que caricaturicemos su perspectiva de la adaptación. Después de todo, ¿acaso no aceptan la

deriva génica, la alometría, así como una variedad de razones para la evolución no adaptativa? Sin duda así es, pero nuestro asunto es diferente. En la historia natural, todas las cosas posibles suceden a veces: en situaciones normales no respaldaría su fenómeno favorecido declarando rivales que en teoría son imposibles. Más bien, reconoce al rival, pero circunscribe tan estrechamente su ámbito de acción que no puede tener importancia alguna en los asuntos de la naturaleza. Entonces, de vez en cuando se felicita por ser alguien tan poco dogmático y ecuménico. Nosotros sostenemos que las alternativas a la selección para lograr el mejor diseño posible, por lo general, han sido relegadas como asuntos sin importancia por este tipo de argumentación. Aunque no todos hayamos oído el catecismo de la deriva génica: resulta de importancia en poblaciones tan pequeñas que es probable que se extingan antes de tener algún papel evolutivo de manera sostenida.

La aceptación de alternativas en principio no significa que se tome en serio en la práctica cotidiana. Todos afirmamos que no todo es adaptativo; sin embargo, cuando nos la vemos con un organismo, lo dividimos en partes y adoptamos teorías adaptativas, como si las compensaciones entre partes en competencia, bien diseñadas, fueran las únicas limitaciones que se imponen sobre cada rasgo. Es un hábito con una larga historia. Como Romanes se quejaba de A. R. Wallace en 1900: "El Sr. Wallace no sostiene de manera expresa la imposibilidad abstracta de leyes y causas distintas a aquéllas de utilidad y selección natural... Sin embargo, como en ninguna parte reconoce alguna otra ley o causa... concluye prácticamente que, en los campos inductivo o empírico, no existe otra ley o causa a considerar."

El programa adaptacionista puede ser rastreado a través de estilos comunes de argumentación. Ilustramos algunos; confiamos en que todos los reconocerán:

- 1) Si un argumento adaptativo falla, pruebe con otro. Así, la línea de cierre de la concha de algunos organismos con exoesqueleto bivalvo (como los braquiópodos y los lamelibranquios) no es recta sino que corre en zigzag. Durante mucho tiempo se ha tomado en cuenta este carácter como un medio de reforzar el cierre del caparazón; después ha sido considerado más bien como un medio para

controlar el tamaño de las partículas que penetran en el interior (Rudwick 1964). 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 (Davitashvili 1961). La configuración particularmente rechoncha del rostro de los esquimales había sido considerada como una 'adaptación al frío' (Coon *et al.* 1950) mientras que, posteriormente, ha sido interpretada como una adaptación para reforzar la masticación (Shea 1977). No es que tratemos de atacar cada una de estas nuevas explicaciones, puede que sean ciertas; lo que nos sorprende, sin embargo, por qué siempre es preciso reemplazar simplemente explicaciones adaptativas insatisfactorias por la búsqueda de otra con el mismo carácter general, en lugar de buscar explicaciones alternativas que no repitan la fórmula de que tal carácter es 'para' algún fin específico.

- 2) Si un argumento adaptativo falla, demos por sentado que debe existir otro; una versión más débil del primero. Costa y Bisol (1978) intentaron hallar una correlación entre polimorfismo genético y estabilidad ambiental en el mar profundo, pero fallaron. Ante esto, concluyeron (1978: 132,133): "El grado de polimorfismo genético encontrado parecerían indicar la ausencia de correlación con los factores ambientales característicos de la zona estudiada. Estos resultados sugieren que las estrategias adaptativas de diferentes *phylum* no son idénticas".
- 3) Si en un primer momento no se cuenta con un buen argumento adaptativo, endíguele el fracaso a la comprensión imperfecta del entorno en el que vive el organismo y lo que hace. Este, otra vez, es un viejo argumento. Considérese a Wallace explicando por qué deben resultar adaptativos todos los detalles de color y forma de los caracoles de tierra, aun cuando diferentes animales parecen habitar en el mismo entorno (1989: 148). "La proporción exacta de las diferentes especies de plantas, las cantidades de cada tipo de insecto o ave, las peculiaridades de más o menos exposición al sol o al viento en ciertas épocas críticas, y otras diferencias leves, que nos resultan absolutamente

intangibles e irreconocibles, pueden ser de la mayor significación para estas humildes criaturas, y más que suficientes para que se necesiten ligeros ajustes en su tamaño, forma o color, lo que llevará a cabo la selección natural."

- 4) Ponga el acento en el aspecto de la utilidad inmediata y excluya cualquier otro atributo de forma. En la explicación que acompaña a la reconstrucción en tamaño natural, en fibra de vidrio, del *Tyrannosaurus* en el Museo de la Ciencia de Boston, se lee: "Las patas anteriores de este animal son un enigma; cómo utilizaba el *Tyrannosaurus* sus minúsculas patas anteriores permanece, científicamente, sin explicar; eran demasiado pequeñas para alcanzar la boca. Quizá fueran utilizadas por el animal como una ayuda para incorporarse". (Escogimos a propósito un ejemplo científico que tiene impacto público para mostrar qué tan extendidos se encuentran los hábitos del programa adaptacionista. No estamos echando mano de bestias de fibra de vidrio como espantapájaros; argumentos similares y énfasis relativos, presentados con redacciones distintas, se presentan regularmente en la literatura profesional). No dudamos que el *Tyrannosaurus* utilizaba sus pequeñas patas anteriores de alguna forma, pero resultan, después de todo, el producto reducido de los homólogos funcionales en ancestros usados convencionalmente (miembros más largos de alosaurios, por ejemplo). En realidad, no necesitamos intentar encontrar alguna explicación adaptativa a su tamaño pequeño. Podría deberse a una correlación del desarrollo de los campos alométricos por el aumento correlativo de la cabeza y las extremidades. Esta hipótesis no adaptativa puede probarse con métodos alométricos convencionales (Gould 1974 en general; Lande 1978 acerca de la reducción de las extremidades) que nos resulta más interesante y fructífera que las especulaciones no verificables basadas en la utilidad secundaria del mejor de los mundos posibles. No debemos confundir el hecho de que se utilice en un cierto sentido una estructura (consideremos nuevamente las enjutas, los espacios de los techos o los cuerpos de los aztecas) con la razón evolutiva primera de su existencia y constitución.

3. Contar cuentos

Porque si hay un volcán en Lisboa, no podía estar en otra parte; porque es imposible que las cosas dejen de estar donde están, pues todo está bien.

(Dr. Pangloss sobre el gran sismo de Lisboa de 1755 en el que perdieron la vida 50 000 personas).

No objetaríamos de tal forma el programa adaptacionista si su invocación, en cualquier caso particular, puede conducir en principio a su rechazo a buscar evidencia. Aún podríamos verlo como restrictivo y objetar su status como argumento en primera opción. Pero lo descartaríamos al no pasar algunas pruebas explícitas, por lo que las alternativas tendrán su oportunidad. Desafortunadamente, un procedimiento común entre los evolucionistas no permite tal rechazo definitivo por dos razones. Primero, porque sí una explicación adaptativa se revela falsa en el transcurso de una prueba se la sustituye por otra, en lugar de conducir a la sospecha de que se necesita un tipo de explicación distinta. El campo de estas narraciones o historias adaptativas es tan vasto como fértil nuestro espíritu, por lo que 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, como lo hicieron Costa y Brisol (1978), a quienes citamos antes. En segundo lugar, los criterios que sirven para determinar la aceptabilidad de una de tales historias son tan vagos que muchos los dejan pasar sin haber sido realmente confirmados. Es frecuente que los evolucionistas se sirvan de la *consistencia* con la selección natural como único criterio, y que consideran que su trabajo está acabado cuando han formulado una historia plausible. Sin embargo, siempre se pueden contar historias plausibles. La clave para la investigación histórica consiste en poner a punto criterios para identificar la aceptabilidad de las explicaciones entre el conjunto sustancial de caminos para cualquier resultado actual.

Por esta razón, por ejemplo, criticamos (Gould 1978) el trabajo de Barash (1976) sobre la agresión de los petirrojos azules de las montañas. Barash colocó cerca del nido construido por una pareja un macho disecado cuando el macho se hubiera ausentado en busca de alimento. Hizo esto en los mismos nidos en tres ocasiones con intervalos de diez días: el primero an-

tes de que se pusieran los huevos; el último dos días después. Entonces contaba las agresiones del macho que regresaba tanto al modelo como a la hembra. En el primer momento, el macho agredía vivamente al contrincante simulado y en menor grado a la hembra, aunque la actitud era marcada en ambos casos. En los momentos dos y tres la agresión del macho al falso contrincante baja marcadamente y se venía abajo, casi a cero, para el caso de las hembras.

A su regreso, el macho se encontraba así con un pseudo contrincante 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 concluyó que este comportamiento tenía sentido evolutivo porque los machos son más sensibles a la presencia de intrusos antes de la puesta de huevos que después (momento en el cual tiene cierta confianza de que se propagan sus genes). Una vez desarrollado esta teoría plausible, consideró que su trabajo había terminado (1976: 1099, 1100):

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? El macho vuelve en los momen-

tos segundo y tercero, se acerca al modelo artificial, lo provoca un poco, y reconociéndolo como el mismo “farsante” que ya ha visto, ve que no molesta a su hembra ¿Por qué no llevar a cabo, al menos una vez, la prueba obvia a esta alternativa a una historia adaptativa convencional: presentar por primera vez el modelo al macho después de la puesta de los huevos.

Después de que nosotros criticamos los experimentos de Barash, Morton *et al.* (1978) repitieron el experimento en una especie muy próxima, *Sialia sialis*,¹ azulejo oriental (*eastern bluebird*), con algunas variantes (como la presentación de una hembra artificial o disecada). “Esperábamos confirmar”, escribieron, que los resultados de Barash representan “una realidad evolutiva extendida, por lo menos dentro del género *Sialia*. Desgraciadamente, no hemos podido obtener esta confirmación.” No encontraron ningún tipo de comportamiento ‘antiadulterio’; 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 machos no atacasen a sus homólogos disecados. “Esta respuesta violenta dio como resultado la casi destrucción del modelo hembra después de la presentación y su completa desaparición en el tercer momento, cuando la hembra voló con la cabeza del modelo al inicio del experimento, para perderse en el matorral” (1978: 969). Sin embargo, en lugar de poner en duda la explicación adaptativa de Barash, Morton y sus colegas pusieron a punto otra de su cosecha para intentar explicar el conjunto de sus resultados dentro del estilo adaptacionista. Quizá, conjeturan, las hembras de reemplazo son abundantes en la especie de petirrojo azul estudiada por Barash y escasas en el caso estudiado por ellos. Como los machos de Barash pueden reemplazar una compañera sospechosa de ‘infidelidad’, pueden mostrarse quisquillosos y posesivos. Las hembras son raras en el caso del azulejo oriental, y ponen más cuidado en respetarlas. Y, concluyen: “A pesar de que no hemos podido verificar la hipótesis de Barash de que los petirrojos azules macho hacen gala de una adap-

tación anti adulterio”, sugieren que ambos estudios tienen, con todo, “resultados compatibles con las predicciones de la teoría evolutiva, como pensamos que revelará cualquier estudio cuidadoso” (Barash 1976: 1099). Sin embargo, qué tan buena es una teoría que no puede ser contrastada en un estudio cuidadoso (ya que por ‘teoría evolucionista’ claramente dan a entender la acción de la selección natural aplicada a casos particulares, más que el hecho de la transmutación misma).

4. La voz del maestro a revisión

Como Darwin alcanzó la santidad (si no es que la divinidad) entre los biólogos evolutivos, y como todos los bandos invocan lealtad a Dios, Darwin ha sido a veces descrito como un seleccionador radical de corazón, que invocaba otros mecanismos solo cuando estaba en retirada, y solo como resultado de la deplorable ignorancia propia de su época de los mecanismos de la herencia. Esta perspectiva es falsa. Aunque Darwin consideraba a la selección como el mecanismo evolutivo más importante (como lo hacemos nosotros), ninguna discusión de sus oponentes lo enojaba más que el intento común de caricaturizar y trivializar su teoría al sostener que descansaba exclusivamente en la selección natural. Escribió en la última edición de *El origen de las especies* (1872:395):

Y como mis conclusiones han sido recientemente muy tergiversadas y se ha afirmado que atribuyo la modificación de las especies exclusivamente a la selección natural, se me permitirá observar que en la primera edición de esta obra y en las siguientes he puesto en lugar bien visible –o sea al final de la Introducción– las siguientes palabras: ‘Estoy convencido de que la selección natural ha sido el modo principal, pero no el único, de modificación’. Esto no ha sido de utilidad ninguna. Grande es la fuerza de la tergiversación continua.

Romanes, cuyo famoso ensayo (1900) sobre el pluralismo de Darwin contra la pansелеcción de Wallace y Weismann merece ser revivido, destacaba de este pasaje (1900: 5): “En ninguna parte de todos los escritos de Darwin es posible hallar un párrafo tan fuertemente redactado como éste: muestra la única nota de amargura en las miles de páginas que publi-

1 En México se lo conoce como azulejo garganta canela. Para mayor información, véase <http://avesmx.conabio.gob.mx/verave?ave=1386>.

có”. Aparentemente, Romanes no conocía la carta que Darwin envió a *Nature* en 1880, donde fustigaba a Sir Wyville Thomson por caricaturizar su teoría de la panselección (1880: 32):

Lamento ver que Sir Wyville Thomson no entiende el principio de la selección natural... Si lo hubiera hecho no habría escrito el siguiente párrafo en la Introducción al Voyage of the Challenger: “El carácter de la fauna abisal se niega a dar su apoyo último a la teoría que refiere que la evolución de las especies se debe a la extrema variación guiada solo por la selección natural.” Éste es un nivel de crítica que no resulta difícil encontrar en los teólogos y místicos cuando escriben sobre temas científicos, pero es algo nuevo viniendo de un naturalista... ¿Puede Sir Wyville Thomson nombrar a alguien que haya dicho que la evolución de las especies depende sólo de la selección natural? En lo que a mí respecta, creo que nadie ha formulado tantas observaciones sobre los efectos del uso y desuso de partes como yo en my “Variations of Animals and Plants under Domestication”; y tales observaciones fueron hechas con ese objetivo particular en mente. También he aportado una cantidad considerable de hechos que muestran la acción directa de las condiciones externas sobre los organismos.

Ahora no consideramos todos los mecanismos subsidiarios propuestos por Darwin como significativos o incluso válidos, aunque muchos, incluyendo la modificación directa y la correlación del crecimiento, son muy importantes. Pero debemos apreciar su actitud plural consistente para intentar explicar la complejidad de la Naturaleza.

5. Una tipología parcial de alternativas al programa adaptacionista

Imbuidos del espíritu pluralista de Darwin, presentamos una jerarquía incompleta de alternativas para la adaptación inmediata que explican la forma, la función y la conducta.

1) Ni adaptación ni selección. Actualmente, los genética de poblaciones se divide claramente acerca de la cuestión de cuánto del polimorfismo genético

dentro de las poblaciones y cuánto de las diferencias genéticas entre las especies es, de hecho, resultado de la selección natural frente a factores puramente azarosos. Las poblaciones son finitas en tamaño y las poblaciones aisladas que le dan forma a los primeros estadios en el proceso de especiación se hallan a veces en una muy reducida cantidad de individuos. Como resultado de esta restricción del tamaño poblacional, las frecuencias de los alelos cambia como resultado de la deriva génica, un tipo de error de muestreo genético aleatorio. Los procesos estocásticos de cambio en la frecuencia génica por la deriva génica azarosa, que incluye procesos de muestreo muy robustos que se ponen en marcha cuando una nueva población aislada se forma a partir de nuevos migrantes, tiene muchas consecuencias importantes. En primer lugar, las poblaciones y las especies se diferenciarán genéticamente, e incluso fijadas por diferentes alelos en el locus ante la ausencia total de cualquier fuerza selectiva.

En segundo lugar, los alelos se pueden volver fijos en una población a pesar de la selección natural. Incluso si un alelo se ve favorecido por la selección natural, una cierta proporción de la población, dependiendo del producto del tamaño de la población N y la intensidad selectiva s , se volverán homocigos por el alelo menos apto como resultado de la deriva génica. Si Ns es grande, esta rara fijación de los alelos desfavorables resulta un fenómeno extraño, pero si la selección de coeficientes es de un orden recíproco al tamaño de la población ($Ns = 1$) o menor, la fijación de los alelos deletéreos resulta algo común. Y si muchos genes participan en la influencia de un carácter métrico como la forma, el metabolismo o la conducta, entonces la intensidad de la selección sobre cada locus será reducida y el Ns por locus puede resultar pequeño. Como resultado, muchos de los loci puede ser fijados por alelos no óptimos.

En tercer lugar, las nuevas mutaciones tienen pocas posibilidades de ser incorporadas a la población, aún cuando se ven favorecidas selectivamente. La deriva génica produce la pérdida inmediata de la mayoría de las nuevas mutaciones después de su introducción. Con una intensidad de selección s , una nueva mutación favorable tiene una probabilidad de solo $2s$ de ser incorporada en cualquier caso. Así, uno no puede reclamar que, eventualmente, se producirá y se difundirá una nueva mutación del tipo adecuado para algún argumento adaptativo. ‘Eventualmente’ se convierte

en un periodo muy largo si solo una de las mutaciones 'correctas' de las 1,000 o 10,000 se incorporan a la población.

2) No hay adaptación ni selección de las partes en cuestión; la forma de una parte es una consecuencia correlacionada de la selección dirigida hacia otras partes. Darwin clasificó bajo esta categoría importante sus 'misteriosas' leyes de la 'correlación del crecimiento'. Hoy hablamos de pleiotropía, alometría, 'compensación material' (Rensch 1959: 179-187) y correlaciones forzadas mecánicamente en el sentido propuesto por D'Arcy Thompson (1942; Gould 1971). Aquí nos la vemos con organismos como unidades integrales, fundamentalmente no susceptibles de ser descompuestas en partes optimizadas independientes y de forma separada.

Aunque los modelos alométricos están tan sujetos a la selección como la morfología estática misma (Gould 1966), algunas regularidades en el crecimiento relativo probablemente no se encuentren bajo control adaptativo inmediato. Por ejemplo, no ponemos en duda que la famosa alometría intraespecífica del tamaño del cerebro en todos los grupos de vertebrados mayores representa un 'criterio de diseño' selecto, aunque su significación se nos escapa (Jerison 1973). También es muy repetible a través de un amplio rango taxonómico para representar mucho más que una serie de criaturas bien diseñadas de manera similar para sus diferentes tamaños. Pero otra alometría común, la escala intraespecífica de 0.2 a 0.4 entre adultos homotérmicos que tiene diferentes tamaños corporales, o entre razas dentro de las especies, probablemente no requiere una historia de selecciones, aunque muchos, incluyendo uno de nosotros, a tratado de proporcionar alguna (Gould 1974). R Lande (comunicación personal) usó los experimentos de Falconer (1973) para mostrar que la selección solo en el tamaño del cuerpo produce una inclinación cerebro-cuerpo entre generaciones de 0.35 en ratones. Los estudios literatura sobre la selección para alterar el tiempo de maduración (Gould 1977). Al menos en tres ocasiones en la evolución de los artrópodos (ácaros, moscas y escarabajos) se ha presentado la misma adaptación compleja, aparentemente por la rápida rotación de generaciones en alimentadores fuertemente *r*-selectos en recursos con hongos en abundancia excesiva aunque efímeros: las hembras se reproducen como larvas y la siguiente generación

crece dentro de sus cuerpos. Las crías crecen desde dentro y emergen de su cubierta vacía, solo para que los devore unos días después su propia progenie. Sería una locura buscar un sentido adaptativo en la morfología paedomórfica *per se*; es, principalmente un subproducto de la selección por el rápido ciclo de generaciones. En casos más interesantes, la selección por menores tamaños (como en los animales de la fauna intersticial) o por maduración rápida (machos enanos en el caso de muchos crustáceos) se dieron por progénesis (Gould 1977: 324-336), y los adultos de la descendencia cuentan con una mezcla de rasgos ancestrales juveniles y adultos. Muchos biólogos se han visto tentados a hallar un significado adaptativo primario en estas mezclas, pero probablemente aparece como un subproducto de la maduración truncada, que deja 'atrás' ciertas características en el estado larval, mientras que permite otras, correlacionadas con mayor fuerza con la maduración sexual, para retener la configuración adulta de los ancestros.

3) El desacople de la selección y la adaptación.

i) Selección sin adaptación. Lewontin presentó el siguiente ejemplo hipotético: "Una mutación que duplica la fecundidad de los individuos se extendería rápidamente por toda la población. Si no se presentaran cambios en la eficiencia en la utilización de recursos, los individuos no dejarían más descendientes que antes, sencillamente poniendo el doble de huevos, ya que el exceso moriría por la limitación de recursos. ¿En qué sentido están los individuos de la población completa mejor adaptados que antes? En realidad, si un depredador de juveniles es obligado a cambiar hacia las especies ahora que los juveniles son más numerosos, el tamaño de la población podría decrecer como consecuencia de ello, aunque la selección natural en todo momento favorecerá a los individuos con mayor fecundidad."

ii) Adaptación sin selección. Muchos organismos marinos sedentarios, como las esponjas y los corales, están bien adaptados a los regímenes de flujo en los que viven. Un amplio espectro de 'diseño adecuado' puede ser puramente fenotípico en su origen, inducido en buena medida por la propia corriente. (Podemos estar seguros de esto en numerosos casos, cuando individuos genéticamente idénticos de una colonia adoptan formas distintas en nichos diferentes). Los patrones más amplios de variación geográfica son a veces adaptativos y también puramente

fenotípicos. Por ejemplo, Sweeney y Vannote (1978) demostraron que muchos insectos hemimetábolos alcanzan un tamaño adulto menor con fecundidad reducida cuando crecen a temperaturas por encima o por debajo de la óptima. Patrones coherentes, climáticamente correlacionados en la distribución geográfica de estos insectos –tan frecuentemente considerados a priori como signos de adaptación genética– podrían ser sencillamente reflejo de esta plasticidad fenotípica.

La ‘adaptación’ –el ajuste adecuado de los organismos a su entorno– se presenta en tres niveles jerárquicos con diferentes causas. Es desafortunado que nuestro lenguaje se haya enfocado en el resultado común y llame a los tres fenómenos ‘adaptación’: las diferencias en los procesos se han oscurecido y los evolucionistas han sido con frecuencia dirigidos de forma errónea a extender el modo darwiniano también a los otros dos niveles. Primero, tenemos lo que los fisiólogos llaman ‘adaptación’: la plasticidad fenotípica que le permite a los organismos modelar su forma a las circunstancias prevalecientes durante la ontogenia. Las ‘adaptaciones’ humanas a alturas elevadas caen dentro de esta categoría (mientras que otras, como la drepanocitosis heterocigota resistente a la malaria, son genéticas y no darwinianas). Las adaptaciones psicológicas no son heredables, aunque la capacidad para desarrollarla presumiblemente lo es. En segundo lugar, tenemos una forma ‘heredable’ de adaptación no darwiniana (y, de forma rudimentaria, en unas pocas especies sociales avanzadas) en la adaptación cultural humana (donde la capacidad de heredar se impone a través del aprendizaje). Buena parte del confuso razonamiento de la sociobiología humana nace de esta incapacidad para distinguir esta modalidad de la adaptación darwiniana basada en la variación genética. Finalmente, tenemos la adaptación que proviene de los mecanismos darwinianos convencionales de selección sobre la variación genética. La mera existencia de una buena adaptación entre organismo y ambiente resulta evidencia insuficiente para inferir la acción de la selección natural.

4) Adaptación y selección pero no bases selectivas para las diferencias entre adaptaciones. Las especies de organismos relacionados, o subpoblaciones dentro de las especies, desarrollan ocasionalmente diferentes adaptaciones como soluciones a los mismos problemas. Cuando se ocupan ‘múltiples picos adap-

tativos’, por lo general no tenemos base para afirmar que una solución es mejor que otra. La solución alcanzada en cualquier punto es resultado de la historia: los primeros pasos se dirigieron en un sentido, aunque otros hubieran conducido también a una adecuada prosperidad. Cada naturalista cuenta con su ilustración favorita. Por ejemplo, en las Indias occidentales, las poblaciones del caracol de tierra *Cerion* que viven en las costas rocosas y ventosas casi siempre desarrollan caparazones blancos, gruesos y relativamente rechonchos por razones adaptativas convencionales. Podemos identificar, al menos, dos diferentes caminos de desarrollo hacia la blancura a partir de los caparazones moteados tempranos de todos los *Cerion*, dos maneras de lograr el engrosamiento de las conchas y tres estilos de alometría que darían lugar a caparazones regordetes. Las doce combinaciones se pueden identificar en las poblaciones de las Bahamas, pero sería fructífero preguntar el por qué –en el sentido de un diseño óptimo más que de una contingencia histórica– el *Cerion* de la oriental Long Island evolucionó en un sentido y el *Cerion* de la Ackland Island en otro?

5) Adaptación y selección, pero donde la adaptación es una utilización secundaria de partes actuales por razones de arquitectura, desarrollo o historia. Ya discutimos este asunto negado en la primera sección sobre las enjutas, espacios y canibalismo. Si el rubor se vuelve una adaptación afectada por la selección sexual en humanos, no nos ayudará a entender por qué la sangre es roja. La utilidad inmediata de una estructura orgánica a veces no nos dice nada acerca de la razón de su existencia.

6. Otro enfoque de la evolución, injustamente calumniado

En la Europa continental, los evolucionistas nunca se han sentido atraídos por la tendencia a dividir a los organismos en partes y tratar de explicar a cada uno como una adaptación directa. Su alternativa general existe en forma dura y blanda. En su primera forma, defendida por teóricos de la talla de Schindewolf (1950), Remane (1971) y Grassé (1977), la selección natural bajo el programa adaptacionista puede explicar las modificaciones del *Bauplan* que adapta la estructura al ambiente: por qué los topos son ciegos, las jirafas tienen cuellos largos y los patos cuentan con patas con membranas. Pero los pasos importantes

en la evolución, la construcción del propio *Bauplan* y la transición entre *Baupläne*, debe incluir algún otro mecanismo desconocido, tal vez 'interno'. Nosotros creemos que los biólogos ingleses han estado en lo correcto al rechazar esta forma dura tan cercana a un llamado al misticismo.

Pero el argumento tiene una forma más débil –y paradójicamente, poderosa– que no se ha apreciado, pero que merece serlo. También reconoce la selección convencional para las modificaciones superficiales del *Bauplan* y rechaza que el programa adapcionista (atomización además de la optimización de la selección de las partes) pueda aportar algo para explicar los *Baupläne* y las transiciones entre ellos. Pero no recurren por ello a un proceso fundamentalmente desconocido. Sostienen, en cambio, que los planes corporales de los organismos están tan integrados y tan llenos de limitaciones por la adaptación (categorías 2 y 5 de nuestra tipología), que los estilos convencionales de los argumentos selectivos explican el poco interés en ellos. No se niega que el cambio, cuando se presenta, puede darse mediado por la selección natural, pero sostiene que las limitaciones restringen de tal manera los caminos posibles y las formas en las que se produce el cambio que esas limitantes se convierten con mucho en la parte más interesante de la evolución.

Rupert Riedl, el zoólogo austríaco que trató de desarrollar esta tesis para el público inglés (1977 y 1975), escribe:

El mundo viviente está plagado de patrones universales de organización que, obviamente, no encuentran explicación directa en las condiciones ambientales o en la radiación adaptativa, pero existe en primer lugar a través de los requisitos universales que solo pueden esperarse bajo las condiciones sistémicas de las propias organizaciones complejas... Esto no es evidente de suyo, porque el enorme y profundo pensamiento recogido en el campo de la morfología, desde Goethe a Remane, fue aislado de la biología moderna. No se enseña en la mayoría de las universidades norteamericanas. Incluso quienes lo podrían enseñar han desaparecido.

Las limitantes al cambio evolutivo pueden ordenarse en al menos dos categorías. Todos los evolu-

cionistas están familiarizados con la limitante *filética*, como tomó forma en la distinción clásica de Gregory (1936) entre *habitus* y herencia. Reconocemos un cierto tipo de inercia filética al reconocer, por ejemplo, que los seres humanos no están diseñados de manera óptima para la postura erecta a pesar de lo mucho que nuestro *Bauplan* evolucionó para la vida como cuadrúpedos. También alegamos limitantes filéticas al explicar por qué los moluscos no vuelan y por qué no hay insectos grandes como elefantes.

Las limitantes *al desarrollo*, una subcategoría de las restricciones filéticas, pueden colocarle el más poderoso freno a todos los caminos evolutivos posibles. En los organismos complejos, los estadios tempranos de la ontogenia son claramente refractarios al cambio evolutivo, supuestamente porque la diferenciación del sistema de órganos y su integración en un cuerpo en funcionamiento es un proceso tan delicado que se puede descarrilar con facilidad por errores iniciales con efectos acumulativos. Las leyes fundamentales de la embriología de Von Baer (1828) representan poco más que un reconocimiento que los estadios iniciales son muy conservadores y fuertemente restrictivos para el desarrollo ulterior. La ley biogenética de Haeckel, el tema principal de la biología evolutiva de finales del siglo XIX, descansaba sobre una lectura errónea de los mismos datos (Gould 1977). Si el desarrollo se da en paquetes integrados, y no puede ser separada pieza por pieza por la evolución, el programa adapcionista no puede explicar la alteración de los programas de desarrollo que subyacen en casi todos los cambios de *Bauplan*.

El paleontólogo alemán A. Seilacher, cuya obra merece más atención de la que ha recibido, enfatizó lo que llama '*bautechnischer*', o limitaciones *arquitectónicas* (Seilacher 1970). 'Éstas no tienen lugar a partir de adaptaciones iniciales que se conservan en nuevos entornos ambientales (obstáculos filéticos, como generalmente se entienden), sino como limitaciones arquitecturales que nunca fueron adaptaciones, sino más bien consecuencias de los materiales y de los diseños seleccionados para construir los *Baupläne* básicos. Dedicamos la primera parte de este artículo a los ejemplos no biológicos de esta categoría. Las juntas deben existir una vez que el proyecto original específica que un domo debe descansar sobre arcos redondos. Las limitantes arquitectónicas pueden ejercer una influencia de largo alcance también sobre los

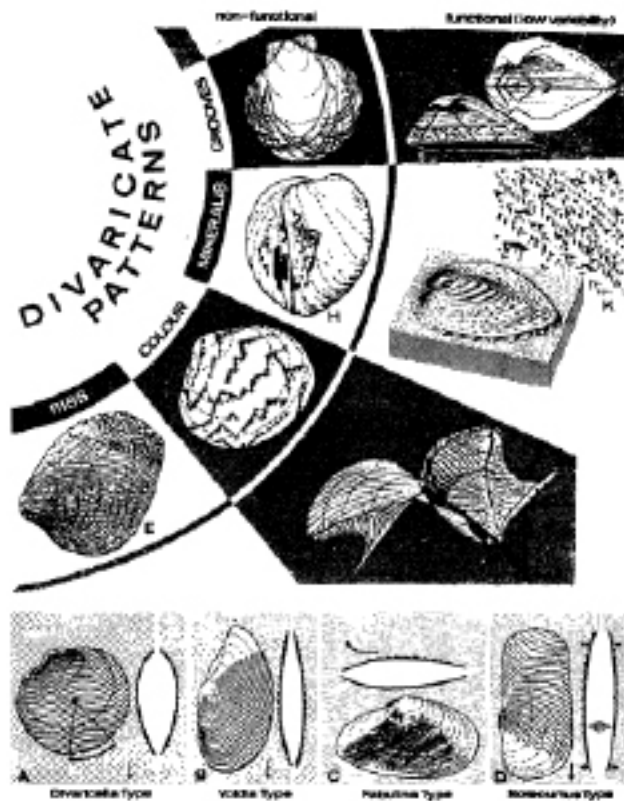
organismos. El asunto está lleno de posibilidades ya que rara vez ha sido reconocido como tal.

En un ejemplo fascinante, Seilacher (1972) ha puesto de manifiesto que la forma divaricada de arquitectura (figura 3) se presenta una y otra vez en todos los grupos de moluscos así como entre los braquiópodos. Esta forma básica se expresa en una variedad de estructuras: líneas ornamentales (no las líneas de crecimiento porque no se ajustan al margen del manto en cualquier momento); motivos coloreados; la mineralización de calcita de las estructuras internas y la forma de las ranuras. No sabe qué genera este patrón y supone que la atención tradicional y casi exclusiva en el valor adaptativo de cada manifestación distrajo la atención de su génesis en crecimiento y evitó su reconocimiento como un fenómeno general. Podrían provenir de algún patrón característico de inhomogeneidades en el manto de crecimiento, probablemente en función de la producción de modelos

de interferencia alrededor de los centros dispuestos regularmente (algunas simulaciones simples por computadora pueden generar estas formas de este modo) (Waddington y Cowe 1969). El patrón general podría no ser una adaptación directa.

Seilacher sostiene, entonces, que la mayor parte de las manifestaciones de los patrones son probablemente no adaptativas. Sus razones varían, pero todas nos parecen con sentido. Algunas se basan en observaciones de campo: los patrones de coloración que se mantienen invisibles porque las almejas que las tienen viven enterradas en la arena o viven recubiertas por un perióstracum tan grueso que enmascara la coloración de la concha. Otras descansan en principios más generales: presentes en individuos extraños y patológicos, rarezas con anomalía del desarrollo, variabilidad excesiva si se la compara con la variabilidad más limitada cuando la misma estructura general supone una forma que se juzga funcional en los campos ingenieriles.

Figura 3. El rango de bifurcaciones en los patrones de moluscos. E, F, H y L no resultan funcionales a juicio de Seilacher. A-D son costillas onduladas funcionales (pero están lejos de ser comunes como las costillas en cabrío no funcionales de la forma E). G es el *Arca zebra* mimética. K es *Corculum*. Para detalles, consúltese el texto.



En un pequeño número de casos el modo arquitectónico divaricado puede resultar funcional en cada una de las cuatro categorías (figura 3). Así, en algunas almejas las costillas divergentes pueden comportarse como un dispositivo excavador útil a su portador para esconderse en la arena (Stanley 1970), pero las costillas divaricadas no están para cumplir realmente esta función en la mayoría de las enjutas o pechinas. El modo de coloración en cabrios es mimético en una especie (*Pteria zebra*) que vive sobre un hidrozoo, pero su variabilidad está muy reducida. Los cabrios de mineralización no tienen sentido adaptativo más que en una almeja verdaderamente notable, la peculiar bivalva *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). Esta almeja está aplanada de una forma única en sentido anteroposterior y 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). Pero Seilacher probablemente tiene razón cuando considera este caso idéntico al de las enjutas, los huecos en el techo 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 es erróneo interpretar el modo arquitectónico divaricado tomando las adaptaciones que tolera como si fueran su razón de ser.

Galton (1909: 257) contrastó el programa adapcionista al enfocarse en las limitantes y los modos de desarrollo contando una anécdota acerca de la huellas digitales de Herbert Spencer:

Se ha escrito mucho, pero no se ha dicho la última palabra sobre el argumento de estas arrugas papilares; ¿por qué en una persona y en un dedo for-

man espirales y en otros bucles? Voy a mencionar una anécdota característica de Herbert Spencer en relación con esto. Me pidió que le mostrara mi laboratorio y que le tomara sus huellas, cosa que hice. Después le mencioné el fracaso para descubrir el origen de estos patrones, y cómo los dedos de los recién nacidos han sido diseccionados para determinar sus etapas más tempranas, etc. Spencer destacó que eso era comenzar al revés: que debía considerar qué finalidades cumplirían, y de ahí retroceder. Aquí, afirmó, es obvio que las delicadas bocas de las glándulas sudoríparas necesitan la protección que les proporcionan las crestas a ambos lados, y paso seguido, elaboró una hipótesis consistente e ingeniosa de gran alcance. Le respondí que sus argumentos eran hermosos y que merecía ser cierto, pero que sucedía que las bocas de los ductos no corrían en los valles entre las crestas sino a lo largo de las crestas de los pliegues mismos.”

Creemos que las recompensas potenciales de abandonar el enfoque exclusivo del programa adapcionista son realmente magníficas. No ofrecemos un grito de desesperación, como nos han acusado los adapcionistas; que no sea adaptativo no significa inteligible. Le damos la bienvenida a la pluralidad de enfoques, tan cercana al espíritu de Darwin, por los resultados que aporta. Bajo el programa adapcionista se abandonaron, en gran medida. Los grandes temas históricos de la morfología del desarrollo y el *Bauplan*; si la selección puede deshacer cualquier correlación y optimizar las partes por separado, entonces cuenta muy poco la integración de un organismo. Con mucha frecuencia el programa adapcionista nos proporciona una biología evolutiva de partes y genes, pero no de un organismo. Supone que todas las transiciones pueden darse paso a paso y subestimar la importancia de los bloques de desarrollo integrados y las limitaciones penetrantes de la historia y la arquitectura. Una perspectiva pluralista podría a los organismos, con toda su complejidad reacia aunque inteligible, de regreso en la teoría evolutiva.

Referencias

Baer, K. E. von 1828 *Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Königsberg: Bornträger.

- Barash, D. P. 1976 Male response to apparent female adultery in the mountain bluebird: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110, 1097-1101.
- Coon, C. S., Garn, S. M. & Birdsell, J. B. 1950 *Races*. Springfield, Ohio: C. Thomas.
- Costa, IR. y Bisol, P. M. 1978 Genetic variability in deep-sea organisms. *Biol. Bull.* 155, 125-133.
- Darwin, C. 1872 *The origin of species*. London: John Murray.
- . 1880 Sir Wyville Thomson and natural selection. *Nature*, Lond. 23, 32.
- Davitashvili, L. S. 1961 *Teoriya polovogo otbora* [Theory of sexual selection]. Moscow: Akademii Nauk.
- Falconer, D. S. 1973 Replicated selection for body weight in mice. *Genet. Res.* 22, 291-321.
- Galton, F. 1909 *Memories of my life*. London: Methuen.
- Gould, S. J. 1966 Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41, 587-640.
- . 1971 D'Arcy Thompson and the science of form. *New Literary Hist.* 2(2), 229-258.
- . 1974 Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. In *Approaches to primate paleobiology*. *Contrib. Primatol.* 5, 244-292.
- . 1977 *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass.: Belknap Press.
- . 1978 Sociobiology: the art of storytelling. *New Scient.* 80, 530-533.
- Grasse, P. P. 1977 *Evolution of living organisms*. New York: Academic Press.
- Gregory, W. K. 1936 Habitus factors in the skeleton of fossil and recent mammals. *Proc. Am. phil. Soc.* 76, 429-444.
- Harner, M. 1977 The ecological basis for Aztec sacrifice. *Am. Ethnologist* 4, 117-135.
- Jerison, H. J. 1973 *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press.
- Lande, R. 1976 Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30, 314-334.
- . 1978 Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32, 73-92.
- Lewontin, R. C. 1978 Adaptation. *Scient. Am.* 239(3), 156-169.
- . 1979 Sociobiology as an adaptationist program. *Behav. Sci.* (In the press.)
- Morton, E. S., Geitgey, M. S. & McGrath, S. 1978 On bluebird 'responses to apparent femal adultery'. *Am. Nat.* 112, 968-971.
- Ortiz de Montellano, B. R. 1978 Aztec cannibalism: an ecological necessity? *Science* N.Y. 200, 611-617.
- Rernane, A. 1971 *Die Grundlagen des natiirlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Königstein-Taunus: Koeltz.
- Rensch, B. 1959 *Evolution above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Riedl, R. 1975 *Die Ordnung des Lebendigen*. Hamburg: Paul Parey.
- . 1977 A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *Q. Rev. Biol.* 52, 351-370.
- Romanes, G. J. 1900 The Darwinism of Darwin and of the post-Darwinian schools. In *Darwin, and after Darwin*, vol. 2. London: Longmans, Green & Co.
- Rudwick, M. J. S. 1964 The function of zig-zag deflections in the commissures of fossil brachiopods. *Palaeontology* 7, 135-171.
- Sahlins, M. 1978 Culture as protein and profit. *New York Review of Books*, 23 Nov., pp. 45-53.
- Schindewolf, O. H. 1950 *Grundfragen der Palaontologie*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Seilacher, A. 1970 *Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie*. *Lethaia* 3, 393-396.
- Seilacher, A. 1972 Divaricate patterns in pelecypod shells. *Lethaia* 5, 325-343.
- Shea, B. T. 1977 Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus. *Am. J. phys. Anthrop.* 47, 289-300.
- Stanley, S. M. 1970 Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Mem. geol. Soc. Am.* no. 125, 296 pp.
- Sweeney, B. W. y Vannote, R. L. 1978 Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science*, N. Y. 200, 444-446.
- Thompson, D. W. 1942 *Growth and form*. New York: Macmillan.
- Waddington, C. H. y Cowe, J. R. 1969 Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. *J. theor. Biol.* 25, 219-225.
- Wallace, A. R. 1899 *Darwinism*. London: Macmillan.
- Wilson, E. O. 1978 *On human nature*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.