

---

DOS MANERAS DE ENTENDER  
LA ADAPTACIÓN Y SU SIGNIFICADO  
EN LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO:  
DEFINICIONES HISTÓRICAS  
Y DE UTILIDAD ACTUAL

ÁLVARO MORENO MARÍN

---

ABSTRACT. TWO WAYS TO UNDERSTAND ADAPTATION AND WHAT IT MEANS TO BEHAVIORAL ECOLOGY: HISTORICAL DEFINITIONS AND ITS CURRENT USES.

Behavioral Ecology (BE) emerged as a reformulation of the principles of Sociobiology, preserving its fundamental interest in revealing the adaptive character of behavior. However, BE focuses on how the behavior of organisms is adapted to the particular characteristics of the environment in which they live, instead of trying to reveal the supposedly universal character of adaptations. Thus, a concept of adaptation from where to evaluate such relationship is required. Delimiting the very notion of adaptation constitutes a problematic task insofar as the consideration of a trait as adaptation can be defended based on the need for natural selection to have operated in the past to preserve the trait, or based on positions that exclude such temporal criterion. This paper analyzes these two ways to understand such concept and the reasons why BE choose a non-historical approach.

KEY WORDS. Adaptation, behavioral ecology, non-historical definitions, current utility definitions, adaptationism.

---

## I. INTRODUCCIÓN

Pocos términos ocupan un lugar tan central en el vocabulario de la biología evolutiva actual como el de *adaptación*. Desde el paradigma evolutivo, los seres vivos son vistos esencialmente como entidades que van modificando a lo largo del tiempo sus rasgos morfológicos y conductuales, normalmente como respuesta a los cambios producidos sobre ciertas características o parámetros de los entornos en los que habitan. Aun así, este papel central no ha evitado que tanto los biólogos como los filósofos de la biología discrepen cuando emplean el término para indicar que un determinado rasgo es una ‘adaptación’.

---

Departamento de Filosofía, Universidad de Málaga, España. / [almoreno@uma.es](mailto:almoreno@uma.es)

La noción de ajuste o correspondencia entre las características de los organismos y su entorno no es exclusiva del enfoque evolutivo darwiniano, pues ya se encuentra en los escritos de zoología de Aristóteles y se recupera en la tradición filosófica medieval en la obra de Tomás de Aquino. Para Aristóteles, los organismos poseen una configuración morfológica y conductual acorde a los propósitos o fines que persiguen por su naturaleza. Las distintas partes del cuerpo de los seres vivos poseen características orientadas a la realización de las funciones que requieren para su crecimiento, supervivencia y reproducción, y lo mismo ocurre con la conducta. Se establece así una relación funcional entre características morfológicas y conductuales, por un lado, y el fin que persigue el organismo, de forma que las primeras sólo pueden ser entendidas con relación a cómo contribuyen a dicho fin. La correspondencia entre las partes del organismo y su finalidad viene a darse de tal manera que las primeras están ajustadas a ésta de manera óptima, ya que «la naturaleza no hace nada en vano, sino siempre lo mejor posible para la esencia de cada especie animal; por ello, si algo es mejor así, así también es conforme a naturaleza» (Aristóteles, 2000, 704b15-19). Las características que posee un órgano sólo pueden ser entendidas entonces si tenemos presente la manera en que las demás partes contribuyen también a la satisfacción de un propósito o fin, en un proceso de ajuste del organismo al completo con las peculiaridades del entorno en que habita.

El pensamiento metafísico medieval y su continuación en la teología del siglo XIX pusieron igualmente el foco en esta estrecha relación entre forma y función, ahora con la intención de aludir a la necesaria existencia de un ser inteligente que hubiese diseñado a los organismos para la consecución de unos determinados fines. El hecho de que los organismos actúen conforme a un propósito y que lo alcancen, no de manera fortuita, sino debido a que su conducta y su morfología están orientadas hacia tal propósito, indicaría la existencia de un diseñador inteligente y previsor. Este diseñador es identificado con Dios, quien dota a los organismos de características conforme al plan divino. Por lo tanto, los organismos están *adaptados* a los fines perseguidos en la medida en que sus componentes y conducta se encuentran previamente ajustados a dichos fines por una inteligencia previsor.

Darwin (1859/1964) se opuso a esta visión preestablecida y fija de los rasgos y defendió que tal ajuste surge como resultado de la lucha constante de los individuos por unos recursos cada vez más limitados y escasos a medida que la población crece por encima de éstos. El aparente ajuste de los organismos a su entorno no se entiende entonces como una relación fija y preestablecida, sino como resultado de un proceso abierto y continuo mediante el cual la selección natural va configurando los rasgos de las es-

pecies para ajustarlos a las características particulares de un determinado entorno.

Debido a ello, no todos los organismos se encuentran siempre adaptados adecuadamente a las demandas del entorno en el que habitan, y esta circunstancia no se constituye en un impedimento sino en la posibilidad de reajuste o adaptación de las poblaciones a los cambios que se producen en él. La variación individual es un elemento necesario para que la selección natural pueda operar, estabilizando o alterando las características morfológicas y conductuales de las poblaciones al preservar los rasgos individuales más ventajosos para la supervivencia y la reproducción. De esta manera, la aparente armonía o ajuste de las especies con su entorno viene a concebirse de una manera muy distinta en los anteriores planteamientos teológicos y en la teoría de la selección natural de Darwin: «para la primera, la adaptación de las formas vivientes a su lugar en la economía natural es testimonio de la divina providencia; para el segundo lo es de la cruel lucha por la existencia» (Caponi, 2000, p. 30).

## II. ADAPTACIÓN: DEFINICIONES HISTÓRICAS Y NO-HISTÓRICAS

Dentro del marco de la teoría evolutiva actual, el término ‘adaptación’ suele utilizarse habitualmente con dos significados distintos (Sober, 1984; Lewens, 2007; van Schaik, 2015). De esta forma, cuando decimos que A es una adaptación, podemos estar indicando dos cosas:

1. Que A es un *proceso*, como cuando hablamos de la adaptación de la especie *H. sapiens* a los climas fríos o a los entornos a mucha altitud.
2. Que A es un *rasgo*. En este sentido nos referimos, por ejemplo, a los efectos fenotípicos de los genes *EGLN1* y *PPARA* como adaptaciones a la vida en entornos a mucha altitud (Simonson, et al., 2010).

Según el primer significado, con el término ‘adaptación’ hacemos referencia a un cierto acomodo o ajuste de una entidad biológica a las condiciones de un entorno por la acción de un mecanismo subyacente bien delimitado: la selección natural. Decimos así que las rapaces del orden de los estrigiformes están adaptadas a la vida nocturna, el gorrión común a la vida urbana o que nuestra especie está adaptada a los climas fríos. Adviértase que al hacer uso de este significado no se hace referencia a la manera en que se lleva a cabo el proceso de adaptación o acomodación (si es de tipo genético, de desarrollo o cultural), sino tan solo a que el organismo, el grupo o la especie en cuestión es capaz de desenvolverse eficazmente ante ciertas características de un entorno. Lo que es importante destacar de este sentido es que al emplear así el término adaptación nos comprometemos a dotar a la selección natural de un papel central en la producción de dicha acomodación. Esta referencia a un proceso la encontramos, por ejemplo,

en la definición propuesta por Stearns (1989, p. 440), que define adaptación como «un cambio en el fenotipo que ocurre en respuesta a una señal ambiental específica y que tiene una clara relación funcional con esa señal. La relación debe resultar en una mejora en el crecimiento, la supervivencia o la reproducción». También para Futuyma (2005, p. 545), que la define como «un proceso de cambio genético en una población por el cual, como resultado de la selección natural, el estado promedio de un carácter es mejorado con relación a una función específica, *o por el cual una población parece haberse ajustado a alguna característica de su entorno*» (cursivas añadidas).

No obstante, el término adaptación es utilizado más frecuentemente para referir a un rasgo, característica o atributo de una entidad biológica. Este segundo significado no es contrapuesto al anterior, sino que en cierta medida lo incorpora, pues en él se sigue considerando al rasgo de que se trate, implícita o explícitamente, como resultante de un proceso. Además, al decir que la noción de adaptación refiere exclusivamente a rasgos, no se afirma que necesariamente todo rasgo haya de ser una adaptación. Ésta solamente refiere a un subconjunto de rasgos en los cuales se identifica un componente esencial: que hayan estado, *o estén actualmente*, sujetos a un proceso de selección natural.

Esta última precisión es de suma importancia. Si bien es ampliamente aceptado que se califique de adaptación exclusivamente a aquellos rasgos sujetos a la acción de la selección natural, hay una clara controversia en torno a cómo valorar la dimensión temporal de dicha acción. Hay quienes se posicionan a favor de considerar exclusivamente esta acción en el pasado como factor constitutivo de una verdadera adaptación, frente a otros que únicamente tienen en cuenta su operación en el presente <sup>1</sup>. Así, sin dejar de considerar a la adaptación como un rasgo, se distinguen tradicionalmente dos maneras de definirla (Lewens, 2007) con base en la consideración del momento y las circunstancias en que tenga lugar la acción de la selección natural sobre dicho rasgo. Podemos distinguir entonces entre *definiciones históricas* (cuyo denominador común es la atención a los procesos selectivos que hicieron surgir a un rasgo) y *definiciones no-históricas o de "utilidad actual"* (cuya atención se dirige a la acción de la selección natural en un momento aislado y determinado, generalmente presente, sin tener en cuenta la historia evolutiva del rasgo).

Junto al criterio temporal, se han propuesto otras particularidades de dicha acción como elemento que permita definir a las adaptaciones. Tal es el caso de las definiciones teleonómicas (Ayala, et al., 1974; Wuketis, et al., 2005, p. 82; Williams, 1966), que tienen en cuenta la complejidad que alcanzan ciertos rasgos como indicador de que un proceso de selección natural ha intervenido en su conformación. Según los defensores de este tipo de definiciones, cuando descubrimos características propias de un buen diseño (en el sentido de correspondencia entre forma del rasgo y la tarea

que realiza) en un rasgo complejo, sería muy improbable que éste hubiera surgido por un proceso distinto al de la selección natural. Por ello, dado que la complejidad que exhibe apunta a que la selección natural es la que ha conformado el rasgo, podríamos identificarlo como una adaptación.

Esta manera de entender la adaptación adolece, sin embargo, de una serie de limitaciones que la hacen poco propicia para elaborar una definición del término. Son varias las críticas que se vierten generalmente sobre las definiciones teleonómicas (Reeve, et al., 1993; Fox, et al., 2010), como el hecho de introducir una noción subjetiva a la hora de establecer el criterio de aquello que se considera como evidencia de buen diseño. Igualmente, desde esta perspectiva, los rasgos que no fueran suficientemente complejos no podrían ser reconocidos como adaptaciones aunque la selección natural hubiera participado en su conformación. Por el contrario, aun sin poseer una gran complejidad ni características de un buen diseño, algunos rasgos podrían haber sido igualmente favorecidos por la selección natural (pues ésta trabaja con lo que está disponible, sea complejo o simple), pero tampoco podrían catalogarse como adaptaciones. Tales limitaciones han hecho del principio teleonómico del buen diseño un criterio práctico que puede ser utilizado como heurístico en la búsqueda de adaptaciones, aunque es poco conveniente a la hora de ser empleado de manera teórica.

Debemos dejar claro que hemos colocado aquí a las definiciones teleonómicas como una categoría independiente de las históricas y las no-históricas. Sin embargo, otras las incluyen dentro de las históricas (Reeve et al., 2001), puesto que desde la óptica teleonómica el tiempo necesario para que surja un rasgo complejo y permita realizar una tarea también compleja ha de ser elevado, lo que implicaría que estas definiciones tendrían en cuenta la historia selectiva de los rasgos. Aquí no las incluimos dentro de ninguna de estas categorías, pues debemos tener presente que el elemento diferenciador entre las definiciones históricas y no-históricas no es el que estas últimas excluyan por completo un elemento histórico en la acción de la selección natural sobre los rasgos. Los defensores de las definiciones no-históricas reconocen el hecho de que muchos rasgos surgen como consecuencia de la acción en el tiempo de la selección natural. Si excluyen el criterio de la selección en el pasado es porque consideran que las definiciones de tipo no-histórico son más apropiadas y de mayor interés dentro de un marco evolucionista, por las razones ahora veremos. De igual modo, podría decirse que el criterio temporal se conserva, sólo que centrado exclusivamente en un momento determinado de la acción de la selección natural: el presente. En las definiciones teleonómicas, por el contrario, la importancia recae sobre criterios de tipo estructural o de diseño más que sobre un criterio temporal.

## II.1. DEFINICIONES HISTÓRICAS

Como mencionábamos, algunas definiciones acentúan el componente histórico a la hora de definir la adaptación. Por ejemplo, Gould y Vrba (1982), apuntan a que «debemos designar como *adaptación* cualquier característica que promueva la eficacia biológica y que haya sido construida por la selección para su papel actual» (p. 6, cursivas en el original). Este “y” es especialmente interesante. Para que un rasgo sea considerado como adaptación, no basta con que tenga una incidencia positiva en la eficacia biológica del organismo: el rasgo en cuestión ha de haber sido transformado por la selección natural *para el uso que actualmente tiene*. Esta precisión que hacen Gould y Vrba responde a su propuesta de poner en relieve la existencia de rasgos cuyo uso en la actualidad, aun siendo positiva su contribución a la eficacia biológica del organismo, no ha sido la causa de que originariamente fueran promovidos por la selección natural. En este sentido, muchos de los rasgos beneficiosos que posea un organismo pueden haber estado sujetos a un proceso de selección natural. Pero afirmar solamente esto dejaría sin aclarar las causas por las que un rasgo en cuestión sigue presente en el organismo, ya que una característica que sea actualmente beneficiosa puede deber su existencia a tres procesos distintos (Gould, et al., 1982):

- i. Que la selección natural la haya modelado para su uso actual.
- ii. Que en el pasado haya sido modelada por la selección natural para un uso diferente, pero haya sido reutilizada para su nuevo uso.
- iii. Que su origen no se deba a la acción de la selección natural, pero que posteriormente se le haya dado el uso actual.

Según Gould y Vrba, sólo en el primero de estos casos estaríamos ante una verdadera adaptación. Si tenemos presente la definición que hacen del término, la característica de que se trate habrá de promover la eficacia biológica del organismo *y además* su papel actual deberá ser resultado de la selección natural. En los otros dos casos también nos encontramos con características que son beneficiosas desde el punto de vista de la eficacia biológica, pero su origen que no guarda relación con el uso *actual* de las mismas. Al no ser el resultado de un proceso de selección natural y no contar, por tanto, como auténticas adaptaciones, Gould y Vrba proponen nombrar a las características que, surgidas para otro uso (o ninguno) han sido reutilizadas para un nuevo uso, como *exaptaciones* (íbid).

De esta forma, el hecho de saber que un rasgo es utilizado en la actualidad de una manera que afecta positivamente en la eficacia biológica del organismo es irrelevante para considerarlo una adaptación. No nos aporta nada en cuanto a los procesos selectivos que hicieron surgir al rasgo. Por ello afirma Gould (2002) que:

si muchas características que operan como adaptaciones bajo regímenes actuales de selección natural fueron exaptadas desde características ancestrales con orígenes no-adaptativos —y no fueron construidas como adaptaciones directas para sus usos actuales, o exaptadas desde características ancestrales con orígenes adaptativos para funciones diferentes— no podemos explicar todas las rutas de cambio evolutivo bajo una mecánica funcionalista de la teoría de selección natural. [...] muchos rasgos importantes (y actualmente adaptativos) se originaron por razones no-adaptativas que no pueden ser en absoluto atribuidas a la acción directa de la selección natural y, además, no pueden ser inferidas desde la utilidad exaptiva del rasgo en las especies vivientes (pp. 1247-1248).

Encontramos aquí uno de los principales motivos aducidos para la defensa de definiciones históricas, a saber, que una definición que no tenga en cuenta los procesos que dieron lugar a la aparición de los rasgos queda irremisiblemente incompleta. La adaptación, desde esta postura, sólo puede entenderse empleando un criterio histórico: el rasgo fue conservado *porque* fue ventajoso en un pasado remoto o cercano. Habrá de existir por ello una relación causal entre la ventaja proporcionada y su conservación en el pasado y, así, el hecho de que sea ventajoso en la actualidad no indicaría nada acerca de esta relación causal.

En esta línea apuntan igualmente Harvey, et al. (1991), citado en Reeve, et al. (1993), al indicar que «para que un carácter sea considerado como una adaptación, debe ser un carácter derivado que evolucionó en respuesta a un agente selectivo específico» (p. 13). Aun así, la definición de tipo histórico más conocida es la proporcionada por Sober (1984): «A es una adaptación para la tarea T en una población P sí y sólo sí A se hizo prevalente en P porque hubo selección para A, donde la ventaja selectiva de A fue debida al hecho de que A ayudó a llevar a cabo la tarea T» (p. 208). En definitiva, lo que la definición de Sober indica es que un rasgo o característica es una adaptación si dicho rasgo o característica tuvo en el pasado una contribución positiva en la realización de una tarea desempeñada por una entidad biológica, lo que provocó que fuese conservado y difundido por un proceso de selección natural. Adviértase que empleamos para explicar la propuesta de Sober los términos “conservado” y “difundido”, pero no “construido”, “modelado”, “transformado” u otras formas que indiquen que la selección natural *configuró* al rasgo (recordemos la definición de Gould y Vrba (1982) expuesta más arriba, cuando requerían «*que haya sido construida por la selección para su papel actual*»). Sober, en cambio, utiliza un lenguaje que no le compromete con una noción configuradora de la selección natural. Especifica que el rasgo “se hizo prevalente” (*became prevalent*) porque hubo “selección para A” (*selection for A*). Como consecuencia, lo característico de un rasgo, en tanto que adaptación, es el hecho de que la selección lo difundiera y lo hiciera preponderante en la población P, sin ser

necesario, de acuerdo con su definición, que la selección fuese la *causa* de su configuración.

Esto trae consecuencias problemáticas. Por un lado, si un rasgo se ha difundido por medio de un proceso no selectivo (por ejemplo, debido a la deriva genética), pero posteriormente se ha mantenido por un proceso de selección natural (al contribuir positivamente a la tarea T), este rasgo no podría ser considerado como una adaptación, ya que su difusión no fue consecuencia de la selección natural (Lewens, 2007). No obstante, en este caso su conservación sí que lo fue, al contribuir positivamente a realizar una tarea T, por lo que resultaría extraño no considerarlo como una adaptación. Por contra, al incidir en que la acción de la selección natural deba haberse realizado en el pasado, sí debe considerarse como adaptaciones a los rasgos que hoy en día sean desventajosos, aunque hayan sido difundidos en el pasado por un proceso de selección natural.

Otro de los problemas de la definición de Sober es que, según ésta, lo que nos asegura que un rasgo sea una adaptación es la constatación de que su manera de realizar una tarea fue la que produjo que fuese seleccionado. Empero, esto reduce el conjunto de los rasgos considerados como adaptaciones a sólo aquellos de los que tuviéramos una suficiente cantidad de información sobre las condiciones en las que se difundieron, de tal manera que pudiéramos estar seguros de que su difusión se debió a la acción de la selección natural y no a otros procesos.

Desafortunadamente, no suele disponerse de una información tan completa para la gran mayoría de los rasgos, por lo que tan solo podrían calificarse de adaptación más que a unos pocos (Endler, 1986). Las definiciones de tipo histórico son, por tanto, muy exigentes a la hora de calificar a un rasgo como adaptación, y esta dificultad práctica ha provocado que hayan sido mejor recibidas en el ámbito de la filosofía de la biología, que en la propia biología (Amundson, 1996).

## II.2. DEFINICIONES NO-HISTÓRICAS O DE UTILIDAD ACTUAL

Un segundo grupo de definiciones es aquél que excluye el criterio de la acción de la selección natural en el pasado sobre el rasgo en cuestión. En ellas no se alude a la historia de selección, sino a la utilidad que un rasgo le confiere al organismo como factor que lo constituye en adaptación, con independencia de si la selección natural es la responsable de su aparición, o lo es cualquier otro proceso. Como antes mencionábamos, los partidarios de este tipo de definiciones no niegan que la acción de la selección natural en el pasado sea la responsable de la existencia de muchos rasgos actuales. Con todo, consideran problemático calificarlos como adaptaciones si tomamos ese criterio.

Un primer motivo es, como hemos apuntado, la dificultad de relacionar esta acción pasada con la presencia actual del rasgo. Puesto que las

definiciones históricas ponen el foco en la necesidad de conocer la historia selectiva para entender por qué el rasgo está presente en la actualidad, son muy exigentes a la hora de considerarlo como una adaptación. Además, según sus críticos, estas definiciones consideran a los rasgos como entidades aisladas, con una historia evolutiva propia, lo cual da lugar a una visión distorsionada sobre cómo actúa la selección natural. De este modo, al hablar de la historia selectiva de un rasgo deberíamos tener en cuenta que su preservación y difusión no siempre se deben a la manera en que realiza aisladamente una tarea (Tattersal, 1999). El rasgo siempre está presente en compañía de otros, por lo que las ventajas que se derivan de su presencia siempre habría que considerarlas con respecto al conjunto de rasgos del organismo al completo.

Las ‘adaptaciones’ definidas de esta manera no pueden ser entidades independientes, cada cual con una historia evolutiva propia que es libre de perseguir a voluntad. Porque cada ‘adaptación’ está insertada en un organismo individual o taxón, cada uno de los cuales incorpora cientos, si no miles de atributos que podemos identificar como adaptados. [...] tendemos a pensar sobre la selección natural como un proceso de ajuste en cualquiera de los sistemas funcionales que se nos venga a la mente. Pero una breve reflexión nos muestra que esto no es posible. La selección natural sólo puede votar a favor o en contra del éxito del organismo al completo, no de sus componentes individuales (ibíd., pp. 115-116).

Las definiciones de tipo no-histórico tratan de evitar estos problemas definiendo la adaptación sin hacer referencia a su historia de selección. Reeve y Sherman la definen como «una variante fenotípica que resulta en una mayor eficacia biológica de entre un conjunto de variantes especificado en un entorno dado» (1993, p. 9). Como consecuencia, para reconocer una adaptación debemos especificar previamente un conjunto de fenotipos alternativos, que se compararán entre sí con respecto a la eficacia biológica que proporcionan. Aquel fenotipo que resulte en un mayor beneficio será considerado como una adaptación.

Esta definición se encuentra con una dificultad obvia: especificar el conjunto de fenotipos a comparar. Reeve y Sherman nos dicen que el conjunto «no necesita estar restringido a las variantes existentes en la naturaleza» (ibíd., p. 10). Nos remiten a un conjunto de todos los fenotipos posibles bajo el único requisito de que sean «plausibles de haber surgido durante el tiempo evolutivo del linaje» (2001, p. 3). Para determinar si un fenotipo puede ser considerado como una adaptación debemos especificar el conjunto de fenotipos que podrían haber surgido y comprobar si el existente es el que reporta un mayor beneficio en términos de eficacia biológica. Al definir así a las adaptaciones, por fuerza hemos de denegar tal denomina-

ción a todas las variantes que no resulten en el mayor beneficio, y sólo una podrá ser considerada como tal.

Ahora bien, esto conlleva a una consecuencia problemática. Cuando en una población se encuentran rasgos que son variables, bajo esta definición de adaptación habríamos de concluir que en dicha población sólo habría unos pocos individuos que estuvieran adaptados. Ello hace de la adaptación un concepto relativo, en la medida en que a un fenotipo únicamente se le puede denominar como tal *con relación* a las alternativas que se hayan especificado previamente (Reeve, et al., 1993). Sólo podemos decir que un rasgo es una adaptación comparándolo con otros rasgos o variantes fenotípicas que podrían haber surgido en su lugar.

De esta forma, el que consideremos a un rasgo como adaptación no guarda relación alguna con los procesos que dieron lugar a que fuese ese rasgo en concreto el que se materializase, sino con los motivos por los que se mantiene en el presente. No se hace referencia ni a qué se debe su presencia ni a cómo surgió, pues lo importante no es la tarea que desempeñó en el pasado, sino la utilidad *actual* del fenotipo, siempre entendida con relación a la utilidad de otros fenotipos que suponen una alternativa plausible <sup>2</sup>.

### III. EL CARÁCTER ADAPTATIVO DE LOS RASGOS PARA LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

#### III.1. LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

Durante la segunda mitad del siglo XX fue publicada una serie de trabajos que comenzaban a aplicar los principios y herramientas procedentes de la síntesis evolutiva moderna para explicar el carácter adaptativo del comportamiento humano y animal. La obras de Wilson (1975) y Alexander (1974), entre otros, impulsaron el estudio evolutivo del comportamiento humano desde una óptica similar a la empleada en el estudio del comportamiento animal y abrieron un nuevo campo que aspiraba a complementar, y en última instancia superar, los planteamientos de las ciencias sociales. Estos primeros esfuerzos, englobados dentro del programa de investigación de la sociobiología, concebían los rasgos de comportamiento como adaptaciones firmemente dirigidas a incrementar la eficacia biológica de los organismos, generalmente universales, para los miembros de una misma especie. Para apoyar estas afirmaciones se valieron de herramientas estadísticas y matemáticas procedentes de la genética de poblaciones, de las que concluyeron predicciones a menudo demasiado generales, y siempre desde el supuesto de una correspondencia estrecha entre genotipo y comportamiento <sup>3</sup>. Ello hizo a la sociobiología un campo muy controvertido y atacado desde posiciones tanto políticas como científicas y filosóficas (Kitcher, 1985).

Pronto comenzaron a surgir planteamientos alternativos, que dejaban de lado la búsqueda de los componentes universales para centrarse en explicar la variabilidad de los comportamientos y su relación con las características del entorno en el que los organismos se desenvuelven. Surgió así, como reformulación de los principios sociobiológicos (Laland, et al., 2002), el campo de la *ecología del comportamiento* (en adelante EC).

A diferencia de la sociobiología, esta disciplina presta una mayor atención a las condiciones específicas del contexto social y ecológico de los organismos, e intenta esclarecer cómo se vincula la variabilidad de los comportamientos con los beneficios que éstos reportan en su contexto particular, en términos de contribución a la eficacia biológica. Desde la óptica de la EC, la variabilidad conductual de una población es entendida como la manifestación de estrategias diferentes que los organismos ponen en marcha en su intento por responder adaptativamente a las características particulares del entorno ecológico y social. Empleando la teoría de juegos y modelos de optimización, la EC ha tratado de desarrollar y testar diversas hipótesis sobre cómo varían estas estrategias de maximización de la eficacia biológica, al investigar los factores que dan lugar a que un determinado comportamiento sea seleccionado frente a otros posibles, lo cual incluye la multitud de estrategias reproductivas, de supervivencia, de comportamiento social o de obtención de los recursos presentes en la naturaleza que afectan la eficacia biológica de los organismos.

Es conveniente destacar un aspecto metodológico clave para entender el enfoque particular de la EC. En su intento por esclarecer el carácter adaptativo de la conducta se aleja de los planteamientos sociobiológicos y de otros programas de investigación rivales, como la psicología evolucionista, en la medida en que rechaza entrar en consideraciones acerca de los mecanismos que intervienen en la producción del comportamiento. Si bien estas dos disciplinas apuestan por una correspondencia fuerte entre el comportamiento y los mecanismos genéticos subyacentes, la EC parte sólo del supuesto de que los organismos se comportan tratando de maximizar su eficacia biológica, y el mecanismo por el que se produzca tal comportamiento resultará irrelevante. Esta elección, o apuesta (Grafen, 1984), no significa que cualquier mecanismo interviniente en la producción del comportamiento ha de tener un efecto similar y deba ser por ello obviado, sino que es estratégica, en la medida en que centra el análisis del comportamiento exclusivamente en los *resultados* sobre la eficacia biológica, al entender que dicha contribución es suficiente para considerar adaptativo a un determinado comportamiento. La EC se muestra por tanto agnóstica con respecto al papel causal de los genes, del aprendizaje o de los procesos de desarrollo en la producción del comportamiento adaptativo, y reduce su estudio al efecto que tal comportamiento tiene en términos evolutivos.

### III.2. LA NECESIDAD DE UN CONCEPTO OPERATIVO DE ADAPTACIÓN

Vamos a detenernos ahora a analizar cuál es el significado del término adaptación con el que opera la EC desde este planteamiento agnóstico sobre las causas del comportamiento. Hemos mencionado que la EC estudia el comportamiento de los organismos siempre con relación a su contexto natural o social. Si esto así, para entender el comportamiento del organismo debemos especificar y conocer con alta precisión cuáles son los factores ambientales a los que se enfrenta. Esto hace que una noción de adaptación de tipo no-histórico resulte más operativa cuando el objeto de estudio son especies actuales, aunque ello planteé dificultades a la hora de estudiar el comportamiento de especies extintas.

Cuando el entorno a tratar es actual y accesible es posible analizar el grado de influencia de las diversas variables ambientales sobre el comportamiento de los organismos, esto es, pueden precisarse en mayor o menor medida los diferentes componentes ambientales que se pretenden estudiar. Ahora bien, cuando esto mismo se intenta con una especie extinta, dado que los rasgos de comportamiento no fosilizan, nos topamos irremediamente con el problema que los defensores de ambos tipos de definición señalan: la dificultad de extrapolar desde la utilidad del rasgo en la actualidad a la utilidad pasada. En estos casos, puesto que resulta imposible determinar de manera directa el grado de influencia de los factores ambientales sobre los rasgos de comportamiento, los estudios paleontológicos han de tratar de inferir, primero, cuáles son esos rasgos de comportamiento y, segundo, la relación entre ellos y el ambiente. Si bien lo primero plantea serias dificultades (Plavcan, 2013; Ross, et al., 2002), establecer la relación existente entre unos rasgos que han sido determinados de manera aproximada y un entorno remoto (y por lo tanto siempre sujeto a un mínimo grado de incertidumbre) se torna una empresa problemática.

Volvemos de esta manera a colocar a las definiciones históricas de adaptación en una encrucijada. Recordemos que según la definición de Sober (1984, p. 208): «A es una adaptación para la tarea T en una población P sí y sólo sí A se hizo prevalente en P porque hubo selección para A, donde la ventaja selectiva de A fue debida al hecho de que A ayudó a llevar a cabo la tarea T». ¿Cómo podemos entonces determinar que la selección natural fue la responsable de la prevalencia de un rasgo si no poseemos una información fiel y completa del entorno en el que dicho rasgo era utilizado? Como ya observamos, las definiciones históricas de adaptación son muy restrictivas, pues requieren conocer la historia evolutiva del rasgo (cómo surgió) para determinar que éste haya sido producido por la selección natural (excluyendo todos los procesos no selectivos). Puesto que no es posible demostrar en todos los casos que la selección natural fue la responsable de que determinados rasgos quedaran fijados en la población, las definiciones históricas sólo permiten identificar como adaptaciones a

un número muy limitado de ellos. Son, además, igualmente inoperativas con respecto a los rasgos novedosos, pues aquello que consideremos como adaptación ha de ser necesariamente el producto de la acción de la selección natural en un momento *anterior* a la preminencia del rasgo, lo que nos sitúa de nuevo ante las mismas dificultades.

En el caso de las especies actuales es posible cuantificar de manera detallada diferentes variables ecológicas (temperatura, humedad, distribución y accesibilidad de los recursos, diversidad nutricional, orografía, y demás) y sociales (tamaño promedio del grupo, estructura social, número de parejas sexuales, organización de la propiedad, etc.), lo que permite disponer de un marco fiable de datos sobre el que evaluar la incidencia de un rasgo sobre el organismo que lo posee. De esta manera, las definiciones de tipo no-histórico, y más concretamente la que proponen Reeve y Sherman, son asumidas explícita o implícitamente por los investigadores en EC (Fox et al., 2010). Veamos por qué.

### III.3. LA ADOPCIÓN DE UN CONCEPTO NO-HISTÓRICO DE ADAPTACIÓN

Recordemos la definición de adaptación propuesta por Reeve y Sherman como la «variante fenotípica que resulta en una mayor eficacia biológica de entre un conjunto de variantes especificado en un entorno dado» (1993, p. 9). Esta definición contiene tres componentes bien definidos que han de concretarse para catalogar a un rasgo como adaptación (Reeve, et. al., 1993; 2001):

En primer lugar ( $C_1$ ) la operatividad de esta definición requiere del establecimiento previo de un *conjunto fenotípico* o grupo de fenotipos cuya eficacia biológica se va a comparar.

En segundo lugar ( $C_2$ ), una *medida de la eficacia biológica*, que en la práctica será sustituida por una medida intermediaria o *proxy*.

Tercero ( $C_3$ ), el *contexto ambiental*, entendido como entorno biótico y abiótico, en el que se evaluará la eficacia biológica particular de cada fenotipo a comparar.

Este tercer componente, el contexto ambiental, es determinante en la elección de este tipo de definición por la EC. Puesto que en los estudios en EC se pretende estudiar a los organismos en su entorno natural, le es imprescindible disponer de un conocimiento detallado del entorno en el que tienen lugar las conductas a analizar. Precisa de un concepto de adaptación que incorpore un elemento evaluativo que sirva como marco para realizar la comprobación de sus hipótesis, el cual se lo confiere esta referencia directa al entorno. La definición de Reeve y Sherman, una vez determinados los tres elementos citados, permite disponer de un marco muy potente para evaluar el papel de los rasgos desde un punto de vista evolutivo mejor que el que proporcionan las definiciones de tipo histórico.

Otra característica importante de esta definición que la hace especialmente apropiada para la EC es la ausencia de una alusión directa a la idea de *función*. Cuando se comparan los distintos fenotipos posibles ( $C_1$ ), dicha comparación no se realiza con base en la manera en que cada uno de los rasgos alternativos realiza una función específica. La comparación se lleva a cabo únicamente con respecto a la eficacia biológica ( $C_2$ ) que proporciona la posesión o no del rasgo en un determinado contexto ( $C_3$ ), sin tener en cuenta la manera en que éste “encaja” mejor o peor en la realización de una tarea. No es posible, entonces, establecer *de entrada* cuál será el rasgo óptimo, sino una vez se hayan comparado sus resultados con respecto a los beneficios en la eficacia biológica. La razón, según Orzack, et al. (2001), de excluir los aspectos funcionales de los rasgos es que este tipo de definiciones aportan una mayor operatividad al centrarse en los aspectos *cuantificables* de sus consecuencias sobre la eficacia biológica, lo que permite un mejor estudio y comparación de los mismos.

La definición de Reeve y Sherman no exige conocer nada acerca de qué función desempeñan los rasgos o cómo lo hacen, sino sólo si el organismo que lo posee tiene o no una mayor eficacia biológica. En este sentido, el concepto de adaptación es un concepto relativo, en la medida en que un rasgo será considerado o no como adaptación únicamente con relación al conjunto de rasgos alternativos ( $C_1$ ) frente a los que se haya evaluado. No importa la historia evolutiva del rasgo, ni si su origen está en un proceso de selección natural. Cualquier proceso no selectivo puede constituirlo como adaptación. Lo único que cuenta para que sea una adaptación es su utilidad, siempre comparándola con la de los rasgos alternativos.

Como ya hemos apuntado, la utilidad actual de un rasgo no permite establecer su historia evolutiva, es decir, los antecedentes de su existencia. Si bien no puede utilizarse de manera retrospectiva (Gould, et al., 1979), el conocimiento de la utilidad de un rasgo sí puede emplearse de manera prospectiva si partimos de esta noción de tipo no-histórico. Siempre que las condiciones ambientales se mantengan estables, los rasgos que tengan una mayor aportación a la eficacia biológica individual de entre los que están presentes en una población tendrán una mayor probabilidad de persistir. De esta manera, desde el momento en que tienen una mínima incidencia en la eficacia biológica del organismo, estarían sujetos a un proceso de selección natural. Si tenemos en cuenta el carácter prospectivo de esta noción de adaptación, la selección natural interesa sólo en la medida en que interviene justo seleccionando los rasgos que ya están presentes. Así pues, únicamente importa su operación desde el momento presente <sup>4</sup> en adelante.

Otro aspecto aún más importante de esta visión prospectiva de las definiciones no-históricas es que le permite evitar las versiones más fuertes de la crítica adaptacionista, en la medida en que los rasgos que conside-

ran como adaptaciones no han de ser exclusivamente aquellos surgidos por un proceso de selección natural<sup>5</sup>. La crítica al denominado “programa adaptacionista” (Gould, et al., 1979), “ultradarwinismo” (Eldredge, 1995; Rose, 2001; Bowler, 2003) o “panadaptacionismo” (Seegerstrale, 2000; Diéguez, 2012; Ruse, 2001; Gould, 2002), señala el carácter predominante o casi exclusivo de la selección natural como proceso conformador de los rasgos que posean algún tipo de utilidad, en contraste con otros factores de cambio evolutivo (Godfrey-Smith, et al., 2007; Clarke, 2017). De esta manera, refiere a

la casi omnipotencia de la selección natural para forjar el diseño orgánico y confeccionar el mejor de entre los mundos posibles. Este programa considera a la selección natural como tan poderosa, y a las constricciones sobre ella tan pocas, que la producción directa de la adaptación por medio de su operación se convierte en la causa primaria de casi todo comportamiento, función y forma orgánica (Gould, et al., 1979, pp. 584-585).

No entraremos aquí a considerar en mayor detalle las causas y el desarrollo del debate sobre el adaptacionismo en la biología evolutiva, cuestión que por otro lado ya ha sido ampliamente abordada y estudiada (Mayr, 1983; Seegerstrale, 2000; Godfrey-Smith, 2009; Lewens, 2008). Lo importante a señalar de esta crítica es que se dirige a quienes confunden el hecho de que un rasgo proporcione alguna ventaja a su portador con que su presencia se deba a la acción de la selección natural (Godfrey-Smith, et al., 2007). Es necesario puntualizar que la EC queda protegida frente a esta crítica al asumir un concepto de adaptación que no recurre a la historia selectiva del rasgo. Cuando Gould y Lewontin (1979) señalan que la función actual es irrelevante para descubrir adaptaciones, el concepto de adaptación que están empleando es bien distinto al que proponen Reeve y Sherman, pues lo reducen al subconjunto de rasgos que han sufrido un proceso de selección natural. La crítica adaptacionista se dirige a quienes defienden que la utilidad actual de un rasgo sea suficiente para componer una explicación de por qué ese rasgo persiste, basándose en la acción de la selección natural sobre dicha utilidad; frente a esto, las definiciones de tipo no-histórico superan esta dificultad cuando entienden como irrelevante el proceso evolutivo (selectivo o de otro tipo) constituyente del rasgo. Para quienes entienden así las adaptaciones, el que la presencia o las características de éstas se deban a la acción de la selección natural, a la deriva genética, o a alguna restricción particular, es irrelevante, lo que desactiva la crítica adaptacionista. Lo que la EC busca es estudiar la manera en que las distintas variantes fenotípicas afectan a la eficacia biológica, una vez que operan en un entorno concreto, para determinar después cuál de ellas es la que contribuye más positivamente. Es en este punto, y no antes, en el que importa la medida en que la selección natural incide en el rasgo.

El proceso responsable de su origen o persistencia no es de interés a la hora de decidir cuál de los fenotipos posibles es el más adecuado. Todo lo que interesa para determinar esto es conocer la medida en que el rasgo contribuye a la eficacia biológica, es decir, en qué medida el rasgo es *adaptativo* <sup>6</sup>. Un rasgo que proporcione una ventaja al organismo al incidir positivamente en su eficacia biológica, será considerado como adaptativo. Por contra, los que le sean desventajosos serán considerados como maladaptativos. Denominar así los rasgos, en lugar de tratar de catalogarlos como adaptaciones o no, permite esquivar el debate sobre el alcance de la selección natural en su conformación, superando así las dificultades de corroboración del proceso responsable. El concepto de adaptación es, como admiten Sober, et al. (2011) «un concepto que mira hacia el pasado; decir que un rasgo es ahora una adaptación es hacer una afirmación sobre su historia. Ser adaptativo (o ventajoso) es un concepto que mira hacia el futuro; decir que un rasgo es ahora adaptativo, es decir, que promueve la supervivencia y/o el éxito reproductivo» (pp. 462-463).

En esta forma, cuando se etiqueta a la EC como “adaptacionista” (Daly, et al., 1999; Krebs, et al., 1997; Nettle, et al., 2013) ha de tenerse en cuenta que lo es sólo en la medida en que considera como adaptación a cualquier rasgo que sea útil para el organismo, sin comprometerse con su historia evolutiva. Como afirmábamos antes, las nociones de tipo no-histórico no niegan la importancia de la selección natural en la conformación de muchos de los rasgos; lo que proponen es delimitar el estudio de ésta a los rasgos ya presentes, de manera que podamos cuantificar y comprobar sus efectos en la persistencia de aquellos que contribuyen a aumentar la eficacia biológica del organismo. En este sentido, puesto que resalta que todo rasgo contribuyente a la eficacia biológica sufre un proceso de selección, puede catalogarse como “adaptacionista”, pero hemos de tener siempre presente su carácter prospectivo: todo rasgo contribuyente a la eficacia biológica está sujeto a un proceso de selección natural, sea o no ésta la responsable de su presencia. Decir, por tanto, «que un rasgo es una adaptación es hacer una afirmación sobre la causa de su presencia; decir que es adaptativo es hacer una observación sobre sus consecuencias para la supervivencia y la reproducción» (Sober, 1984, p. 211).

#### IV. CONCLUSIONES

Los ejemplos paradigmáticos de las definiciones propuestas por Sober (1984) y Reeve y Sherman (1993) reflejan la importancia que tiene el hecho de atender, o no, a un criterio temporal a la hora de identificar las adaptaciones, con implicaciones que la hacen más o menos adecuadas a las características metodológicas de la disciplina en la que se empleen.

El análisis filosófico juega aquí un papel clave, no sólo al identificar cuáles son las preferencias de quienes investigan dentro de estas disciplinas, sino al dilucidar y justificar el encaje de las nociones empleadas dentro de ellas. Se ha tratado así de señalar la conveniencia del manejo de una noción de tipo no-histórico para el estudio de las adaptaciones por parte de la ecología del comportamiento. En la medida en que ésta estudia los rasgos adaptativos teniendo siempre en cuenta las características del contexto en el que se desenvuelven los organismos, una noción de este tipo le conviene más a sus propósitos. Le resulta más operativa, en primer lugar, debido a que la falta de información suficiente y completa sobre las causas de la formación de un rasgo impide en muchos casos determinar el papel de la selección natural en su conformación, con lo que el número de auténticas adaptaciones quedaría muy reducido. En segundo lugar, y dado que la EC estudia el comportamiento de los organismos siempre dentro de un contexto específico, una noción de tipo no-histórico se ajusta mejor a sus objetivos en la medida en que otorga un papel esencial al análisis de las variables ecológicas que afectan en la elección de un comportamiento u otro.

En tercer lugar, en este tipo de definición suele omitirse toda referencia a la función del rasgo, o la manera en que éste sirve a la realización de una actividad o tarea. Se centra sólo en los aspectos cuantificables de las posibles consecuencias que tiene la presencia o no de los rasgos sobre la eficacia biológica de los organismos, sin entrar en consideraciones de diseño. En cuarto lugar, su carácter prospectivo la hace más conveniente para una disciplina que se centra en la dinámica evolutiva de los rasgos actuales según su grado de incidencia en la eficacia biológica, sin importar su desempeño pasado. Por último, la utilización de este tipo de definiciones, que no limitan las adaptaciones a los rasgos que son producto de la selección natural, evita las versiones más fuertes de la crítica adaptacionista.

- 1 Téngase en cuenta que al hablar del pasado o del presente estas definiciones no hacen referencia necesariamente a *nuestro* pasado o presente, sino al de la entidad biológica en cuestión, independientemente de que ésta exista o no actualmente. Por ejemplo, al hablar de la estatura media de *H. erectus* podemos distinguir entre una descripción de las presiones selectivas pasadas (anteriores a un momento en el tiempo) que dieron lugar a dicho rasgo, frente a otra sobre la acción de la selección natural presente o actual, esto es, *en el momento en que dicho rasgo estaba materializado como presente*. La diferencia con el nuestro radica en que situamos como presente un punto de referencia no con relación a nosotros, sino al de la entidad biológica de que se trate.
- 2 Adviértase aquí cómo la definición de Reeve y Sherman y en general las definiciones de tipo no-histórico coinciden con los argumentos de Gould y Vrba (1982) y Gould y Lewontin (1979) acerca de la invalidez de los argumentos que se basan en la utilidad o el uso actual de los rasgos para inferir su historia de selección.
- 3 En el caso de los humanos, por ejemplo, estos estudios mostraron grandes limitaciones en la medida en que apuntaban a una supuesta universalidad de los rasgos de comportamiento, algo que de entrada contrastaba con la enorme variabilidad conductual observada en las diferentes poblaciones humanas. De igual manera, la excesiva generalidad de los modelos sociobiológicos los hicieron insuficientes para el estudio del comportamiento de otras especies.
- 4 Véase nota 1.
- 5 Una crítica que, por el contrario, sí es aplicable a la psicología evolucionista (Godfrey-Smith, et al., 2007).
- 6 Gould y Vrba (1982) acuñaron el término *aptación* para referir al rasgo que contribuye actualmente a la eficacia biológica, sea cual sea su origen evolutivo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R. D. (1974), "The evolution of social behavior", *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 325–83.
- Amundson, R. (1996), "Historical development of the concept of adaptation". En Rose, M. y Lauder, G. (Eds.), *Adaptation*. Nueva York: Academic Press.
- Aristóteles. (2000), *Partes de los animales. Marcha de los animales. Movimiento de los animales*. Introducción, traducción y notas de Elvira Jiménez Sánchez-Escari-che y Almudena Alonso Miguel. Madrid: Biblioteca Clásica Gredos.
- Ayala, F. J., & Dobzhansky, T. (Eds.), (1974), *Studies in the Philosophy of Biology*. Londres: Macmillan Education UK.
- Bowler, P. J. (2003), *Evolution: The History of an Idea*. University of California Press.
- Caponi, G. (2000), "La regla de Darwin", *Principia* 4(1): 27–77.
- Clarke, E. (2017), "Adaptation, multilevel selection, and organismality: a clash of perspectives". En *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy* (1st ed., pp. 35–48), New York: Routledge.
- Daly, M., & Wilson, M. I. (1999), "Human evolutionary psychology and animal behaviour", *Animal Behaviour*, 57(3): 509–519.
- Darwin, C. (1859/1964), *On the Origin of Species* (Facsimil de la 1ª ed.), Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Diéguez, A. (2012), *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*. Barcelona: Biblioteca Buridán.
- Eldredge, N. (1995), *Reinventing Darwin*. John Wiley & Sons Inc.
- Endler, J. A. (1986), *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
- Fox C. y Westneat D. (2010), "Adaptation". En Westneat D. y Fox C., *Evolutionary Behavioral Ecology*. Nueva York: Oxford University Press.
- Futuyma, D. J. (2005), *Evolution*. Massachusetts: Sinauer Associates Incorporated.
- Godfrey-Smith, P. (2009), *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P., & Wilkins, J. F. (2007), "Adaptationism". En *A Companion to the Philosophy of Biology* (pp. 186–201). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Gould, S. J. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1979), "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme", *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205: 581–598.
- Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982), "Exaptation—a missing term in the science of form", *Paleobiology*, 8(01): 4–15.
- Grafen A. (1984), "Natural selection, kin selection and group selection". En Krebs, J. y Davies, N. (eds.) *Behavioural Ecology*, pp. 62–84. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
- Harvey, P. H., and M. D. Pagel. (1991), *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Kitcher, P. (1985), *Vaulting Ambition: Sociobiology and the Quest for Human Nature*. Cambridge: MIT Press.
- Krebs, J. R. & Davies N. B. (eds.), (1997), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell.
- Laland, K. N., & Brown, G. R. (2002), *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*. New York: Oxford University Press.
- Lewens, T. (2007), "Adaptation". En Hull, D. L., & Ruse, M. (Eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- Lewens, T. (2008), "Seven types of adaptationism", *Biology & Philosophy*, 24(2): 161–182.
- Mayr, E. (1983), "How to carry out the adaptationist program?", *The American Naturalist*, 121(3): 324–334.
- Nettle, D., Gibson, M. A., Lawson, D. W., & Sear, R. (2013), "Human behavioral ecology: current research and future prospects", *Behavioral Ecology*, 24(5): 1031–1040.
- Orzack, S. H., & Sober, E. (Eds.), (2001), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Plavcan, M. (2013), "Reconstructing social behavior from fossil evidence". En *A Companion to Paleoanthropology* (Vol. 16: 226–243). Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Reeve, H. K., & Sherman, P. W. (1993), "Adaptation and the goals of evolutionary research", *The Quarterly Review of Biology*, 68(1): 1–32.
- Reeve, H. K., & Sherman, P. W. (2001), "Adaptations: Meanings". En *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group.
- Rose, S. (2001), *Trayectorias de vida*. Ediciones Granica S.A.
- Ross, C. F., Lockwood, C. A., Fleagle, J. G., & Jungers, W. L. (2002), "Adaptation and behavior in the primate fossil record". En *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil Record*. Boston, MA: Springer US.
- Ruse, M. (2001), *The Evolution Wars*. Rutgers University Press.
- Segerstrale, U. (2000), *Defenders of the Truth: the Battle for Science in the Sociobiology Debate and Beyond*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Simonson, T. S., Yang, Y., Huff, C. D., Yun, H., Qin, G., Witherspoon, D. J., et al. (2010), "Genetic Evidence for High-Altitude Adaptation in Tibet", *Science*, 329(5): 72–75.
- Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*. Cambridge: The M. I. T. Press.
- Sober, E., & Wilson, D. S. (2011), "Adaptation and natural selection revisited", *Journal of Evolutionary Biology*, 24(2): 462–468.
- Stearns, S. C. (1989), "The evolutionary significance of phenotypic plasticity", *BioScience* 39: 436–445.
- Tattersall, I. (1999), The abuse of adaptation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 7(4), 115–116.
- van Schaik, C. P. (2015), *The Primate Origins of Human Nature*. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc.
- Williams, G. C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson, E. O. (1975), *Sociobiology*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wuketits, F. M., & Ayala, F. J. (Eds.) (2005), *Handbook of Evolution*. Weinheim: Wiley-VCH Verlag GmbH.