
ADAPTABILIDAD Y FUNCIONALIDAD: UNA TEORÍA ACERCA DE LAS FUNCIONES BIOLÓGICAS

ANDRÉS L. JAUME

ABSTRACT. This paper connects the biological function concept with adaptations in order to clarify the former. In this way, it is proposed that adaptations—defined in present and non-historical terms—are functional. Hence, the term function is equivalent to the concept of adaptation.

KEY WORDS. Natural selection, design, biological function, adaptation.

1. INTRODUCCIÓN

El debate contemporáneo en torno al concepto de función está polarizado en torno a dos grandes familias. Bien se entiende que la funcionalidad de un rasgo es una cuestión histórica en la que ese rasgo resulta funcional porque en el pasado ha habido un proceso selectivo que lo ha mantenido en el organismo en virtud de sus contribuciones a éste (Wright 1973). O bien una cuestión sistémica, en la que la perspectiva histórica no es esencial, entendiéndose así que la funcionalidad radica en la contribución causal actual de una parte del sistema al conjunto del mismo (Cummins 1975). La primera postura suele denominarse ‘perspectiva histórico-etiológica’, mientras que la segunda aparece habitualmente clasificada como ‘sistémica’. El debate iniciado en la década de los setenta se ha prolongado hasta la actualidad y hoy, lejos de ser una cuestión resuelta, es un tema que ha generado una considerable bibliografía ¹. Sin embargo, autores como Sober (1993) sostienen que este es un debate espurio, que bien puede resolverse en el ámbito de la discusión en torno al concepto de adaptación. Es así en tanto que decir de un determinado rasgo es funcional no es sino afirmar que es adaptativo y, además, las propuestas seguidas por los partidarios de la escuela histórico-etiológica no hacen sino equiparar los procesos que dan lugar a funciones con los procesos de los que resultan adaptaciones. En este artículo defiendiendo que esta estrategia es básicamente

Departamento de Filosofía, Universidad de las Islas Baleares, Palma de Mallorca, Islas Baleares, España. / andres.jaume@uib.es

correcta, si bien me aparto de las tesis de Sober en definir las adaptaciones desde un punto de vista únicamente historicista y propongo considerarlas al margen de su historia filogenética, teniendo en cuenta únicamente la eficacia biológica con la que dotan al organismo portador. De este modo, considero que el debate a propósito del concepto de función biológica es redundante, y propongo resituarlo en el terreno de la discusión contemporánea sobre el concepto de adaptación.

2. LOS CONCEPTOS DE ADAPTACIÓN BIOLÓGICA

El concepto de adaptación, junto con los conceptos de selección natural o eficacia biológica, es uno de los conceptos centrales de la biología evolutiva. El concepto de adaptación biológica dista mucho de ser unívoco. Desde un punto de vista bastante intuitivo puede decirse que un rasgo constituye una adaptación en la medida en que aparentemente parece estar diseñado para un determinado fin. Así “adaptación”, ateniéndonos a su etimología, resulta de “ad” y “aptus”, apto para un determinado fin o propósito. De este modo, decimos que las uñas de un gato son adecuadas para cazar ratones o que el hecho de que las diferentes orquídeas tengan un fidelísimo parecido con las gónadas de algunos insectos es una adaptación y tiene por objeto o función facilitar la polinización de esas plantas. Si analizamos la morfología de los picos de las aves veremos que las formas varían desde un pico muy generalizado propio de un eurífago, como el del cuervo común *Corvus corax*, hasta formas más precisas, como el de una estenófaga como el jilguero *Carduelis carduelis*, cuyo pico está adaptado para recoger y partir pequeñas semillas. Otras aves acuáticas, como las pertenecientes al orden de las pelecaniformes son ictiófagas y tienen el pico adaptado para pescar. Las definiciones más generales nos dicen que una adaptación es algo que resulta útil ², y se apresuran a relacionar el concepto de adaptación con otros conceptos como función, diseño o eficacia biológica, conceptos con los que es obvio que el concepto está relacionado de alguna manera. Así pues, estas definiciones son poco rigurosas y recogen más bien el uso cotidiano, informal y, en última instancia, hacen referencia a la utilidad de un rasgo presente en el organismo.

Igualmente, encontramos adaptaciones conductuales, o etológicas, como la exposición sobre superficies calientes de animales exotermos como la iguana terrestre *Iguana iguana*, o las danzas nupciales de aves como el macho de pavo real *Pavo cristatus*. En fisiología también es lícito hablar de adaptaciones. Un ejemplo clásico es el fenómeno de la homeostasis: el mantenimiento de unas constantes fisiológicas poco variables en el medio interno de los diferentes organismos. Existen diferentes mecanismos que, como la regulación de los niveles de azúcar en sangre, la captación de oxígeno, la eliminación de dióxido de carbono, la regulación de la tempe-

ratura corporal o el mantenimiento de un determinado equilibrio hídrico contribuyen a la homeostasis. Este último caso bien puede ilustrar ejemplos de adaptaciones fisiológicas.

Sabemos que los diferentes animales contienen aproximadamente un 70 por ciento de agua repartido entre el contenido intracelular ($2/3$) y el líquido intersticial ($1/3$) que tiene un papel esencial en la regulación del medio químico del animal. En los animales acuáticos la composición del líquido intersticial puede ser isotónica, hipertónica o hipotónica respecto del medio que habitan. Es probable que los primeros organismos tuvieran una composición isotónica respecto de su medio de forma que el agua no tendía ni a ingresar ni egresar del organismo por efecto de la ósmosis. No obstante en un medio hipotónico, como el agua dulce, los organismos necesitan de mecanismos excretores que les ayuden a deshacerse del agua baja en solutos que ingresa en su cuerpo por medio de la ósmosis. Los organismos poseen diferentes mecanismos que contribuyen a tal fin, como las vacuolas contráctiles de *Paramecium* o los riñones de los peces de agua dulce, cuya orina sabemos que es muy diluida o hipotónica respecto de los líquidos internos, es decir, claramente tiene la función de eliminar el exceso de agua y mantener el equilibrio de sales y minerales en el organismo del pez. En peces marinos ocurre lo contrario, ya que sus líquidos corporales están menos concentrados que el medio en el que habitan, perdiendo agua a través de las branquias y la orina, y mantiene el equilibrio hídrico ingresando agua salada en su organismo que conlleva un aumento de iones de Na y Cl, potencialmente perjudicial, que es eliminado por la presencia de células especializadas en la excreción de sales situadas en las branquias. Estas células especializadas tienen la función de eliminar el exceso de iones de Na y Cl, y su presencia en el organismo constituye una respuesta adaptativa al medio.

También usamos el mismo término tanto para referirnos a un proceso como a un resultado³: el proceso de adaptación o una adaptación en curso y el hecho de que un rasgo determinado haya culminado el citado proceso. Tampoco parece ser el mismo uso aquel que pueda hacer un biólogo evolutivo o un fisiólogo. Así, no es lo mismo decir de un organismo particular que está adaptado al esfuerzo físico en virtud de su entrenamiento deportivo previo, o referirnos a cualquier fenómeno fisiológico en términos de adaptabilidad, como sucede cuando estudiamos el tejido muscular y señalamos los cambios producidos por una estimulación repetida o la respuesta de acomodación del cristalino ante los estímulos visuales, que señalar que el mecanismo piloerector es una adaptación para mantener la homeostasis en los mamíferos o mencionar la forma del pico de los pinzones como adaptaciones al medio. En este sentido, puede resultar útil distinguir entre adaptaciones ontogenéticas y adaptaciones evolutivas. Sólo estas últimas van a ser abordadas en el presente artículo.

En biología evolutiva, “adaptación” puede definirse de varias maneras. Autores como Gould y Vrba (1982), Gans (1988) o Mayr (1988) señalan la ambigüedad existente en el uso científico del término. La mayoría coincide en señalar que el término adaptación bien se emplea en un sentido eminentemente histórico o, por el contrario, exclusivamente presentista y centrado en la contribución en términos de eficacia que confiere un determinado rasgo al organismo portador.

Entre las definiciones clásicas en términos históricos podemos encontrar la de Williams (1966), quien señala que:

Evolutionary adaptation is a special and onerous concept that should not be used unnecessarily, and an effect should not be called a function unless it is clearly produced by design and not by chance. When recognized, adaptation should be attributed to no higher a level of organization than is demanded by the evidence. Natural selection is the only acceptable explanation for the genesis and maintenance of adaptation (Williams 1966: v).

Este autor establece una relación unívoca entre funciones y adaptaciones; un rasgo del que decimos que es una adaptación (y no meramente un rasgo adaptativo) es un rasgo funcional. En cuanto al origen de las adaptaciones, Williams señala el proceso de selección natural, lo que implica admitir sin lugar a dudas que sólo las adaptaciones son resultado del proceso de selección natural⁴. Así, un rasgo puede ser adaptativo pero sólo será una adaptación si es resultado de un proceso de selección natural. En este punto Williams (1966: 25) es categórico: “*Natural selection would produce or maintain adaptation as a matter of definition*”.

La idea que Williams tiene del concepto de adaptación es claramente histórica⁵. No es que sólo la selección natural produzca adaptaciones, sino que, además, en tanto que proceso que se desarrolla en el tiempo, sólo cuando ha habido un lapso de tiempo suficientemente largo en el cual ha ocurrido la selección del rasgo en cuestión, podemos hablar de adaptaciones. La noción de adaptación es así un concepto histórico que debe diferenciarse de aquellos rasgos que, si bien son útiles en el desempeño de alguna función actual que aumenta la eficacia del organismo, no constituyen genuinas adaptaciones. En esto consiste la onerosidad del concepto que Williams reclama.

Williams intenta dar respuesta a las dificultades que se presentan para determinar si un determinado rasgo es adaptativo o es una adaptación. Sin embargo, las relaciones entre la historia evolutiva del rasgo que consideramos como adaptación y la eficacia o utilidad actual del mismo, no es un problema que solucione Williams, quien claramente se decanta por mantener la interpretación historicista del concepto de adaptación. El problema principal consiste en articular adecuadamente las relaciones que

pueden establecerse entre ambas dimensiones temporales, el pasado, sugerido por el concepto de diseño, y el presente, exigido por la referencia ineludible a la eficacia o aptitud del rasgo en cuestión. La línea historicista seguida por Williams es la misma a la que posteriormente se ceñirá Sober (1984: 208), quien define las adaptaciones en los siguientes términos:

A is an adaptation for task T in population P, if and only if A became prevalent in P because there was selection for A, where the selective advantage of A was due to the fact that A helped perform task T.

La definición de Sober claramente está inspirada en la de Williams, pues al igual que éste no duda en asumir que una adaptación es el resultado de un proceso de selección natural. Sin embargo, Williams no asume la conversa de la proposición anterior, es decir, no dudará en negar que la prevalencia de un rasgo sea debida sólo porque haya habido selección para ese mismo rasgo y, en consecuencia, pueda contar como adaptación. De otra manera, la existencia de un proceso selectivo no garantiza suficientemente el surgimiento y mantenimiento de adaptaciones, y debemos distinguir las verdaderas adaptaciones de las meras degeneraciones y para tal fin no es suficiente apoyarse en un proceso selectivo, sino sólo necesario. De hecho, Williams argumenta la insuficiencia de la selección natural en el surgimiento de adaptaciones a partir de un análisis muy crítico sobre los experimentos de Waddington ⁶ en *Drosophila melanogaster*. Para que algo cuente como adaptación para Williams no debe únicamente ocurrir que sea el resultado de un proceso de selección natural, sino que además debe concurrir que el rasgo en cuestión constituya una respuesta adaptativa y no un mero resultado. Y para que algo constituya una respuesta adaptativa deben estar presentes los mecanismos sensoriales que posibilitarían al organismo percibir la situación ambiental y disponer los mecanismos efectores que nos capacitan a subvertirla. En última instancia, lo anteriormente dicho depende del diseño del organismo como resultado del desarrollo de un programa determinado de información genética bajo un supuesto 'principio de economía' de la información genética que Williams postula al inicio de su libro.

Las ideas de Williams son discutibles desde diversos puntos de vista. Para Sober hay suficiente evidencia empírica para no admitir ese supuesto principio de economía genética como pueda ser la existencia de DNA basura, dato que invalida automáticamente el referido postulado. En definitiva, la definición de Sober sí admite la conversa de la propuesta de Williams. Las diferencias que este último añade son suficientemente relevantes y suponen un claro avance respecto de los planteamientos de Williams. En primer lugar, obsérvese que Sober no formula su definición en términos de condiciones necesarias, sino de condiciones necesarias y

globalmente suficientes, con lo que obviamente gana en precisión lógica. En segundo lugar, no se apoya en un concepto desnudo de selección, sino que lo matiza en términos de *selección para* como proceso distinto del de *selección de*. No sólo si hay selección acontecen, en consecuencia, adaptaciones, sino que también ocurre que un rasgo prevalece porque ha habido *selección para* ese mismo rasgo y así cuenta como adaptación. La historicidad de la definición de Sober no puede ser puesta en duda, incluso manifiestamente refiere a ella:

Adaptation is a historical concept. To call a characteristic an adaptation is to say something about its origin. It is for this reason that adaptations stand in contrast to fortuitous benefits (Sober 1984: 199).

Decir de algo que es una adaptación implica para Sober señalar algo sobre su origen y sobre su prevalencia a través de los mecanismos selectivos. Aun así, no todos están dispuestos a aceptar tales constricciones históricas. La definición del concepto de adaptación en términos historicistas afirma que un rasgo contará como una adaptación si ha habido un proceso de *selección para* ese mismo rasgo en algún momento de la historia evolutiva del mismo. Este mismo rasgo ha sido seleccionado porque resultó adaptativo o funcional en, al menos, un momento determinado. No obstante, de ahí no se sigue que el rasgo ejecute la función para la que fue seleccionado y que eso lo convierta en adaptación. La interpretación historicista del concepto de adaptación es incompleta: puede haber sucedido así, pero también puede suceder que el rasgo considerado como adaptación sea al día de hoy afuncional o que un rasgo para el que no haya habido selección alguna resulte en el presente adaptativo. Enfatizar el rol actual del rasgo considerado como adaptación tiene problemas similares; un rasgo puede resultar adaptativo y no haber sido el resultado de un proceso selectivo. La definición de Sober, si bien ha gozado de relativa aceptación entre el reducido núcleo de los filósofos de la biología, no ha levantado ninguna pasión entre los biólogos que parecen más inclinados a decantarse por interpretaciones del concepto de adaptación en términos de eficiencia actual del rasgo.

Las razones que pueden esgrimirse en una crítica a las definiciones historicistas de la adaptación son varias, desde (a) la negativa a abandonar el concepto de diseño, pese a la utilización sistemática de este concepto como recurso argumentativo por parte de los creacionistas; (b) la insistencia en que el concepto de adaptación va ligado al de eficacia y, en consecuencia, debe dar razón de la eficacia o adaptabilidad del organismo en el momento actual al margen de cualquier consideración histórica; hasta (c) las dificultades metodológicas y epistemológicas con las que podemos encontrarnos al tratar de reconstruir la historia evolutiva de un determi-

nado rasgo o de una especie. Una narrativa histórica, que es lo único que puede proporcionarnos dicha reconstrucción, no atribuye causalidad alguna de manera inequívoca, sino que señala tan solo un posible curso de los acontecimientos. Además, no siempre estamos en disposición de reconstruir la historia filogenética de un rasgo, en cualquier caso estas reconstrucciones son tentativas.

Respecto de la primera de las objeciones, es patente que hay biólogos que prefieren entender las adaptaciones como rasgos que han sido modelados o modificados por la selección natural y no únicamente rasgos cuya frecuencia ha progresado a causa del proceso selectivo. En este sentido, la idea de diseño juega un papel muy importante, que quedaba reducido a su mínima expresión en la definición de Sober. Biólogos como Gould y Lewontin (1979) o Gould y Vrba (1982) no sólo han empleado sin prejuicio alguno el concepto de diseño en su caracterización de la adaptación, sino que además subordinan la existencia de aquellas a las constricciones impuestas por el desarrollo morfológico del organismo. Para éstos, la selección natural es una fuerza de diseño.

En cuanto al segundo aspecto, las razones para defender un concepto de adaptación en términos no históricos son igualmente poderosas. Algunos, como Bock y Von Wahlert (1965) o Bock (1980), señalan que una adaptación es cualquier rasgo que incrementa la aptitud de su portador, al margen de las consideraciones que pudieran hacerse a propósito de la historia evolutiva de los distintos rasgos. Definen ese concepto de la siguiente manera:

Evolutionary adaptation, the process, is defined as any evolutionary change which reduces the amount of energy required to maintain successfully a synergy, or the niche as the case may be, toward the minimum possible amount (Bock y Von Wahlert 1965:287).

Obsérvese que (1) los autores sitúan en primer plano la relación actualmente existente entre el rasgo y el medio; (2) el balance energético que ésta supone y que indica el grado de adaptabilidad o en qué medida es eficiente, y (3) la nula referencia explícita a cualquier consideración histórica. Respecto a este último punto no niegan en ningún momento el papel causal que tenga el proceso selectivo como no podía ser, por otra parte, de otra manera, sólo que este papel es irrelevante en la definición de adaptación, pues es obvio que algún tipo de selección se ha producido para que el rasgo esté donde está y desempeñe la función que desempeña.

Bock y Von Wahlert no sólo se ciñen a la tendencia general entre los biólogos de considerar como relevante el incremento de la aptitud, sino que, además, incorpora el elemento de duda metodológica que supone

trazar la historia evolutiva y que he señalado en el tercer lugar en la clasificación de las dificultades que afectan a las definiciones historicistas.

Mayr (1988) sigue en gran medida los pasos de Bock y Von Wahlert en la definición del concepto de adaptación. Así, al tiempo que considera que una adaptación es un resultado del proceso de selección natural que opera sobre el fenotipo de los individuos, define también el concepto en términos del incremento de la eficiencia fisiológica y ecológica en la mayoría o en el promedio de los individuos que componen una determinada población gracias a la presencia de uno o más rasgos que resultan más útiles en la lucha por la supervivencia. La definición de Mayr obvia, por los mismos motivos anteriormente citados, las referencias históricas en su definición.

Más recientemente, autores como Reeve y Sherman (1993) insisten en acentuar la contribución de un rasgo a la eficacia del organismo al margen de cualquier consideración histórica⁷. Su definición se centra, pues, en el concepto de eficacia y no en el de *selección para* como proponía Sober. Así, una adaptación es la variante fenotípica más eficaz de entre todas las presentes en una determinada población. La definición hace referencia al proceso de selección; no en vano está generalizada la idea de que lo que realmente se selecciona es el genotipo⁸, pero, a diferencia de las definiciones historicistas, Reeve y Sherman no hacen referencia alguna a la historia pasada del rasgo. Los partidarios de las definiciones no historicistas estarían dispuestos a admitir que incluso cuando hay *selección de* un rasgo podemos hablar de adaptaciones sin necesidad de que haya explícitamente un proceso de *selección para*, bien porque no acaezca, bien porque resulte metodológicamente imposible establecer la historia evolutiva del ítem en cuestión⁹. Sin embargo se les puede responder diciendo que confunden las adaptaciones con la adaptabilidad. Así, que algo sea una adaptación implica que es resultado de la selección natural, mientras que un rasgo puede ser adaptativo sin ser necesariamente una adaptación. Del mismo modo, puede haber adaptaciones que no resulten adaptativas, tal como sucede con el apéndice humano, pues las adaptaciones pueden seguir contribuyendo o no a la eficacia biológica de los organismos que las poseen.

Pese a las amenazas adaptacionistas de la anterior solución que distinguía adaptación de adaptabilidad, es obvio que ésta deja las cosas aparentemente claras: sólo las adaptaciones son resultado de la selección natural. Al distinguir entre rasgos adaptativos y adaptaciones se está procediendo a una mayor claridad conceptual en el ámbito teórico, aunque en el ámbito práctico esta claridad fácilmente se pierde, pues como ya he señalado no siempre es posible reconstruir la historia filogenética y dirimir si un rasgo es el producto de un proceso selectivo o no. Al igual que sucede en la teoría de las funciones, la polémica entre las dos interpretaciones del concepto de adaptación muestra que la historia evolutiva puede o no importar y las

razones para que sea tenida o no en cuenta son suficientemente poderosas en ambos casos.

Por último, no habría que olvidar la relación existente entre el concepto de adaptación y el de eficacia biológica ¹⁰. Al igual que sucede con el primero, la definición de este último no es menos problemática. Así, en la medida en que el concepto de adaptación se relaciona con el de función, también en este último tiene algo que decir el debate sobre la eficacia, si bien de manera más tangencial a diferencia de lo que ocurre entre adaptaciones y funciones.

En suma, en el debate en torno al concepto de adaptación puede verse que la dimensión temporal es esencial. Para algunos, el concepto de adaptación es un concepto eminentemente histórico, mientras que para otros la historia no importa tanto como la eficacia del rasgo en cuestión que hace que éste sea o no adaptativo.

3. ADAPTACIONES, RASGOS ADAPTATIVOS Y FUNCIONES. UNA PROPUESTA UNIFICADORA DEL CONCEPTO DE FUNCIÓN

Como se señaló al principio, el concepto de función en biología ha generado una importante literatura especializada desde los años setenta del pasado siglo. En su análisis se distinguen claramente dos grupos; aquellos encabezados por Wright (1973) que tratan de definir las funciones apelando al trasfondo histórico causal de las mismas (i.e., Millikan, Neander, Godfrey-Smith ¹¹) y aquellos que en la línea de Cummins (1976) proceden por medio de un análisis sistémico que conceptualiza las funciones como contribuciones causales de un ítem al sistema que lo alberga. Hay que destacar también los denominados intentos de instanciación y la teoría propensional de Bigelow y Pargetter (1987). Las teorías de la instanciación o teorías mixtas (Griffiths, Buller, Walsh ¹²) tratan de ver el primer grupo de teoría como un caso particular dentro del conjunto más amplio de la teoría sistémica. La teoría propensional de Bigelow y Pargetter considera que la funcionalidad radica en la propensión de determinados rasgos a incrementar la eficacia biológica de su portador. La funcionalidad así no depende de consideraciones históricas, sino propensionales y en estrecha conexión con el concepto de eficacia.

Dentro de las teorías histórico-etiológicas es fácil equiparar las funciones con las adaptaciones si se definen estas últimas históricamente, pues la funcionalidad de un rasgo se deriva de su historia filogenética en términos de éxito reproductivo. Es decir, el rasgo *t* está presente en el organismo *O* porque hubo una *selección para t* en un momento dado porque *t* resultaba eficaz para *O*. Esa historia es la que garantiza la funcionalidad del rasgo y la que explica la presencia actual del mismo en *O*. De igual forma, permite distinguir entre los efectos accidentales de *t* de sus efectos propios, es decir,

evita el conflicto normativo en la adscripción de funcionalidad. Modificaciones posteriores como la de Godfrey-Smith (1994), que circunscribe la funcionalidad a la historia reciente del ítem permiten salvar la dificultad del lapso temporal o, lo que es lo mismo, evitar la atribución de funciones a rasgos que en la actualidad no desempeñan función alguna, como el apéndice humano, o cuya función se ha visto alterada, como sucede con la vejiga natatoria de los osteictios. Sin embargo, los análisis del concepto de función en términos histórico-etiológicos no dan cuenta de la funcionalidad de rasgos para los que no ha habido una selección como sucede por ejemplo con (i) los casos de deriva genética, (ii) los rasgos que no se han enfrentado a la competición actual desde sus distintas alternativas a través de la historia evolutiva, es decir, rasgos para los que no hay variabilidad y que, no obstante, cumplen alguna función, y (iii) los rasgos funcionales complejos ¹³.

La funcionalidad de los tipos de rasgos anteriormente citados se explica mejor recurriendo a un análisis sistémico en términos de capacidades y disposiciones, tal como sugiere Cummins (1975) y muchos de sus seguidores como Schlosser (1998), McLaughlin (2001), Davies (2001) o Christensen y Bickhard (2002) que en términos de historias de *selección para* como afirman autores como Wright, Millikan, Neander o Godfrey-Smith.

No obstante las atribuciones derivadas de los análisis propuestos por los autores anteriores partidarios del análisis sistémico corren, a juicio de los defensores de la escuela histórico-etiológica, el riesgo de no ser normativos, es decir, de no adscribir genuinas funciones quedándose en una mera consideración de los efectos actuales del ítem. Estas mismas propuestas contemporáneas han tratado de evitar el problema de la normatividad, bien señalando su carácter espurio (Davies 2002), bien justificando una normatividad sistémica desde presupuestos distintos de los defendidos por los partidarios de la teoría histórico-etiológica ¹⁴.

En mi opinión, el debate en torno a la funcionalidad de los rasgos biológicos es redundante y puede ser dirimido en gran medida en el ámbito de la noción de adaptación biológica. La idea de relacionar las funciones con las adaptaciones no es original; Sober (1993) es de los pocos autores que abordan explícitamente la relación de las adaptaciones con las funciones abogando por su identificación. Sober sostiene que el concepto de función no es un concepto propiamente teórico; en el mejor de los casos, se usa para hablar acerca de teorías, pero no pertenece estrictamente a ninguna ¹⁵. No puede decirse lo mismo del concepto de adaptación. Según Sober, en la medida en que el concepto de función se asimila al de adaptación, tal como él lo ha definido, tenemos una certeza acerca de qué se está hablando cuando se emplea dicho término ¹⁶. Aun así, pese a las clarificaciones de Sober, algunos teóricos de las funciones, como los partidarios de las teorías de la instanciación y en especial Buller (1998), o los

seguidores de la línea de Cummins, insisten en no identificar los ítems funcionales o adaptaciones con procesos selectivos históricos y con toda probabilidad no van equivocados. Es obvio, como ya se ha señalado en la sección precedente, que el concepto de adaptación no es menos polémico y, como ha podido verse, existen diversas definiciones posibles acerca de qué sea una adaptación. Con todo, el concepto teóricamente mejor definido es el de Sober. Los partidarios de las teorías presentistas como Reeve y Sherman (1993), tienen razón al señalar las dificultades que en la práctica entraña distinguir genuinas adaptaciones, en sentido histórico, de rasgos adaptativos; y su elección de vincular el concepto de adaptación a la eficacia del organismo al margen de cualquier consideración histórica se justifica en la práctica real de los biólogos, pero conceptualmente puede considerarse una salida excesivamente práctica.

En lo que sigue voy a mostrar cómo el debate no es tan importante como parece. Ni definir las adaptaciones en términos históricos resulta problemático ni centrarse en su eficacia actual como criterio es óbice para dejar de lado la historia. Es más, el concepto de función biológica se ve enormemente enriquecido por estos dos puntos de vista acerca de la adaptación, y en mi opinión puede ayudar a aclararlo. En lo que sigue voy a equiparar el concepto de funcionalidad al de adaptabilidad. Así convendré en que sea cual sea la etiología de los rasgos que son funcionales o adaptativos, éstos resultan en efecto funcionales o adaptativos si promueven la eficacia biológica del organismo en cuestión. De este modo, es posible considerar el siguiente quíntuple esquema para dar razón de la funcionalidad teniendo en cuenta los conceptos de adaptabilidad y adaptación.

1. Adaptaciones en sentido histórico (en términos de historia reciente): funciones originadas a partir de procesos de *selección para*.
2. Rasgos adaptativos resultado de procesos de *selección de*: rasgos funcionales.
3. Rasgos adaptativos considerados al margen de su origen histórico: rasgos funcionales.
4. Exadaptaciones: rasgos con efectos funcionales.
5. Rasgos epifenoménicos: rasgos neutrales presentes en el organismo. No constituyen funcionalidad alguna salvo que promuevan eficacia biológica.

Como puede verse, el anterior esquema cubre prácticamente la totalidad de los procesos que dan lugar a rasgos funcionales y escapa a la problemática de rasgos que genuinamente son considerados adaptaciones a pesar de no ser adaptativos en la actualidad al imponer la restricción de la historia reciente (Godfrey-Smith 1994). También da cuenta de aquellas adaptaciones que siguen teniendo un valor adaptativo pero que divergen de su función primigenia tal como sucede con las exadaptaciones. El

anterior esquema unifica, además, el concepto de función biológica bajo el concepto de adaptabilidad. Mi propuesta rescata la idea de las teorías de las adaptaciones entendidas como rasgos adaptativos sin caer en la confusión entre adaptaciones y rasgos adaptativos, ya que circunscribo la funcionalidad a la adaptabilidad y separo como un caso peculiar las genuinas adaptaciones en términos de historia reciente. Como puede verse, esta propuesta permite distinguir a nivel teórico un trasfondo etiológico distinto para cada caso; sin embargo, el resultado siempre es el mismo, es funcional aquello que resulta adaptativo y que en consecuencia permite incrementar la eficacia del portador. La perspectiva histórica es una perspectiva más que bien puede ser distinguida a nivel teórico, pero cuyos efectos prácticos son idénticos a otras etiologías no resultantes de procesos de *selección para*.

4. EL PROBLEMA NORMATIVO

La principal objeción que puede hacerse contra la propuesta anterior es que no es normativa, y que por lo tanto atribuye indiscriminadamente funcionalidad a los rasgos biológicos, confundiendo los efectos colaterales con los efectos propiamente funcionales, puesto que se mantiene que el único criterio para determinar la funcionalidad de algo es considerar su contribución en términos de eficacia. En mi opinión, tal acusación es espuria, pues no tiene en cuenta dos elementos que considero claves para la normatividad de las funciones (1) el pensamiento poblacional y (2) la normatividad emerge de la interacción con el medio actual y no de trasfondos históricos hipotéticos. La razón es clara, pues ninguna adscripción funcional implica consideraciones históricas; pueden adscribirse funciones sin tener conocimiento acerca de la historia filogenética y esas adscripciones no son menos normativas. W. Harvey adscribió al corazón la función de bombear la sangre sin tener ninguna idea acerca de la evolución; en realidad, no tenía por qué saber nada acerca de la evolución sino que sólo tuvo que reparar en qué hacía el corazón dentro del cuerpo humano. De hecho, en medicina puede distinguirse un corazón funcional de un corazón no funcional; el criterio es la ejecución correcta de la función atribuida por parte del ejemplar. Es obvio que los defensores de la teoría histórico-etiológica no se quedan en la superficie y pretenden ir más allá tratando de localizar algo así como las fuentes de la normatividad. Y no van errados, sólo que, como he señalado, la situación que proponen es una situación ideal, cuya realización práctica es muy difícil, amén de caer en equívocos seleccionistas que no salvan la historia real de muchos fenómenos.

5. CONCLUSIÓN

El debate que mayoritariamente ha preocupado a los biólogos y a algunos filósofos de la biología, acerca de la conveniencia de definir el concepto de adaptación de una u otra manera es en buena medida análogo al debate suscitado principalmente entre filósofos a propósito del concepto de función. A este respecto, este último es redundante, pudiéndose dirimir en el debate previo acerca del concepto de adaptación biológica. Así, coincido con Sober (1993) en querer redirigir el debate al terreno de las adaptaciones y en minimizar, por las mismas razones, la importancia que los filósofos han querido otorgar al concepto de función biológica. Una función no es sino, en la mayoría de los casos, la ejecución o lo que hace una adaptación. Bien se defina este último concepto en términos históricos o en términos de eficiencia, es obvio el paralelismo existente entre las teorías histórico-etiológicas, en el primer caso, y las teorías sistémicas, en el segundo. Para los biólogos resulta claro que un rasgo adaptativo es en gran medida un rasgo funcional, si bien, acorde con algunas propuestas definitorias del concepto de adaptación como la defendida por Sober, podemos encontrarnos con adaptaciones que en la actualidad son afuncionales.

Sin embargo, el anterior problema se diluye tan pronto como abandonamos la perspectiva histórica que Sober defiende. Desde un punto de vista presentista, adaptación y funcionalidad van de la mano, siendo las dos caras de una misma moneda. El rasgo, en definitiva, es una adaptación, y lo es porque produce adaptabilidad al ser funcional. Las adaptaciones son modificaciones que acontecen en los organismos en su desarrollo filogenético y que ejecutan alguna función biológica que contribuye a la capacidad de ser apto del organismo (Amundson 1996: 42). No hay, en consecuencia, funciones al margen de las adaptaciones. Las funciones biológicas son el resultado de las adaptaciones que los diferentes organismos desarrollan como un todo a lo largo de su historia evolutiva.

AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos al profesor José Luis Luján, de la Universidad de las Islas Baleares. Este trabajo se enmarca dentro del proyecto de investigación *Puntos de vista, una investigación filosófica* (FFI2008-01205).

- 1 Cf. Jaume (en prensa).
- 2 Cf. Ayala y Valentine (1983: 163).
- 3 Cf. Sober (1984: 196).
- 4 Obsérvese que Williams (1966) critica la idea de una selección de grupo, de ahí que afirme en el texto citado que *adaptation should be attributed to no higher a level of organization than is demanded by the evidence*. Un nivel superior sería el grupo, a su juicio es una idea difícil de asimilar y propone seguir admitiendo el individuo como unidad de selección, si bien tampoco considera implausible que pueda haber selección de grupo. La idea de que así podía suceder es debida a Wynne-Edwards y tuvo su momento de esplendor hacia la década de 1960. La selección de grupo se refiere a la existencia de poblaciones en competición dentro de una misma especie y se planteó como explicación del origen y proliferación de rasgos como las proporciones aberrantes de individuos de un solo sexo en las que una explicación gradualista centrada en el individuo parecía implausible.
- 5 Williams (1966: 6) sostiene que “*We attribute the origin and perfection of this design to a long period of selection for effectiveness in this particular role.*” La dimensión histórica es patente, sólo podemos decir de un rasgo que es una adaptación si ese rasgo ha sido seleccionado en virtud de la funcionalidad que entraña y de la eficacia con que dota al organismo durante un largo periodo temporal.
- 6 Waddington experimentó los efectos del éter sobre las huevas de *Drosophila*. Para ello sometió a las huevas a una dosis subletal de vapores de éter y observó que mientras muchos de los supervivientes nacían normalmente, otros pocos desarrollaban un bitórax. Estos ejemplares anormales fueron seleccionados como progenitores de la siguiente camada y las huevas que produjeron fueron igualmente sometidas a la misma exposición experimental de vapores de éter observándose resultados análogos. Sin embargo, a partir de una determinada generación la aparición del bitórax es generada sin necesidad de exposición alguna a los vapores de éter. Waddington denomina a este proceso *asimilación genética* y señala que el proceso de selección natural debe ser suplementado por la asimilación genética en el desarrollo de las características fenotípicas. Waddington no es lamarckista, pese a lo que imprudentemente pudiera pensarse acerca de su dispositivo experimental. La idea que quiere poner de manifiesto es que el genotipo es canalizado por las condiciones ambientales, dicho de otra manera, el genotipo asimila las condiciones ambientales y responde en consecuencia con un fenotipo adaptado. Si se desarrolla un bitórax no es de la nada, sino porque existen alelos generadores de bitórax en el genotipo de *Drosophila*. La presencia o no de éter modifica la expresión de estos alelos y, en consecuencia, afecta al incremento de su frecuencia en las poblaciones experimentales de *Drosophila*.
- 7 “*An adaptation is a phenotypic variant that results in the highest fitness among a specified set of variants in a given environment.*” Reeve y Sherman (1993:9).
- 8 Cf. Mayr (2004). Mayr defiende que la selección actúa sobre el organismo y, de manera más concreta, sobre el fenotipo. Mayr incluye en el fenotipo tanto el repertorio conductual de una especie como sus productos. Al admitir que lo que resulta seleccionado es el fenotipo, Mayr está rechazando la idea de que la unidad de selección pueda ser el gen (idea mantenida por el propio Williams) o el grupo (idea en contra de la que argumenta Williams en su libro de 1966). Mayr considera que el gen aislado, sin referencia alguna al medio,

- no es visible para la selección y, por lo tanto, defiende que la unidad de selección es el fenotipo.
- 9 En este aspecto, las similitudes con la teoría de las funciones defendida por D. J. Buller (1998) son claras.
 - 10 Sober (1984) señala que decir de un organismo que está adaptado no es sino decir que es eficaz en cierta medida, “adaptado” es otro nombre de “eficaz”. No en vano decimos también que una población evoluciona por selección natural cuando ésta posee una variación en la eficacia heredable.
 - 11 Cf. Allen, Bekoff y Lauder (eds.) (1998) y también Buller (ed.) (1999).
 - 12 Cf. Allen, Bekoff y Lauder (eds.) (1998) y también Buller (ed.) (1999).
 - 13 Cf. Buller (1998).
 - 14 En particular Schlosser (1998); McLaughlin (2001); o Christensen y Bickhard (2002).
 - 15 “The term ‘function’ is often on the lips of biologist. However, this does not mean that it is a theoretical term in some scientific theory. “Function” is not like “selection coefficient” or “random genetic drift.” It is used to talk *about* theories, but it does not occur ineliminably in any theory” Sober (1993: 86).
 - 16 “Perhaps we should view the concept of adaptation as defined here as the one firm rock in this shifting semantic sea. If function is understood to mean adaptation, then it is clear enough what the concept means. If a scientist or a philosopher uses the concept of function in some other way, we should demand that the concept be clarified. *Function* is a concept that not be taken at face value” Sober (1993: 86).

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, C., Bekoff, M. y Lauder, G. (eds.) (1998), *Nature's Purposes*. Cambridge, Massachusets: M.I.T. Press.
- Amundson, R. (1996), "Historical development of the concept of adaptation", in *Adaptation*, Rose & Lauder (eds.), New York: Academic Press, pp. 11-53.
- Bigelow, J. y Pargetter, R. (1987), "Functions," *Journal of Philosophy* 84: 181-196.
- Bock Y Von Wahlert (1965), "Adapatation and the form-function complex," *Evolution* 19: 269-299.
- Bock, J. (1980), "The definition and recognition of biological adaptation," *American Zoologist* 20: 217-227.
- Buller, D. J. (Ed.) (1999), *Function, Selection and Design*. Albany: State University of New York Press.
- Cummins, R. (1975), "Functional analysis", *Journal of Philosophy* 72: 741-765.
- Curtis y Barnes (2000), *Invitación a la biología*, Madrid, Editorial Médica Panamericana.
- Christensen, W. D. & Bickhard, M. H. (2002), "The process dynamics of normative function," *The Monist* 85 (1): 3-28.
- Davies. P. S. (2001), *Norms of Nature*. Cambridge, Massachusets: M.I.T. Press.
- Ginnobili, S. (2009), "Adaptación y función. El papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural darwiniana", *Ludus Vitalis* 17 (31): 3-24.
- Godfrey-Smith, P. (1994), "A modern history theory of functions," *Noûs* 28: 344-362.
- Gould, S. J. y Lewontin (1979), "The sprandels of San Marco and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme," *Proceedings of the Royal Society of London*, B205: 581-598.
- Gould, S. J. y Vrba, E. (1982), "Exaptation—a mising term in the science of form," *Paleobiology* 8(1): 4-15.
- Lewens (2007), "Adaptation," in Hull y Ruse (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1-21.
- Mayr, E. (1983), "How to carry out the adaptationist program?", *The American Naturalist* 121(3): 324-334.
- Mayr, E. (1988), *Towards a New Philosophy of Biology*. Cambridge, Massachusets: Harvard University Press.
- Mclaughlin, P. (2001), *What Functions Explain. Functional Explanation and Self-reproducing Systems*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Reeve y Sherman (1993), "Adaptation and the goals of evolutionary research," *Quarterly Review of Biology* 68: 1-32.
- Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sober, E. (1996), *Filosofía de la biología*. Madrid: Alianza Ed.
- West-Eberhard, M. J. (1998), "Adaptation: current usages," in Hull, D. L. y Ruse, M. (eds.), *The Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press. pp.8-14.
- Williams, G. C. (1996 (1966)), *Adaptation and Natural Selection*. Princenton, New Jersey: Princenton University Press.