

La adaptación

La adecuación manifiesta entre los organismos y sus ambientes es una consecuencia importante de la evolución. Pero la selección natural no conduce inevitablemente a la adaptación, y, en no pocas ocasiones, resulta bastante difícil definir cuál sea ésta

Richard C. Lewontin

La teoría sobre la historia de la vida que en general se acepta hoy, la teoría darwiniana de la evolución a través de la selección natural, está destinada a explicar dos aspectos diferentes de la aparición del mundo viviente: la variabilidad y la eficacia biológica. En la actualidad existen unos dos millones de especies; puesto que el 99.9 por ciento, al menos, de las especies que han existido en algún momento se han extinguido, la postura más conservadora sería pensar que, desde el comienzo del período cámbrico, hace unos 600 millones de años, han ido apareciendo sobre la tierra dos mil millones de especies.

¿Cómo surgieron? En la época en que Darwin publicó *On the Origin of Species* ("El origen de las especies", 1859) se sostenía de manera casi general que las especies habían evolucionado unas de otras, pero no se había propuesto un mecanismo verosímil que explicara tal evolución. La solución dada por Darwin al problema fue que las pequeñas variaciones heredables entre los individuos de una especie constituyen la base de las grandes diferencias entre especies. Formas diferentes sobreviven y se reproducen a un ritmo distinto, de acuerdo con su ambiente; tal reproducción diferencial da lugar a un lento cambio en una población durante un cierto tiempo originando, finalmente, la sustitución de una forma común por otra. Luego, poblaciones diferentes de una misma especie se distancian unas de otras si ocupan diferentes nichos ecológicos, para convertirse andando el tiempo en especies distintas.

Sin embargo, las formas vivas son algo más que múltiples y diversas. Los organismos se adecuan notablemente bien al ambiente en que viven. Presentan una morfología, una fisiología y un comportamiento que, según parece, han sido cuidadosa y hábilmente diseñados para capacitar a cada organismo a fin de que se adapte al mundo que le rodea y pueda subsistir en él.

Fue precisamente esta maravillosa adecuación de los organismos al ambiente, mucho más que la gran diversidad de formas, la principal prueba de un Sumo Hacedor. Darwin se dio cuenta de que, para que una teoría naturalista de la evolución tuviera éxito, habría de explicar la evidente perfección de los organismos y no simplemente su variabilidad. Muy al principio de *El origen de las especies* escribió: "Al considerar el origen de las especies, es perfectamente concebible que un naturalista... llegara a la conclusión de que cada especie... procedía, al igual que las variedades, de otras especies. No obstante, tal conclusión, aun cuando estuviera bien fundada, no sería satisfactoria hasta tanto no se demostrara cómo se modificaron las innumerables especies que habitan nuestro planeta hasta adquirir la perfección de estructura y coadaptación que muy justamente admiramos". Además, Darwin sabía que "órganos de gran perfección y complejidad" representaban una prueba crítica para su teoría, y los agrupó en una sección del capítulo sobre "Dificultades de la teoría". Escribió: "Suponer que el ojo, con todos sus inimitables artificios para ajustar el foco a diferentes

distancias, para admitir diferentes cantidades de luz y para corregir las aberraciones de esfericidad y cromáticas, pudiera haberse formado por selección natural, confieso tranquilamente que parece totalmente absurdo".

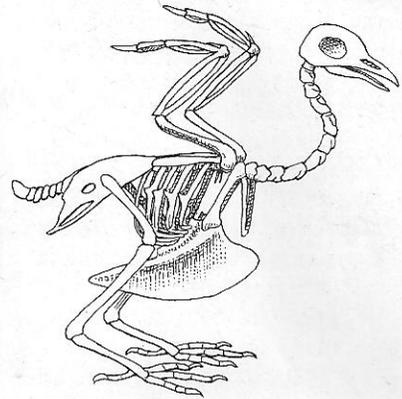
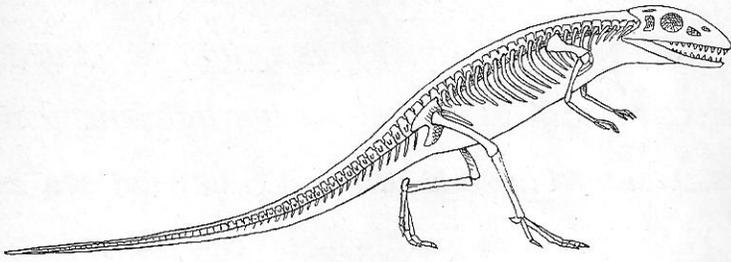
Estos "órganos de extremada perfección" fueron sólo los casos polares de un fenómeno más general: la adaptación. La teoría de Darwin sobre la evolución por selección natural estaba destinada a resolver, a la vez, el problema del origen de la variabilidad y el problema del origen de la adaptación. Los órganos complejos fueron una dificultad para la teoría, no en el sentido de que la selección natural no pudiera explicarlos, sino, más bien, en el sentido de que ellos constituyeron su prueba más rigurosa, pues, al afrontarlos, aparecían como la mejor demostración intuitiva de que un artífice divino los había fabricado.

El punto de vista actual sobre la adaptación es que el ambiente plantea ciertos "problemas" que los organismos necesitan "resolver", y que la evolución a través de la selección natural constituye el mecanismo para crear dichas soluciones. La adaptación es el proceso del cambio evolutivo mediante el cual el organismo procura una "solución" al "problema" cada vez mejor, siendo el resultado final la adaptación. En el curso de la evolución de las aves a partir de los reptiles hubo una alteración sucesiva de los huesos, los músculos y la piel de las extremidades anteriores que originó las alas; un aumento en el tamaño del esternón al objeto de proporcionar anclaje a los músculos alares; una reestructuración general de los huesos para hacerlos muy ligeros y fuertes, y el desarrollo de plumas tanto para proporcionar elementos aerodinámicos como un aislamiento ligero. Esta completa reconstrucción de un reptil para dar lugar a un ave se considera un proceso de adaptación importante, mediante el cual las aves solucionaron el problema del vuelo. Pero no hay punto final para la

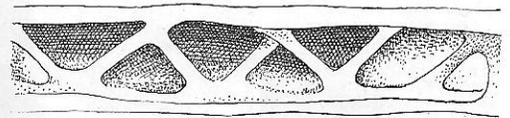
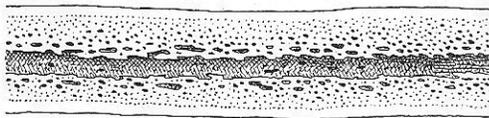
EJEMPLO DE ADAPTACION a través del "melanismo industrial" de la polilla *Biston betularia*. El aire polucionado mata los líquenes que normalmente colonizarían la corteza de los troncos de los árboles. Sobre la corteza oscura sin líquenes de un roble cerca de Liverpool (Inglaterra) la forma melánica (*negra*) está mejor adaptada; se camufla mejor ante la posible depredación de los pájaros que el tipo salvaje de la mariposa de aspecto claro (fotografía superior de la página opuesta), reemplazada en gran medida por selección natural en las regiones industrializadas de Inglaterra hacia finales del siglo XIX. En la actualidad la calidad del aire está mejorando. Sobre un haya cercana colonizada por algas y el líquen *Lecanora conizaeoides*, que está especialmente bien adaptado a bajos niveles de polución, las dos formas de la polilla son igualmente detectables (centro). Sobre la corteza lisa de un roble en una zona rural de Gales el tipo salvaje es casi invisible (abajo) y predomina en dichas zonas. Las fotografías fueron tomadas por J. A. Bishop, de la Universidad de Liverpool, y Laurence M. Cook, de la Universidad de Manchester.

REPTILES

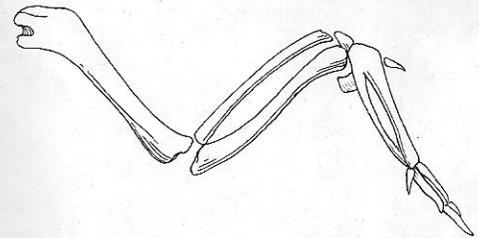
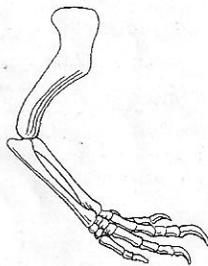
AVES



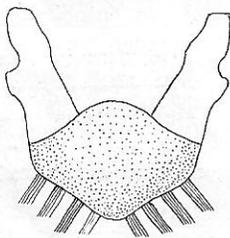
HUESO



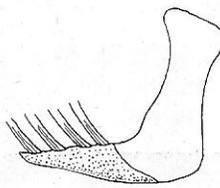
EXTREMIDADES ANTERIORES



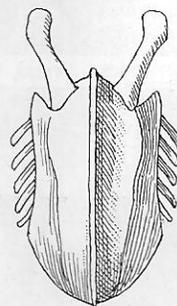
ESTERNON



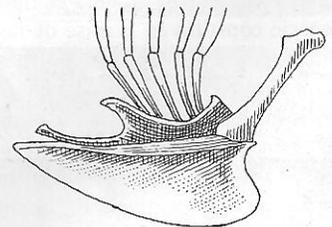
VISTA VENTRAL



VISTA LATERAL

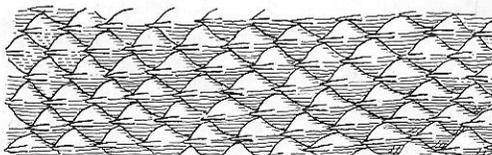


VISTA VENTRAL



VISTA LATERAL

RECUBRIMIENTO EPIDERMICO



EVOLUCION DE LAS AVES a partir de los reptiles; puede considerarse un proceso de adaptación mediante el cual las aves "resolvieron" el "problema" del vuelo. En la parte superior de la ilustración se compara el esqueleto de una paloma actual (*derecha*) con la de un reptil primitivo: un tecodonto, antecesor triásico de los dinosaurios y las aves. Se modificaron varios aspectos reptilianos para convertirse en estructuras especializadas para el vuelo. Los huesos, pesados

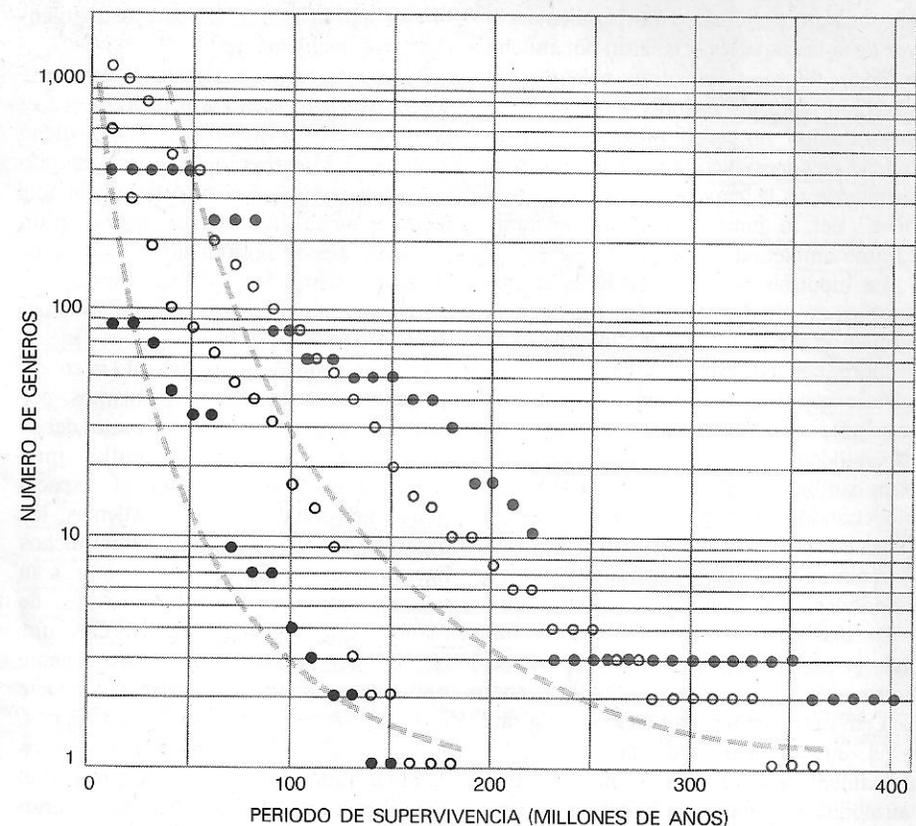
y macizos, se reestructuraron para convertirse en ligeros y fuertes; se alargaron las extremidades anteriores (y se transformaron los músculos y la piel que los cubría) para convertirse en alas; el esternón reptiliano se agrandó y se adentró más para servir de anclaje a los músculos alares (en el propio *Archaeopteryx*, la forma jurásica de transición entre reptiles y aves, cuyo esternón se dibuja aquí, era pequeño y superficial); las escamas epidérmicas dieron lugar a las plumas.

adaptación. Habiéndose adaptado al vuelo, algunas aves invirtieron el proceso: los pingüinos se adaptaron a la vida acuática al cambiar sus alas voladoras por alas nadadoras y sus plumas por un recubrimiento impermeable, solucionando así el problema de su existencia acuática.

La idea de adaptación implica un mundo preexistente que plantea un problema cuya solución es la adaptación. Una llave se adapta a una cerradura cortándola y limándola; un aparato eléctrico se adapta a diferentes voltajes mediante un transformador. Aunque el mundo físico fue sin duda anterior al biológico, la teoría evolutiva encuentra ciertas dificultades serias a la hora de definir dicho mundo en función de la adaptación. Estas se resumen en la dificultad general de definir el "nicho ecológico". El nicho ecológico es una descripción pluridimensional del ambiente en su conjunto y del modo de vida de un organismo. En esa descripción entran factores físicos, como temperatura y humedad; factores biológicos, como naturaleza y cantidad de recursos alimenticios y número de depredadores, y factores etológicos del propio organismo, como organización social, pautas de movimiento y ciclos de actividad diarios y estacionales.

La primera dificultad es que si la evolución se describe como el proceso de adaptación de los organismos a los nichos, entonces los nichos deben preexistir a las especies que tienen que adecuarse a ellos. Es decir, deben existir nichos vacíos en espera de ocupación por la evolución de nuevas especies. Sin embargo, en ausencia de organismos en relación real con el ambiente, hay una infinidad de modos mediante los cuales el mundo puede subdividirse en nichos arbitrarios. Es muy fácil describir "nichos" que están desocupados. Así, ningún organismo subsiste a base de poner huevos, reptar sobre el terreno, comer hierba y tener una vida de varios años. Es decir, no hay serpientes pectorales, aun cuando las serpientes vivan sobre la hierba. Ni tampoco hay animales de sangre caliente, ovíparos, que coman las hojas tiernas de los árboles, aun cuando las aves habiten en los árboles. Dada cualquier descripción de un nicho ecológico ocupado por un organismo real, se puede imaginar una infinidad de descripciones de nichos desocupados, añadiendo simplemente otra especificación arbitraria. A menos que haya una forma preferida o natural para subdividir el mundo en nichos, la idea pierde todo valor predictivo y explicativo.

Una segunda dificultad respecto de la especificación de nichos vacíos a los que los organismos se adaptan estriba en descuidar el papel de los propios organismos en la creación del nicho. Los organismos no sufren el ambiente de manera



TASAS DE EXTINCIÓN de muchas líneas evolutivas; sugieren que la selección natural no mejora necesariamente la adaptación. Los datos, según Leigh Van Valen, de la Universidad de Chicago, muestran la supervivencia de un cierto número de géneros de Equinoideos (*negro*) y Pelecípodos (*color*), vivientes (*círculos llenos*) y extinguidos (*círculos vacíos*), que son dos clases de invertebrados marinos. Si la selección natural adecuara los organismos a sus ambientes, los puntos se encontrarían a lo largo de las líneas curvas cóncavas (*líneas curvas interrumpidas*), lo cual indicaría una menor probabilidad de extinción para los géneros antiguos. Pero los puntos se sitúan a lo largo de líneas rectas, lo cual manifiesta tasas constantes de extinción.

pasiva, sino que crean y definen el medio en el que habitan. Los árboles reconstruyen el suelo en donde crecen dejando caer hojas y hundiendo en él sus raíces. Los animales pectorales cambian la composición, en lo que a especies se refiere, de las hierbas de las que se alimentan, de tres maneras: por cosecha de las mismas, por deposición de excrementos fertilizantes y por alterar físicamente el terreno. Hay una interacción constante entre el organismo y el medio; por lo cual, aunque la selección natural puede estar adaptando al organismo a una serie concreta de circunstancias ambientales, la evolución del propio organismo cambia dichas circunstancias. Finalmente, los mismos organismos determinan qué factores externos formarán parte de su nicho mediante sus propias actividades. Al construir su nido, el febe hace que la disponibilidad de hierba seca sea una parte importante de su nicho, determinando al mismo tiempo que el nido constituya un elemento del nicho.

Podemos especificar los nichos ecológicos solamente por los organismos que los ocupan, pero la evolución no puede describirse como un proceso de adaptación debido a que todos los organismos se encuentran ya adaptados. ¿Qué sucede,

pues, con la evolución? Una solución de esta paradoja se halla en la hipótesis de la Reina Roja (Red Queen), citada por Leigh Van Valen, de la Universidad de Chicago, refiriéndose al personaje de *Through the Looking Glass* que tenía que seguir corriendo para estar siempre en el mismo sitio.

La teoría de Van Valen expone que ambiente está constantemente degradándose con respecto a los organismos existentes, por lo que la selección natural actúa esencialmente capacitando a los organismos para mantener su estado de adaptación, que no para mejorarlo. Las pruebas sobre la hipótesis de la Reina Roja proceden del examen de los ritmos o tasas de extinción en gran número de líneas evolutivas. Si la selección natural estuviera mejorando realmente la adecuación de los organismos a sus ambientes, entonces cabría esperar que la probabilidad de que una especie llegara a extinguirse en el próximo período de tiempo sería menor para aquellas especies que ya existían desde hacía mucho tiempo, ya que las especies muy perdurables son quizá las que han sido mejoradas por selección natural. Sin embargo, los datos demuestran que la probabilidad de extinción de una especie parece ser constante, característica del

grupo al que pertenece e independiente a la vez de si las especies existieron por mucho o poco tiempo. En otras palabras, la selección natural, cuando actúa durante largo tiempo, no parece mejorar la probabilidad de supervivencia de la especie sino simplemente la capacita para "seguir la pista" del, o hacer frente al, constante cambio ambiental.

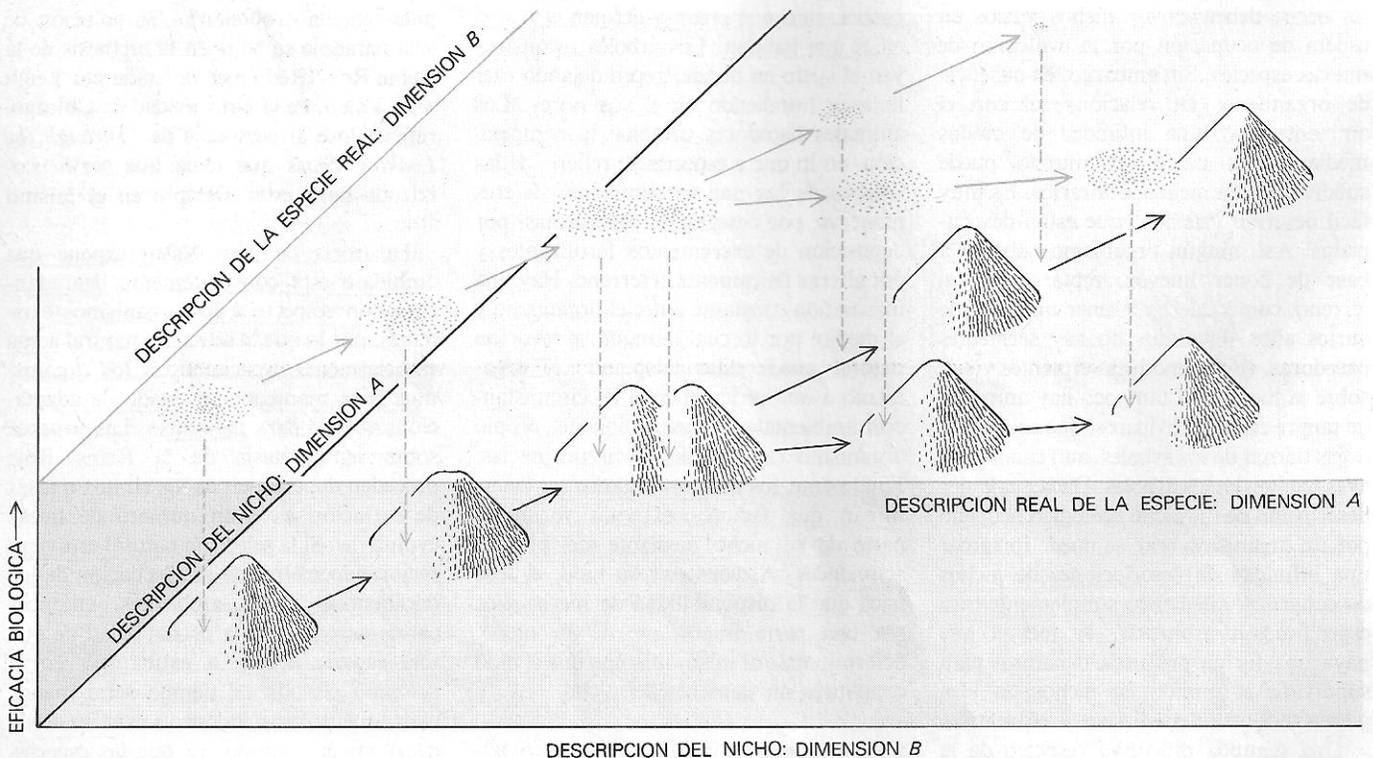
La hipótesis de la Reina Roja explica también la extinción (y los esporádicos aumentos espectaculares en abundancia y amplitud de las especies). Para que una especie persista ante un ambiente en constante cambio, debe tener suficiente variabilidad heredable del tipo adecuado para cambiar adaptativamente. Por ejemplo, cuando una región se hace más árida a causa de las progresivas modificaciones en el régimen de lluvias, las plantas pueden responder desarrollando un sistema radicular más profundo o una cutícula foliar más gruesa, pero sólo en caso de que su acervo génico presente variabilidad genética para el aumento en longitud de la raíz o el engrosamiento de la cutícula; y únicamente tendrá éxito si hay bastante variabilidad genética para que la especie pueda cambiar al ritmo que lo hace el ambiente. Pero la especie se extinguirá cuando la variabilidad genética resulte inadecuada. Los recursos genéticos de una especie son limitados, y, en algún momento, el ambiente cambiará de forma tan

brusca que la especie acabará extinguiéndose irremisiblemente.

La teoría del seguimiento al ambiente parece, a primera vista, que resuelve el problema de la adaptación y el nicho ecológico. Mientras que en un mundo yermo no hay una manera clara de dividir el ambiente en nichos preexistentes, en un mundo ocupado por muchos organismos el planteamiento del problema cambia. Los nichos ya están definidos por los organismos. Pequeños cambios en el medio significan pequeños cambios en las condiciones de vida de dichos organismos, por lo que los nuevos nichos a los cuales deben adaptarse se hallan, en cierto sentido, muy cerca de los antiguos en el espacio pluridimensional de nichos. Además, los organismos que ocuparán estos nichos ligeramente modificados deben venir, a su vez, de los nichos que había antes, de manera que los tipos de especies que pueden evolucionar están estrictamente limitados a aquellos que son prácticamente iguales que sus antecesores inmediatos. Esto garantiza, al propio tiempo, que los cambios inducidos en el ambiente por el organismo que ha evolucionado serán también pequeños y continuos en el espacio del nicho. El cuadro de adaptación que se desprende es el de un movimiento muy lento del nicho a través del espacio del nicho, acompañado por un cambio muy lento registrado en las especies, siempre

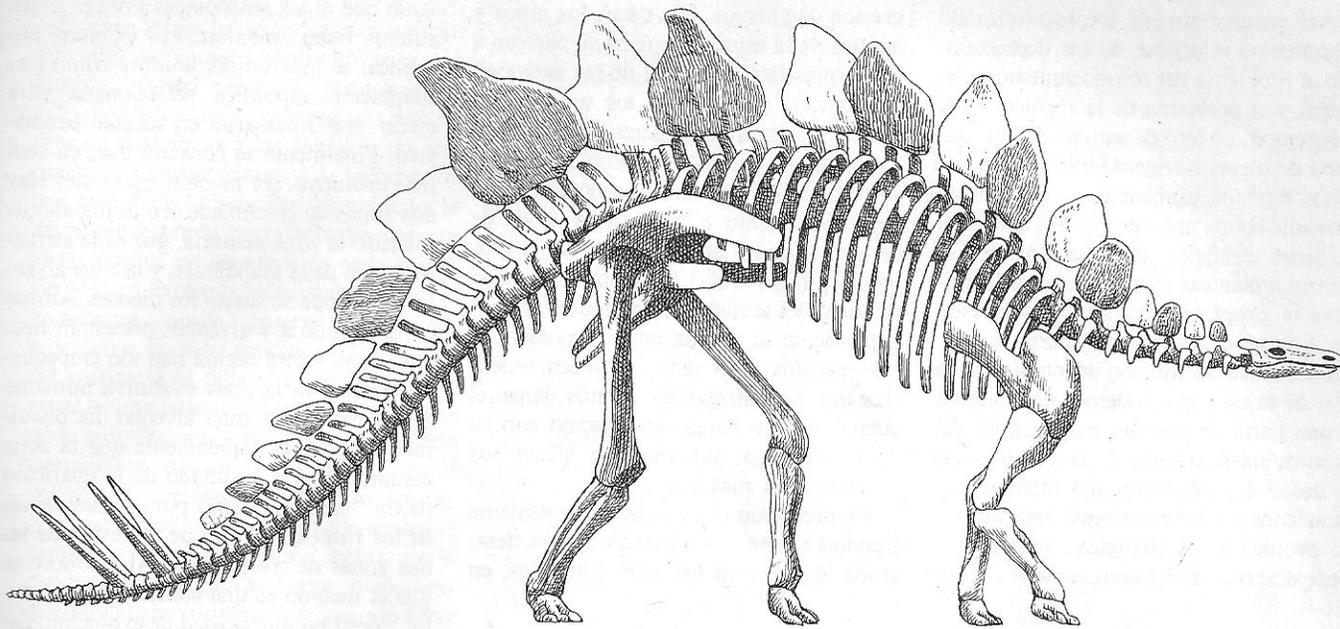
ligeramente retrasado, ligeramente mal adaptado, acabando por extinguirse en cuanto no pueda mantenerse acoplado a un medio en constante transformación; fatalidad que se debe a la pérdida de variabilidad genética sobre la que pueda actuar la selección natural. Desde este punto de vista, las nuevas especies se forman cuando dos poblaciones de una misma especie siguen a ambientes respectivos que se van alejando uno de otro a lo largo de un cierto período de tiempo.

Pero la teoría del seguimiento al ambiente no predice ni explica lo que resulta más llamativo en la evolución: la inmensa diversificación de organismos que ha acompañado, por ejemplo, a la ocupación de la tierra a partir del agua, o del aire a partir de la tierra. ¿Por qué surgieron animales de sangre caliente en un momento en que los animales de sangre fría eran todavía abundantes y llegaron a coexistir con ellos? La aparición de formas de vida completamente nuevas, de maneras de subsistir, equivale a la ocupación de un mundo que estaba vacío y nos remite al nicho vacío, preexistente, que espera su colonización. Sin duda alguna, hubo en el pasado formas de ganarse la vida que no estaban explotadas y que fueron luego "descubiertas" o "creadas" por organismos existentes. No hay modo de explicar y predecir tales adaptaciones evolutivas a



LAS ESPECIES SIGUEN AL AMBIENTE a través del espacio del nicho, según el punto de vista de la adaptación. El nicho, visualizado como un "pico adaptativo" va cambiando (moviéndose hacia la derecha); un lento cambio de las poblaciones de la especie (puntos coloreados) trata de mantenerse en el nicho, siempre un poco por detrás del pico. A medida que el ambiente se transforma, el

pico único se convierte en dos picos diferentes, y se van alejando dos poblaciones para formar especies distintas. Una especie no puede mantenerse con el rápido cambio ambiental, llegando a estar menos adaptada (retrasándose cada vez más respecto del pico cambiante) y se extingue. El espacio del nicho y el espacio de la especie tienen aquí, arbitrariamente, sólo dos dimensiones.



EL ESTEGOSAURIO, enorme dinosaurio herbívoro del período jurásico, poseía una serie de placas óseas a lo largo del dorso. ¿Se trataba de una solución al problema de la defensa, del reconocimiento en el cortejo o de la regulación del calor? Un análisis de ingeniería revela aspectos que son característicos de

los reguladores de calor: estructura porosa (que sugiere una gran riqueza de vasos sanguíneos), placas especialmente grandes sobre las zonas más voluminosas del cuerpo, dispuestas de un modo alternante a lo largo de la columna, una constricción cercana a la base. (El esqueleto se halla en el American Museum.)

menos que puedan describirse a priori nichos sobre la base de algunos principios físicos, antes de que los organismos vengan a ocuparlos.

No se trata de una tarea fácil, como lo indican experimentos llevados a cabo, por vía de ensayo en Marte y en Venus, delineados para detectar la vida a partir de tales supuestos apriorísticos. Los instrumentos están habilitados para detectar fenómenos vitales mediante el registro de crecimiento en soluciones nutritivas; las soluciones en cuestión están preparadas de acuerdo con nuestro conocimiento sobre lo que ocurre en el caso de microorganismos terrestres; por lo que los ensayos habrían de detectar sólo microorganismos cuyos nichos ecológicos fueran iguales a los de la tierra. Si la vida marciana y venusina divide el ambiente de manera totalmente inesperada, quedarán sin registrar. Lo que los diseñadores de dichos instrumentos nunca soñaron fue que podía suceder lo contrario: que la naturaleza del ambiente físico de Marte podría ser tal que, cuando se le suministrara un nicho ecológico terrestre, las reacciones inorgánicas podrían tener una apariencia similar a la vida. Y eso pudo ser exactamente lo que sucedió. Cuando se puso suelo marciano en el caldo nutritivo del vehículo espacial hubo una producción súbita de anhídrido carbónico y luego: nada. O bien fue que un tipo de vida raro comenzó a crecer mucho más rápidamente que cualquier microorganismo terrestre y luego se intoxicó por su propia actividad en un ambiente extraño, o bien que el suelo marciano es de tal naturaleza que su contacto con el caldo

nutritivo dio lugar a un proceso catalítico totalmente inesperado. En ambos casos el experimento para detectar vida en Marte ha fracasado en el problema de definir nichos ecológicos sin organismos.

Gran parte de la biología evolutiva es el desarrollo de un programa de adaptación. Los biólogos expertos en evolución suponen que cada uno de los aspectos morfológicos, fisiológicos y etológicos de un organismo ha sido moldeado por selección natural como solución a un problema planteado por el ambiente. A los biólogos evolucionistas compete, por tanto, construir un argumento plausible de cómo cada parte funciona cual si fuera un mecanismo de adaptación. Así, los especialistas en anatomía funcional estudian la estructura de las extremidades de los animales y analizan sus movimientos fotografiándolos a cámara lenta, y comparando la acción y estructura del aparato locomotor de diferentes animales.

Su interés no es, sin embargo, meramente descriptivo. Su trabajo está informado por el programa de adaptación, y su propósito es explicar los rasgos anatómicos concretos demostrando que están bien adaptados a la función que realizan. Los etólogos y sociobiólogos evolucionistas desarrollan el programa de adaptación en la esfera del comportamiento animal; aportan una explicación adaptativa de las diferencias entre especies respecto del tipo de cortejo, comportamiento alimentario, tamaño del grupo, agresividad, y así sucesivamente. En cada caso suponen, como el morfológico funcional, que el comporta-

miento es adaptativo, y que el objeto de su análisis es revelar la adaptación concreta.

La disección de un organismo en partes, cada una de las cuales se considera como una adaptación específica, requiere dos series de decisiones apriorísticas. Debe decidirse, primero, la forma apropiada de dividir al organismo y, luego, hay que describir qué problema soluciona cada parte. Esto implica describir, pormenorizados, el organismo y el ambiente, para relacionar después las distintas descripciones mediante juicios de funcionalidades; se puede comenzar con los problemas y tratar de suponer qué aspecto del organismo encierra la solución, o comenzar con el organismo y luego adscribir funciones adaptativas a cada parte.

Por ejemplo, para los individuos de una misma especie constituye un problema reconocerse durante la época de celo, ya que los errores significan un gasto de tiempo, de energía y de gametos en el cortejo y en el apareamiento sin la producción de descendencia viable; los caracteres de la especie, como marcas de color peculiares, comportamiento especial en el cortejo, señales acústicas singulares durante la época de celo, olores y lugar y tiempo de actividad restringidos pueden considerarse adaptaciones específicas para el adecuado reconocimiento de las posibles parejas. Por otro lado, las grandes placas óseas de forma de hoja que recorren el dorso del dinosaurio *Stegosaurus* constituyen una característica específica a la que hay que buscarle una función adaptativa. Se han dado diversas explicaciones: solución al problema de la defensa (haciendo que el

animal parezca mayor u obstaculizando directamente el ataque de los depredadores), al problema del reconocimiento en el cortejo y al problema de la regulación de la temperatura (en el sentido de que las usaba de aletas refrigeradoras).

Los mismos problemas que surgieron al decidir sobre una descripción adecuada del nicho ecológico sin el organismo, se vuelven a plantear cuando se trata de describir el propio organismo. ¿Es la pata una unidad evolutiva, de suerte que se pueda deducir la función adaptativa de la pata? Si es así, ¿qué podemos decir acerca de una parte de la pata, por ejemplo del pie, o de un solo dedo, o de un hueso de un dedo? La evolución del mentón humano constituye un ejemplo instructivo. La evolución morfológica humana se puede describir en general como una pro-

gresión "neoténica". Es decir, los niños y adultos de la especie humana se parecen a las formas fetal y juvenil de los antropoides mucho más que a los antropoides adultos: es como si los seres humanos nacieran en un estadio más primitivo de desarrollo físico que los antropoides, y no maduraran tanto a lo largo de la vía de desarrollo de los antropoides. Así, la proporción relativa del tamaño del cráneo respecto del tamaño del cuerpo es aproximadamente la misma en antropoides recién nacidos y en seres humanos, mientras que los antropoides adultos tienen el cuerpo mucho mayor en relación con su cabeza que los humanos; en efecto sus cuerpos "van más allá".

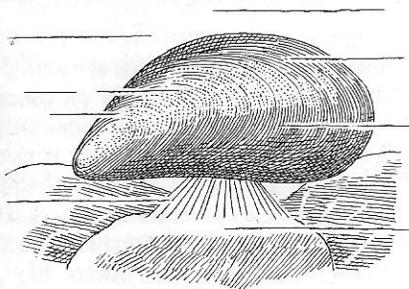
La excepción a la regla de la neotenia humana reside en el mentón, que se desarrolla bastante en los seres humanos, en

tanto que ni los antropoides jóvenes ni los adultos tienen mentón. Los intentos por explicar el mentón del hombre como una adaptación específica seleccionada para crecer más fracasaron en su afán persuasivo. Finalmente se constató que, en sentido evolutivo, ¡el mentón no existe! Hay dos zonas de crecimiento en la mandíbula inferior: la zona dentaria, que es la estructura ósea de la mandíbula, y la zona alveolar, en donde se sitúan los dientes. Ambas zonas, dentaria y alveolar, presentan neotenia; una y otra región han ido empequeñeciéndose en la línea evolutiva humana. Sin embargo, la zona alveolar ha disminuido algo más rápidamente que la zona dentaria, con el resultado de la aparición de un "mentón" como pura consecuencia de los ritmos relativos de regresión de las dos zonas de crecimiento. Al reconocerse que el mentón es una construcción "mental", pero no una unidad de evolución, desaparece el problema de su explicación adaptativa. (Por supuesto, podemos ir más allá y preguntarnos por qué las zonas de crecimiento dentaria y alveolar han retrocedido a diferente ritmo en la evolución, y luego encontrar una explicación adaptativa para dicho fenómeno.)

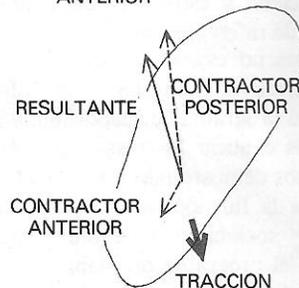
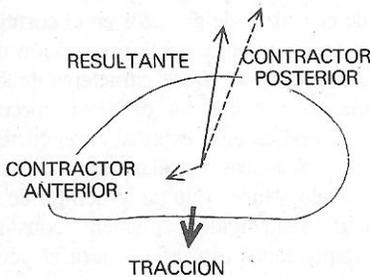
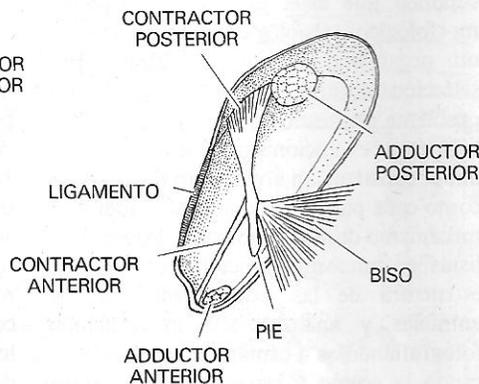
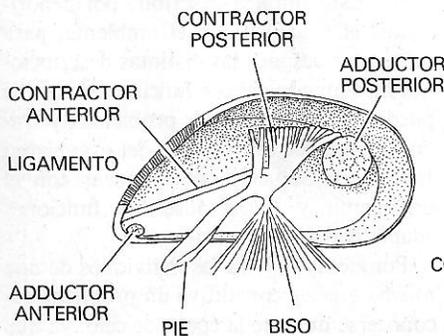
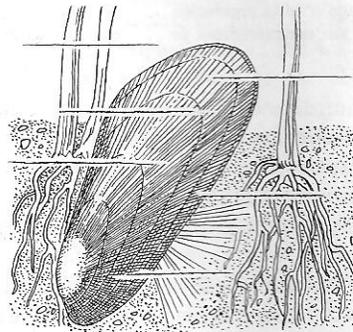
A veces llega a desconocerse la misma topología correcta de la descripción. El cerebro está dividido en regiones anatómicas que se corresponden con ciertas funciones nerviosas separables que se pueden localizar, pero la memoria no es una de dichas funciones. La memoria de hechos concretos parece estar almacenada de un modo difuso en amplias regiones del cerebro en lugar de estar localizada microscópicamente. Cuando se pasa de la anatomía al comportamiento se agudiza el problema de una descripción correcta, y las oportunidades para introducir construcciones mentales arbitrarias como si fueran caracteres evolutivos se multiplican. El comportamiento animal se describe en términos de agresión, división del trabajo, lucha, dominancia, esclavización y cooperación (aún con todo, estos conceptos se han tomado directamente de la experiencia social humana y transferido a los animales).

Decidir cuáles son los problemas resueltos por cada una de las características de un organismo resulta igualmente difícil. Cada rasgo está comprometido en varias funciones, pero nadie osaría afirmar que el carácter es una adaptación a todas ellas. La tortuga verde *Chelonia mydas* es una tortuga marina, de grandes proporciones, que habita en el Pacífico tropical. Una vez al año, las hembras se arrastran penosamente por la arena de la playa con sus aletas delanteras hacia la arena seca, por encima del nivel superior del agua.

MYTILUS EDULIS



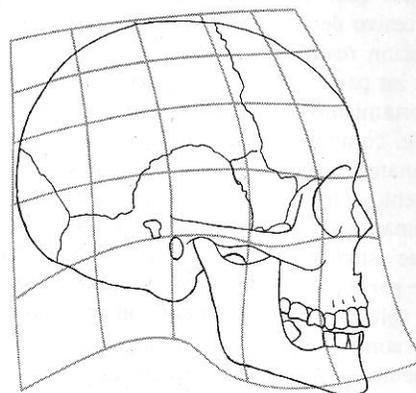
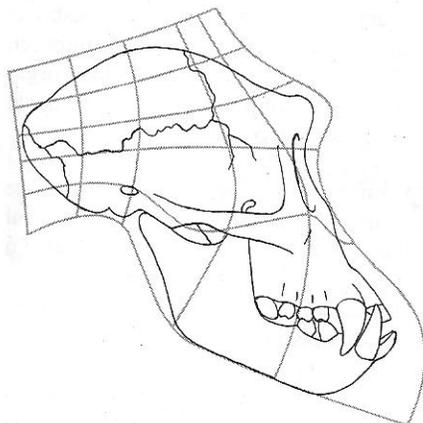
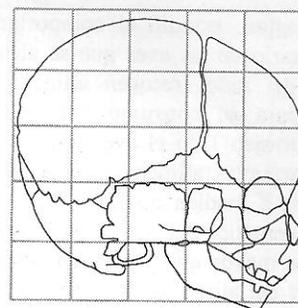
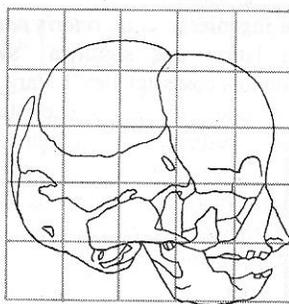
MODIOLUS DEMISSUS



EL ANALISIS FUNCIONAL indica cómo están adaptadas la forma externa y la musculatura de dos especies de mejillones a su medio respectivo. *Mytilus edulis* (izquierda) se engancha a las rocas mediante su biso, una especie de penacho filamentososo (arriba). El borde ventral está achatado; los músculos contractores anterior y posterior (centro) se disponen de suerte que su fuerza resultante tira de la parte ventral de la concha hacia el substrato (abajo). *Modiolus demissus* (derecha) se engancha a desechos en ciénagas. Su borde ventral forma un ángulo agudo para facilitar la penetración en el substrato; los músculos contractores están dispuestos de tal manera que empujan a su extremo anterior hacia abajo. (Análisis de Steven M. Stanley.)

Allí pasan largas horas excavando laboriosamente un agujero profundo para sus huevos, usando sus patas posteriores de paletas. Nadie que contemple este penoso proceso describiría a las aletas de las tortugas como adaptaciones a la locomoción terrestre y a la excavación; los animales se desplazan sobre la tierra y cavan con sus aletas porque no disponen de nada mejor. En el otro extremo, aun cuando una característica pueda parecer claramente adaptativa, no debe suponerse que la especie sufrirá si le falta. La piel de un oso polar es una adaptación para la regulación de la temperatura, y un oso polar sin pelo ciertamente se helaría y moriría. El color del pelo de un oso polar es otro asunto. Aunque puede ser una adaptación para el camuflaje, no es en absoluto seguro que el oso polar se llegara a extinguir, ni siquiera que menguara su población, porque fuera marrón. Las adaptaciones no son condiciones necesarias para la existencia de las especies.

En lo referente a las especies extinguidas, cuesta bastante más juzgar el status adaptativo de una característica por la sencilla razón de que tenemos que reconstruir la característica y su función pertinente. En principio no hay modo de asegurar que las placas dorsales del *Stegosaurus* fueron un mecanismo para la regulación del calor, un mecanismo de defensa, una señal para el reconocimiento sexual o todas esas cosas a la vez. Incluso en especies vivientes, en que se pueden llevar a cabo experimentos, persisten dudas. Algunos lagartos actuales tienen una papada brillantemente coloreada debajo de la mandíbula. La papada puede ser una señal de aviso, una atracción sexual o una señal para el reconocimiento entre especies. En principio, experimentos que extirpasen o alterasen la papada podrían decidir cuál es su función. Pero esta cuestión es diferente del problema de su status como adaptación, ya que la afirmación de que es una adaptación implica un argumento histórico en favor de la selección natural como la causa de su origen. Las grandes placas dorsales del *Stegosaurus* pudieron haberse desarrollado en razón de que los animales con placas ligeramente mayores estaban más capacitados para recoger alimento en las horas más calurosas del día que otros individuos. Si incidentalmente, cuando las placas alcanzaran un cierto tamaño, atemorizaban a los depredadores, constituirían una "preadaptación" para la defensa. No podemos distinguir entre la adaptación primaria para la que un carácter evolucionó y las funciones concomitantes que puedan llegar a tener, sin reconstruir antes las fuerzas de la selección natural que operaron durante la evolución real de la especie.



NEOTENIA DEL CRANEO HUMANO, que se hace evidente cuando se delinear en coordenadas transformadas el crecimiento del cráneo del chimpancé (izquierda) y del cráneo humano (derecha), queda así patente el desplazamiento relativo de cada parte. Los cráneos del chimpancé y del hombre se parecen mucho más en el estadio fetal (arriba) que cuando han llegado a la fase adulta (abajo). El cráneo humano adulto se diferencia también menos de la forma fetal que el cráneo del chimpancé adulto de la suya, excepto en el caso de la mandíbula inferior, que llega a ser relativamente más grande en los seres humanos. Pero el mentón es una construcción mental: resultado de la alometría de la distintas partes de la mandíbula.

El procedimiento normal para juzgar la adaptación de una característica es un análisis de ingeniería del organismo y de su ambiente. El biólogo se encuentra en la situación del arqueólogo que descubre un instrumento sin ningún documento escrito e intenta reconstruir no sólo su modo de acción sino también su finalidad. La hipótesis de que las placas dorsales del *Stegosaurus* constituyeron un mecanismo de regulación del calor se basan: en el carácter poroso de las placas, las cuales disponían probablemente de un abundante riego sanguíneo, en su situación alternante a derecha e izquierda de la línea central (lo que hace pensar en aletas de refrigeración), en su mayor tamaño en las zonas más voluminosas del cuerpo y en la constricción cerca de su base, en donde se hallan próximas a la fuente térmica y serían ineficaces como radiadores de calor.

En teoría, el análisis de ingeniería puede ser cuantitativo o cualitativo, y proporcionar así una prueba más rigurosa de la hipótesis adaptativa. Egbert G. Leigh, Jr., del Smithsonian Tropical Research Institute, planteó la cuestión de la forma ideal de una esponja en el supuesto de que la eficacia alimentaria fuera el problema a resolver. El alimento de la es-

ponja está en suspensión en el agua; el organismo se alimenta haciendo pasar agua a lo largo de su epidermis celular. Una vez procesada el agua por la esponja, debería expulsarse tan lejos del organismo como fuera posible, a fin de que la nueva agua ingerida sea rica en partículas alimenticias. Mediante la aplicación de principios hidrodinámicos sencillos, Leigh pudo demostrar que la forma real de las esponjas es eficiente en grado máximo. Desde luego, las esponjas difieren entre sí en algunos detalles morfológicos por lo que sería necesario un ajuste más fino del argumento para explicar las diferencias interespecíficas. Además, no se puede estar seguro de que la eficiencia alimentaria sea el único problema a resolver por la forma. Si la forma óptima para alimentarse hubiera sido una con muchas protuberancias y ramas finamente divididas en vez de su configuración compacta típica, se podría haber argumentado que la forma constituía un compromiso entre la adaptación óptima para alimentarse y la mayor resistencia a la depredación por parte de pequeños peces ramoneadores.

Se ha sugerido exactamente el mismo compromiso para entender el comportamiento alimentario de algunas aves. Gordon H. Orians, de la Universidad de

Washington, estudió el comportamiento alimentario de las aves que se alejan volando del nido, recogen alimento y lo traen para su consumo ("lugar central para forrajeo"). Si el ave tuviera que tomar partículas alimenticias indiscriminadamente a medida que las encontrara, el coste energético del ir y volver al nido podría ser mayor que la energía conseguida a partir del alimento. Por otro lado, si el ave eligiera sólo las partículas alimenticias más grandes, podría tener que buscar tanto que, como antes, habría un gasto excesivo de energía. Para cualquier distribución real, en la naturaleza, del tamaño de las partículas alimenticias hay un comportamiento óptimo de recogida para el ave, comportamiento que maximizará su ganancia neta en energía obtenida del alimento. Orians observó que las aves no toman partículas alimenticias al azar, sino que están predispuestas hacia un tamaño de partícula óptimo. Pero tampoco eligen la solución óptima. En opinión de Orians, el comportamiento de recogida del alimento es un compromiso entre la eficiencia energética máxima y el no alejarse demasiado del nido, toda vez que las crías están expuestas a la depredación cuando se quedan solas.

El ejemplo del lugar central para forrajeo ilustra un postulado básico de tales

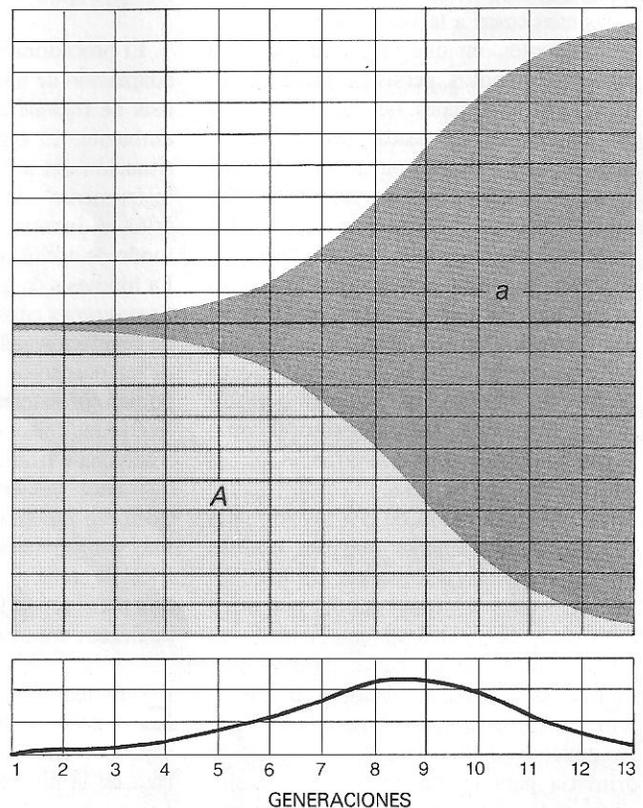
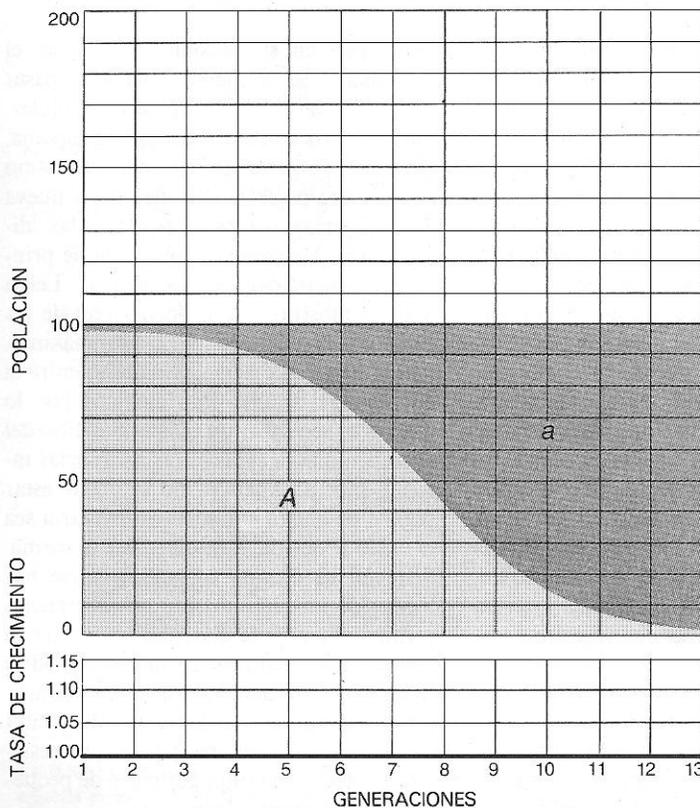
análisis de ingeniería: el de *ceteris paribus* (expresión latina que significa "siendo todas las demás cosas iguales"). Para afirmar en cada caso que una característica es una solución óptima a un problema concreto, debe ser posible observar la característica y el problema aisladamente, siendo todas las demás cosas iguales. Pero si las demás cosas no son iguales, si un cambio en una característica como solución a un problema modifica la relación del organismo con los restantes problemas del ambiente, es imposible llevar a cabo el análisis parte por parte, y quedamos en una posición sin esperanza viendo al organismo en su conjunto como adaptado al ambiente en su conjunto.

El mecanismo mediante el cual se dice que los organismos se adaptan al ambiente es el de la selección natural. La teoría de la evolución por selección natural descansa en tres principios necesarios: individuos distintos dentro de una especie difieren entre sí por su comportamiento, fisiología y morfología (principio de la variabilidad); la variabilidad es de alguna manera heredable, por lo que, como promedio, los descendientes se parecen a sus padres más que a otros individuos (principio de la herencia); variantes distintas dan lugar a diferente número de descendientes,

ya sea de inmediato o en generaciones futuras (principio de la selección natural).

Estos tres principios son necesarios y suficientes para explicar los cambios evolutivos por selección natural. Debe haber variabilidad de donde poder seleccionar; dicha variabilidad debe ser heredable, o por el contrario no habría un cambio progresivo de generación en generación, pues se daría una distribución al azar de la descendencia aun cuando algunos tipos dejaran más descendientes que otros. Pero los tres principios nada dicen sobre la adaptación. En sí mismos únicamente predicen cambios ocasionados por el éxito reproductivo diferencial, sin hacer ningún juicio anticipado sobre la adecuación de los organismos a un nicho ecológico o la solución de los problemas ecológicos.

Darwin introdujo la adaptación en la teoría evolutiva mediante un cuarto principio: Las variaciones que favorecen la supervivencia de un individuo en competencia con otros organismos, y a pesar de la tensión ambiental, tienden a aumentar el éxito reproductivo y, por tanto, tienden a conservarse (principio de la lucha por la existencia). Darwin dejó claro que la lucha por la existencia, que dedujo del trabajo de Thomas Malthus *Un ensayo sobre el principio de la población*, incluye algo más que la competencia real de dos organismos por



DOS MUTACIONES DISTINTAS tienen distintos resultados demográficos en una población de 100 insectos con recursos limitados. En un caso (izquierda), surge una mutación que duplica la fecundidad de sus portadores. El nuevo tipo (a) sustituye al tipo antiguo (A), pero la población total no aumenta: la tasa de crecimiento (abajo) permanece igual a 1,00. En el otro caso (derecha),

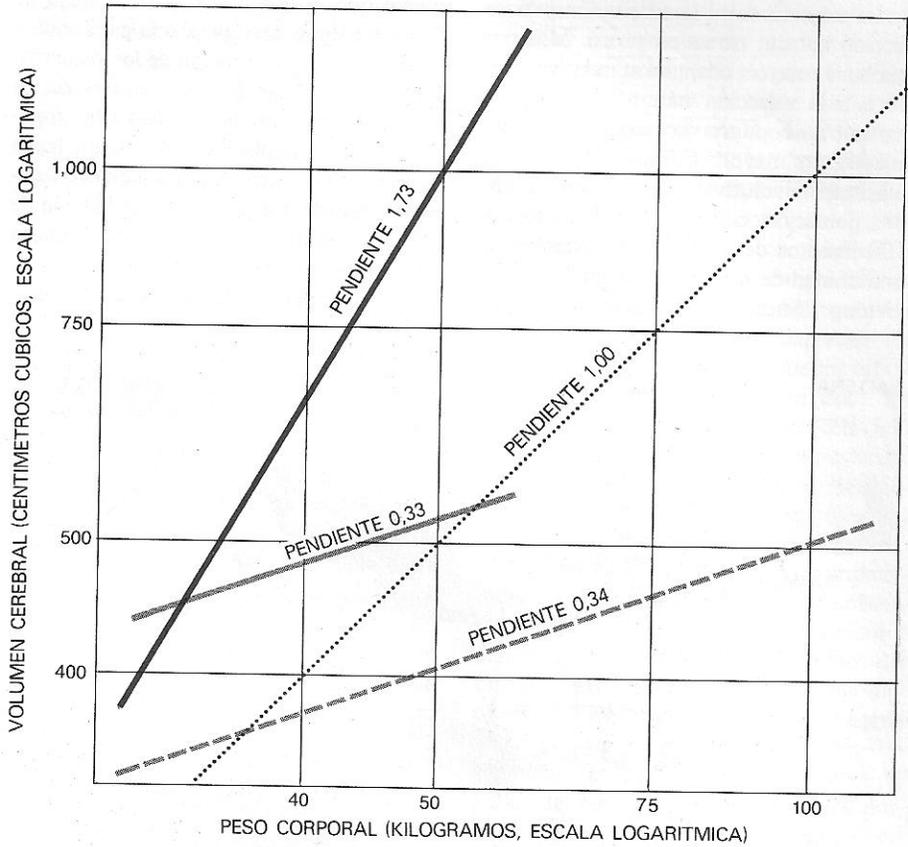
surge una mutación que duplica en sus portadores la eficacia en la utilización de los recursos. En este caso la nueva población crece más rápidamente, pero sólo durante un breve periodo; por último, la tasa de crecimiento disminuye a 1,00 y la población total se estabiliza en 200. El problema a resolver será: ¿Han dado lugar ambas mutaciones a una población que está mejor adaptada?

los mismos escasos recursos. Escribió: "Debo aclarar que utilizo el término "lucha por la existencia" en un sentido amplio y metafórico... Puede decirse ciertamente que dos perros en tiempos de escasez luchan entre sí para obtener alimento y sobrevivir. Y de un vegetal que habita en el límite del desierto se dice que lucha por su existencia contra la sequía".

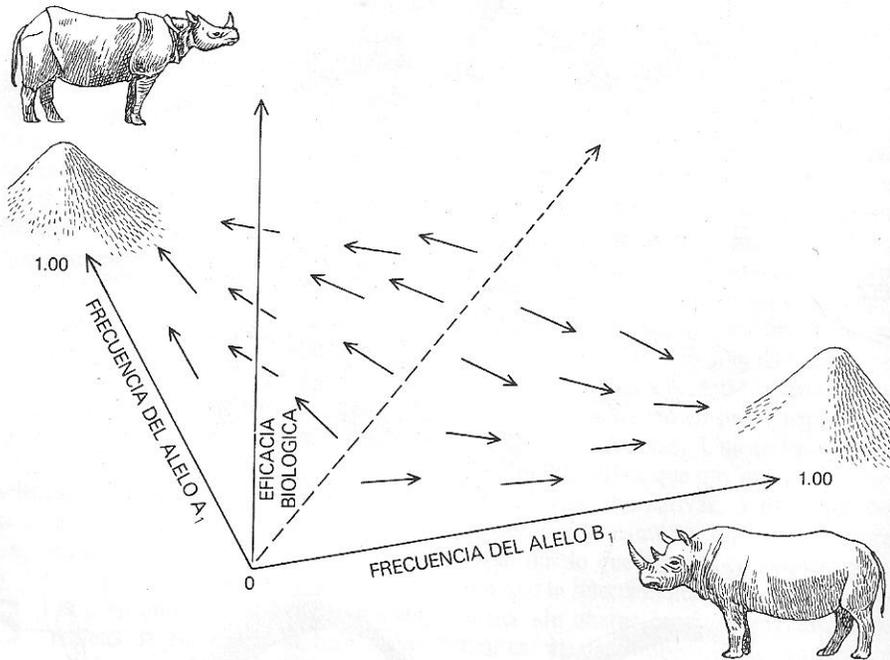
La diversidad, ocasionada por varios mecanismos de reproducción y mutación, ocurre en principio al azar, pero la diversidad que se observa en el mundo real es nodal: los organismos tienen un número finito de rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento, y ocupan un número finito de nichos. La selección natural, actuando bajo la presión de la lucha por la existencia, origina los nodos. Los nodos son "picos adaptativos", y se dice que las especies u otras formas que ocupan un pico están adaptadas.

Más concretamente, la lucha por la existencia ofrece un mecanismo para predecir, entre dos organismos, cuál dejará mayor descendencia. Un análisis de ingeniería puede determinar, de dos formas de cebras, cuál puede correr con mayor celeridad y escapar así más fácilmente de los depredadores; dicha forma dejará más descendientes. Un análisis podría predecir la posible evolución de la locomoción de la cebra, incluso en ausencia de las diferencias reales que hubiera entre los individuos, ya que un ingeniero avisado podría imaginar pequeñas mejoras en el diseño que darían lugar a una cebra más veloz.

Cuando se considera que la adaptación resulta de la selección natural bajo la presión de la lucha por la existencia, se la sobreentiende como una condición relativa, no como una condición absoluta. Aun cuando una especie pueda sobrevivir en gran número, y por consiguiente pueda estar adaptada en un sentido absoluto, cabe la posibilidad de que surja una nueva forma que tenga un ritmo reproductivo mayor con los mismos recursos, y ocasione la extinción de la forma antigua. La idea de adaptación relativa elimina la aparente tautología que se descubre en la teoría de la selección natural. Sin ella, la teoría de la selección natural manifiesta que los individuos más adaptados tienen una mayor descendencia; define luego al más adaptado como aquel individuo que deja más descendientes. Puesto que algunos individuos tendrán siempre más descendientes que otros por desviación al azar, todo sigue igual de obscuro. Un análisis en el que se proponen los problemas de diseño y se entienden los caracteres como soluciones de diseño, elimina esta tautología al predecir por adelantado qué individuos serán los más adaptados.



ALOMETRIA, o tasa de crecimiento diferencial para partes distintas. La alometría es responsable de muchos cambios evolutivos. Aquí se ilustra por esta comparación de la razón del tamaño del cerebro respecto del peso del cuerpo en cierto número de especies de póngidos, o grandes antropoides (línea negra a trazos), del *Australopithecus*, línea de homínidos extinguida (línea negra continua), y de los homínidos que dieron lugar al hombre actual (color). Una pendiente de menos de 1,00 significa que el cerebro ha crecido más lentamente que el cuerpo. Una pendiente superior a 1,00 indica un cambio claro en la evolución del tamaño cerebral.



DOS ESPECIES pueden tomar senderos evolutivos alternativos bajo presiones de selección similares. El rinoceronte indio tiene un cuerno y el africano dos. En ambos casos, los cuernos constituyen una adaptación protectora, pero el número de cuernos no supone necesariamente una diferencia específicamente adaptativa. Se trata de dos picos adaptativos en un campo de frecuencias génicas, o de dos soluciones al mismo problema; alguna variación en las condiciones iniciales originó dos poblaciones de rinocerontes para responder a presiones similares de forma diferente. Para cada uno de los dos genes supuestos hay dos alelos: A_1 y A_2 , B_1 y B_2 . Una población un genotipo A_1B_2 tiene un cuerno, y otra población, cuyo genotipo es A_2B_1 , dos.

La relación entre la adaptación y la selección natural no es recíproca. Mientras que una mayor adaptación relativa conduce a la selección natural, la selección natural no conduce necesariamente a una adaptación mayor. Comparemos dos situaciones evolutivas. Comencemos con una población, con recursos limitados, de 100 insectos del tipo *A*, que necesitan de una unidad de recurso alimentario por individuo. Surge una mutación, en un

nuevo tipo *a*, que dobla la fecundidad de sus portadores, pero no afecta para nada a la eficacia en la utilización de los recursos. Podemos calcular lo que sucede con la composición, tamaño y tasa de crecimiento de la población durante un lapso de tiempo. En una segunda situación comencemos de nuevo con una población de 100 individuos del tipo *A*, pero ahora surge una mutación *a* diferente, que no afecta a la fecundidad de sus portadores,

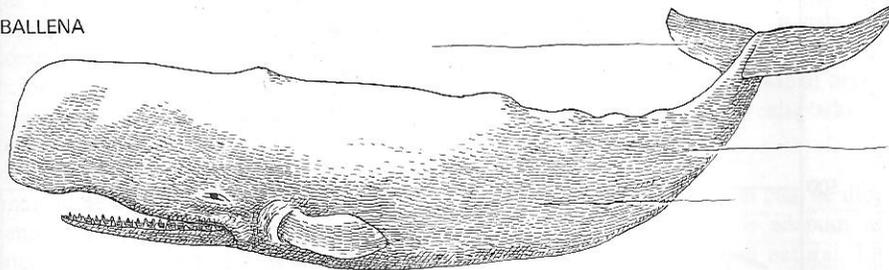
pero dobla su eficacia en la utilización de los recursos. De nuevo podemos estimar la evolución de la población.

En ambos casos el nuevo tipo *a* sustituye al antiguo *A*. En el caso de la primera mutación, sólo cambia la fecundidad; el tamaño de la población adulta y la tasa de crecimiento son los mismos a lo largo del proceso; el único efecto es que se producen el doble de estadios inmaduros para morir antes de la edad adulta. Por otro lado, en el segundo caso la población llega a duplicar el número de adultos y de individuos inmaduros, pero no su fecundidad. En el curso de su evolución la segunda población tiene una tasa de crecimiento mayor que la unidad durante cierto tiempo, pero finalmente alcanza un tamaño constante y deja de crecer.

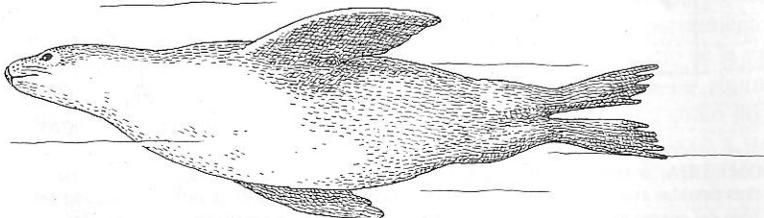
¿En cuál población de estas dos se encontrarían los individuos mejor adaptados respecto de los individuos de la población anterior? Aquellos con una fecundidad mayor estarían mejor dotados contra accidentes tales como un súbito cambio de la temperatura, pues tendrían una mayor probabilidad de que algunos de sus huevos sobrevivieran. Por otro lado su descendencia sería más susceptible a enfermedades epidémicas de las formas inmaduras y a los depredadores que se concentraran sobre las formas inmaduras más numerosas. Los individuos de la segunda población estarían mejor adaptados a una disminución temporal de los recursos, pero también serían más susceptibles a los depredadores o a las epidemias que atacan a los adultos con una intensidad que es razón dependiente de la densidad. Por tanto, resulta de todo punto imposible predecir si un cambio introducido por selección natural aumentará o disminuirá la adaptación en general. Ni podremos sostener que la población como un todo se encuentre en mejor situación en un caso que en el otro. Ninguna población continúa creciendo o está necesariamente menos sujeta a la extinción, ya que el número mayor de estadios inmaduros o adultos presenta el mismo riesgo para la población en conjunto que para familias individuales.

Por desgracia, la idea de adaptación relativa necesita también la suposición *ceteris paribus*; en la práctica, pues, tampoco será fácil predecir qué forma de las dos dejará más descendencia. Una cebrá que tenga los huesos de las patas más largos que la capaciten para correr más de prisa que otras cebras dejará más descendientes sólo en las tres hipótesis siguientes: que la huida de los depredadores constituya el problema a resolver, que una velocidad ligeramente mayor disminuya la probabilidad de ser capturado y que los huesos más largos de las patas no obstaculicen otros procesos fisiológicos limitantes. Los leo-

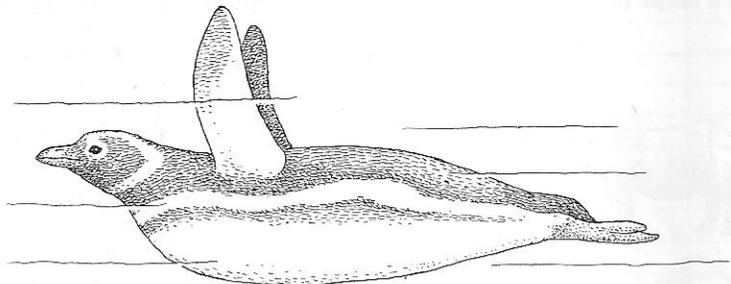
BALLENA



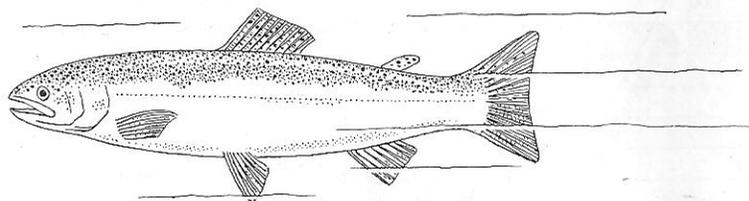
FOCA



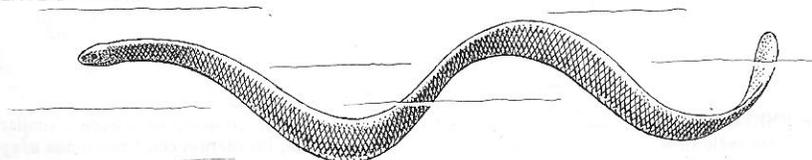
PINGUINO



PEZ



SERPIENTE DE AGUA



LA REALIDAD DE LA ADAPTACION se demuestra por el hecho indiscutible de que grupos de animales no emparentados responden a presiones selectivas similares con adaptaciones similares. El desplazamiento en el agua requiere un tipo concreto de estructura. Y así la ballenas y las focas tienen aletas pectorales y posteriores (de cola), los pingüinos alas, los peces aletas y las serpientes, una sección transversal aplanada.

nes pueden apresar principalmente cebras viejas o enfermas que, en cualquier caso, morirían pronto, pero no está claro si es la velocidad lo que limita la capacidad de los leones para capturar cebras. Una mayor velocidad puede costar a la cebra algo de su eficacia alimentaria; si es limitante el alimento, y no la depredación, podría darse lugar a una desventaja selectiva clara al resolver inadecuadamente el problema. Finalmente, un hueso más largo podría romperse con mayor facilidad, o podría necesitar mayores recursos para el desarrollo y mayor energía metabólica para producirlo y mantenerlo, o podría cambiar la eficacia de la contracción de los músculos correspondientes. En la práctica el análisis de la adaptación relativa es una partida difícil, a menos que se domine en profundidad el ciclo biológico de un organismo.

No todos los cambios evolutivos se pueden comprender en términos de adaptación. En primer lugar, algunos cambios ocurrirán directamente por selección natural, pero no serán adaptativos; tal ocurre con los cambios en la fecundidad y en la eficiencia para alimentarse, antes citados en un ejemplo hipotético.

En segundo lugar, muchos cambios se dan indirectamente como consecuencia de alometría, o crecimiento diferencial. La tasa de crecimiento difiere en las distintas partes de un organismo, por cuyo motivo los elementos componentes de los grandes organismos no tienen todos la misma proporción. Dicha alometría es intra e interespecífica. Entre distintas especies de primates, el cerebro aumenta de tamaño más lentamente que el cuerpo; los antropoides pequeños tienen un cerebro proporcionalmente mayor que los grandes antropoides. Por ser constante para todos los antropoides el crecimiento diferencial, se hace innecesario buscar una razón adaptativa para que los gorilas tengan un cerebro relativamente menor que los chimpancés, por ejemplo.

En tercer lugar, existe el fenómeno de la pleiotropía. Los cambios en un gen tienen muchos efectos diferentes en la fisiología y el desarrollo de un organismo. La selección natural puede actuar en el sentido de aumentar la frecuencia del gen debido a que uno de los efectos, pleiotrópico o no, está siendo simplemente arrastrado. Por ejemplo, un enzima que ayude a desintoxicar sustancias venenosas convirtiéndolas en pigmentos insolubles se seleccionará por sus propiedades desintoxicantes. Como consecuencia cambiará el color del organismo, pero no será necesaria ni correcta ninguna explicación adaptativa que involucre al color.

En cuarto lugar, pueden resultar adaptativos muchos cambios evolutivos, sin

obligación de que lo sean las diferencias entre especies respecto del carácter; las diferencias pueden constituir meras soluciones alternativas del mismo problema. La genética de poblaciones predice que si más de un gen influye en un carácter, puede haber a menudo varios equilibrios, alternativos y estables, de la composición genética incluso cuando se mantenga la misma fuerza de selección natural. Cuál de estos picos adaptativos, en el espacio de la composición genética, habrá de alcanzar una población, depende por completo de sucesos aleatorios en los comienzos del proceso selectivo. (Encontramos una analogía exacta en el juego del billar americano. El agujero por donde caerá la bola, bajo las fuerzas constantes de la gravitación, dependerá de pequeñas variaciones en las condiciones iniciales cuando la bola entró en juego.) Así, el rinoceronte indio tiene un cuerno y el africano dos. Los cuernos son una adaptación protectora contra los depredadores, pero no es cierto que un cuerno sea específicamente adaptativo en las condiciones de la India como opuesto a los dos cuernos en las sabanas africanas. Comenzando con dos sistemas de desarrollo algo diferentes, las dos especies respondieron a las mismas fuerzas selectivas de manera ligeramente diferente.

Por último, es probable que muchos cambios en la evolución se deban puramente al azar. En la actualidad, los especialistas en genética de poblaciones están profundamente divididos acerca de la proporción de acuerdo con la cual la evolución de los enzimas y de otras moléculas obedece a la selección natural y la proporción que corresponde a la acumulación aleatoria de mutaciones. Se ha demostrado que es muy difícil obtener pruebas de cambios en los enzimas provocados por selección, por no hablar de pruebas de cambios adaptativos; el grueso de las pruebas que hoy se aducen corroboran que gran parte de las sustituciones de aminoácidos en la evolución resultó de la fijación al azar de mutaciones en poblaciones pequeñas. Tales fijaciones aleatorias pueden de hecho acelerarse por selección natural si el gen no seleccionado está ligado genéticamente a otro que sí está afectado por la selección. En ese caso, el gen no seleccionado pasará a dar en altas frecuencias dentro de la población como si fuera un "autoestopista".

Si el programa adaptacionista está tan repleto de escollos y si hay tantas explicaciones alternativas del cambio evolutivo, ¿por qué los biólogos no abandonan de una vez ese programa? Hay dos razones que obligan. Por un lado, aun cuando la afirmación de una adaptación universal resulta difícil de probar debido a que suposiciones simplificadoras y expli-

caciones ingeniosas pueden casi siempre terminar en explicaciones adaptativas "ad hoc", al menos en principio algunas de las suposiciones pueden probarse en varios casos. Una forma menos rígida de explicación evolutiva que explique algún porcentaje de los casos por adaptación y deje el resto a la alometría, pleiotropía, fijación de genes al azar, ligamiento y selección indirecta, sería totalmente imposible de demostrar. Dejaría libre al biólogo para proseguir con el programa adaptacionista en los casos fáciles, en tanto que los difíciles irían al cajón de sastre del azar. En cierto sentido, pues, el biólogo está forzado al programa adaptacionista estricto, porque las alternativas, aunque indudablemente operativas en muchas ocasiones, no pueden comprobarse en casos concretos.

Por otro lado, abandonar completamente la noción de adaptación para observar simplemente los cambios históricos y describir sus mecanismos en términos del diferente éxito reproductivo de tipos distintos, sin explicación fundamental, sería como arrojar un bebé a una bañera. La adaptación es un fenómeno real. No es un accidente que los peces, las focas, los pingüinos y las ballenas tengan aletas, e incluso que las serpientes acuáticas estén aplanadas lateralmente. El problema de la locomoción en un ambiente acuático es un problema real que han resuelto aproximadamente del mismo modo muchas líneas evolutivas no emparentadas. Por consiguiente se pueden elaborar argumentos adaptativos a propósito de los apéndices natatorios. Lo cual significa, a su vez, que en la naturaleza la ascunción *ceteris paribus* debe ser factible.

Y únicamente puede serlo si tanto la selección entre las condiciones del carácter como la eficacia reproductiva poseen dos peculiaridades: continuidad e independencia casi total. La continuidad significa que pequeños cambios en una característica deben dar lugar sólo a pequeños cambios en relaciones ecológicas; un cambio muy pequeño en la forma de una aleta no puede originar cambios notables en el reconocimiento sexual, o convertir de pronto al organismo en presa atractiva de nuevos depredadores. Una independencia casi total significa que hay una gran variedad de vías alternativas, a través de las cuales puede cambiar una característica dada, por lo que algunas de ellas permitirán que la selección actúe sobre la característica sin alterar otras del organismo en una estrategia compensadora; las relaciones pleiotrópicas y alométricas deben de ser cambiables. La continuidad y la independencia casi total son las peculiaridades fundamentales del proceso evolutivo. Sin ellas, los organismos, tal como los conocemos, no podrían existir, pues la evolución adaptativa hubiera sido inimaginable.