

Estado actual de la teoría de la evolución

Enrique P. Lessa

Universidad de la República, Montevideo, Uruguay (lessa@fcien.edu.uy)

El propósito de este ensayo es presentar brevemente el estado actual de la teoría de la evolución, en ocasión de la celebración, realizada en el año 2009, del bicentenario del nacimiento de Charles Darwin, así como de los 150 años de su obra fundamental: *El origen de las especies*. Se hará énfasis, por tanto, en los desarrollos y controversias acaecidos en los últimos cincuenta años, procurando evitar detalles técnicos y enfatizando, en su lugar, las principales tendencias y conclusiones, así como algunos asuntos cuya resolución plena está todavía en ciernes. El abordaje de los temas antes mencionados está precedido de una muy breve panorámica de la historia de las ideas evolucionistas desde fines del siglo XVIII. En tan apretada síntesis, la elección de los problemas, y aún más la descripción del estado del campo, resulta de la jerarquización realizada por el autor, con sus sesgos y aún errores. Hechas estas advertencias, confío sin embargo en que el lector encontrará suficientes elementos como para hacerse una idea general del tema. La celebración darwiniana antes mencionada ha generado una muy amplia y rica bibliografía sobre la teoría de la evolución, que, junto con los restantes capítulos de este libro, facilitará la profundización de los problemas aquí abordados.

Antecedentes de la revolución darwiniana

Aunque las raíces del pensamiento evolutivo nos retrotraen a algunos pensadores de la antigua Grecia, la segunda mitad del siglo XVIII fue testigo de un conjunto de especulaciones de carácter transformista (en el sentido general de concebir la posibilidad de cambio dentro o entre especies a lo largo del tiempo), que sin duda contribuyó a generar un campo propicio para el desarrollo del evolucionismo. Debe señalarse, sin embargo, que pocos pensadores de este período pretendieron consolidar una teoría de la evolución en el sentido más pleno de la expresión, capaz de desafiar la visión ampliamente dominante de un mundo biológico estático, resultado directo de la creación divina. El primer científico que se puso al hombro semejante misión fue Jean Baptiste de Lamarck, cuya principal obra evolutiva, la *Filosofía zoológica*, se publicó en 1809, precisamente el año en que nació Darwin.

La visión de la evolución propuesta por Lamarck se caracterizó, en primer lugar, por la convicción de que la vida tenía una tendencia intrínseca a cambiar hacia la perfección. La vida sería capaz de aparecer repetidamente por generación espontánea (recuérdese que hubo que esperar a la obra de Pasteur, más avanzado el siglo XIX, para que esta idea fuese descartada definitivamente). Luego cada forma de vida habría seguido su propia trayectoria, orientada siempre hacia la perfección. Mientras que la generación espontánea es una hipótesis científica, aunque eventualmente fue rechazada, el concepto de perfección y de una inevitable tendencia a acercarse a ella son nociones extracientíficas centrales del pensamiento de Lamarck.

Por otro lado, Lamarck reconoció que la diversidad biológica actual incluía numerosas especies o grupos que en modo alguno representaban su ideal de perfección (los humanos solemos reservarnos ese sitio). Concibió entonces un mecanismo de adaptación a modos particulares de vida: la herencia de los caracteres adquiridos. Según esta hipótesis, los cambios adquiridos por los organismos en virtud del uso y desuso de sus estructuras son transmitidos a sus descendientes. Ésta es la idea intuitiva, aunque equivocada, de la adaptación. Los organismos se esfuerzan por ajustarse a su ambiente, y en el proceso “se adaptan”, condición que queda incorporada a las características de la especie. Así, la expresión común de que “los insectos se vuelven resistentes a los insecticidas” lleva a pensar, equivocadamente, que el enfrentamiento de los insectos a un medio con insecticidas provoca la aparición de la variación genética que confiere aquella resistencia. La visión moderna es que la presencia de insecticidas produce condiciones de selección a favor de características heredables que confieren resistencia, que aumentarán su prevalencia en las poblaciones de insectos a lo largo del tiempo. Pero la resistencia misma precede a la presión selectiva, y no resulta de ella. Ninguna mosca, por ejemplo, se vuelve más resistente como consecuencia de la presencia de insecticidas; y ciertamente el genoma de la mosca no incorpora o desarrolla genes de resistencia como resultado del contacto con insecticidas. Como resultado de la selección, sin embargo, la población de moscas puede volverse resistente a lo largo del tiempo, y es también comprensible que, si las condiciones selectivas persisten en el tiempo, pueda producirse una secuencia de eventos adaptativos, es decir una serie de eventos, entendibles en sí mismos, pero condicionados por los que los preceden. La adaptación, en suma, resulta de una trayectoria evolutiva durante la cual interactúan la variación genética con, a través de sus efectos fenotípicos, las presiones selectivas del ambiente (en el más amplio sentido, incluyendo naturalmente las interacciones con otros organismos de la misma u otras especies).

En suma, Lamarck formuló una teoría que tuvo el gran mérito de conformar un conjunto amplio y consistente de postulados para sustentar una visión evolutiva de la diversidad biológica. Pero su principal argumento organizador, la tendencia interna de la

vida a evolucionar hacia la perfección, está cargado de connotaciones extra-científicas. Por otra parte, sus principales hipótesis científicas, es decir la generación espontánea y recurrente de la vida y la herencia de los caracteres adquiridos, fueron finalmente descartadas por investigaciones posteriores, como lo fue su descripción de la evolución como una serie de trayectorias independientes de distintos linajes, cada uno de ellos fruto autónomo de la generación espontánea.

Darwinismo y neodarwinismo

Como hemos visto, Darwin desarrolla sus ideas en un medio en el cual existía un conjunto fermental de ideas de corte evolucionista, y aún una teoría completa, aunque no exclusivamente científica, de la evolución (la de Lamarck). Sin embargo, Lamarck no logró imponer su visión y el predominio del creacionismo se mantuvo incambiado. La diversidad biológica era entendida como el producto directo de la acción divina, que Dios había puesto al servicio de su creación superior, la especie humana. Le cupo a Darwin un doble mérito: en primer lugar, la acumulación de un conjunto contundente de evidencia a favor de la evolución como fenómeno (reuniendo prácticamente todo el conocimiento biológico y geológico de su época en función de ello); en segundo lugar, el rechazo del finalismo y de cualquier elemento extra-científico, produciendo una teoría que recurría exclusivamente a explicaciones materiales del fenómeno evolutivo.

Además, la visión darwiniana de la evolución incluyó una descripción del fenómeno evolutivo como “descendencia con modificación”, desde ancestros comunes y a lo largo de diversas líneas de descendencia. La evolución “en forma de árbol” rompe con la linealidad inherente a muchas de las especulaciones transformistas, para las cuales el cambio debió haber sido siempre desde lo simple a lo complejo, desde lo primitivo hacia lo avanzado, culminando en nuestra propia especie. Ninguna de las especies vivientes es ancestro directo de la nuestra, y la amplia mayoría de las ramas del árbol de la vida no conducen a nuestra especie, ni encuentran por tanto en ésta la razón de su existencia. Somos, en otras palabras, uno de los muchos productos de la evolución biológica.

Darwin compartió con Alfred Russell Wallace el mérito de concebir el mecanismo de la selección natural, que representa un proceso material capaz de dar cuenta de la adaptación (Recuadro 1). Según Darwin y Wallace, la adaptación es explicable en términos científicos, sin aludir inevitablemente ni a un creador ni a misteriosas tendencias de la vida a evolucionar hacia la perfección (véase el capítulo de Francisco J. Ayala, en este volumen). En otro sentido, la selección natural es un proceso inspirado en el ensayo de Malthus sobre las poblaciones (1898) y representa la incorporación del “pensamiento poblacional” a la

biología (Mayr, 1991). En el siglo XX, el redescubrimiento de las leyes de Mendel y el desarrollo de la genética permitieron la expresión del evolucionismo darwiniano en términos de la moderna genética de poblaciones, extendiendo los esfuerzos pioneros de Darwin y Wallace.

Darwin también realizó contribuciones de gran significación a una visión evolutiva del origen de nuestra especie y del comportamiento humano y animal, y elaboró teorías especiales, en el marco de su gran teoría general, sobre la selección sexual (asociada al cortejo, la cópula y el cuidado parental) y la coevolución (ilustrada por las interacciones entre plantas y sus polinizadores y las consecuencias evolutivas de sus interacciones sostenidas a lo largo del tiempo evolutivo). Varios de estos aportes permanecieron como cuestiones relativamente marginales durante décadas, pero pasaron a formar la base de importantes desarrollos en ecología y evolución en la segunda mitad del siglo XX (Ghiselin, 1969).

Desde la formulación de Darwin y Wallace del concepto de selección natural hasta las primeras décadas del siglo XX, este mecanismo coexistió y compitió con interpretaciones lamarckistas de la evolución (algunas centradas en la herencia de los caracteres adquiridos, y otras en la tendencia interna de la vida a evolucionar hacia la perfección). Aunque el proceso de síntesis entre la genética y el seleccionismo comenzó en la segunda década del siglo XX, es posible atribuir a Theodosius Dobzhansky (*La genética y el origen de las especies*, 1937) y a Ernst Mayr (*La sistemática y el origen de las especies*, 1942) su formulación completa, que consolidó la llamada teoría sintética o neodarwinista de la evolución. En ella se consolidaron los principales postulados del darwinismo original (evolución “en forma de árbol”, guiada por la selección natural, pensamiento poblacional), descartando el lamarckismo en sus diversas formas, pero también resolviendo la aparente contradicción entre la evolución gradual vislumbrada por Darwin y la naturaleza discreta de la variación genética, que había inspirado un evolucionismo “por saltos” (dictados por la mutación) y contrario a la selección. Fisher (1930) y otros se ocuparon de mostrar que la variación continua, tanto en una especie como a lo largo del tiempo evolutivo, puede tener bases en la herencia particulada planteada por Mendel y redescubierta a principios del siglo XX por De Vries y otros. Asimismo, Fisher, Haldane y otros mostraron cómo era posible modelar la selección darwiniana en base a la genética mendeliana, y pusieron en evidencia que la selección puede ser eficaz en base a diferencias adaptativas mínimas entre los fenotipos. La selección darwiniana no necesitaba tomar un tinte dramático para operar, y era plenamente compatible con las leyes de la herencia. Fisher, en particular, argumentó que la selección puede ser fuerte sobre un carácter fenotípico (digamos el tamaño corporal) y sin embargo actuar débilmente sobre todos y cada uno de los numerosos genes que pueden condicionarlo. Dobzhansky y Mayr tomaron los desarrollos de la genética de

poblaciones teórica y los incorporaron a la naciente teoría junto con el conocimiento de la historia natural y la diversidad biológica, realizando además aportes fundamentales sobre el concepto biológico de especie, los mecanismos de aislamiento entre ellas, y los procesos que llevan a su formación. En el proceso, asimilaron los importantes avances producidos en la Europa continental en la comprensión de los procesos de especiación geográfica.

Al decir de Ernst Mayr (2004), “[Dobzhansky] estaba idealmente preparado para mostrar que los hallazgos de los genetistas de poblaciones y los de los naturalistas europeos eran plenamente compatibles y que una síntesis de las teorías de ambos grupos proveería un paradigma darwinista moderno, luego conocido como la “Síntesis Evolutiva”. Para el neodarwinismo, la mutación explicaba el origen de la variación, pero su destino era, en definitiva, dictado por la selección natural.

Hacia 1959, un siglo después de la aparición de *El origen de las especies*, todo indicaba que, finalmente, existía un muy amplio consenso científico sobre la evolución biológica y los mecanismos que en ella operaban. Pocos elementos había para presagiar las turbulencias de las dos décadas siguientes, en las que se llegó a presagiar la muerte definitiva del neodarwinismo.

El desafío neutralista

Conviene recordar en este punto que recién en la década de 1950 se conoció la estructura del ADN y se consolidó la visión de que el mismo (o, en ciertas formas de vida, el ARN) constituía el material hereditario. De hecho, recién a mediados de la década siguiente se completó el ciclo de la llamada biología molecular clásica, con el descubrimiento del código genético y de la secuencia de transmisión de información del ADN al ARN mensajero, y de éste a las proteínas. Durante la conformación de la teoría sintética, solamente eran conocidos aquellos genes cuya variación alélica producía diferencias fenotípicas. En este contexto, muchas de las mutaciones conocidas tenían efectos deletéreos, y unas pocas, solas o en combinación, podían ser favorables. La primera clase seguramente era el blanco de la selección purificadora, mientras que en la segunda residía la base genética sobre la que actuaba la selección natural positiva.

Dos grandes desarrollos empíricos presentaron importantes desafíos al evolucionismo y desembocaron en la formulación de la teoría neutral de la evolución molecular a fines de la década de 1960 y principios de la siguiente:

- En primer lugar, hacia la primera mitad de la década de 1960 se había acumulado un conjunto de secuencias proteicas (insulina, globinas y citocromo c, en particular) de distintas especies. Las mismas parecían mostrar niveles de divergencia entre especies dependientes de dos factores: el tiempo de divergencia entre ellas y la proteína en cuestión. Ese ritmo característico y

aparentemente uniforme de evolución de cada proteína contrastaba fuertemente con la enorme variación de los ritmos de evolución de la morfología documentadas en el registro fósil. Comenzó a tomar forma la noción de un “reloj molecular” sin que existiese una explicación teórica satisfactoria del fenómeno.

- En segundo lugar, a mediados de la década de 1960 irrumpió la electroforesis de proteínas como un método de análisis directo de la variación alélica en numerosos genes, aplicable en principio a prácticamente cualquier especie de interés. Pese a que la técnica solamente permitía develar parte de la variación existente, permitió poner en evidencia que la variación alélica era mucho más común de lo que se había anticipado. En este caso, la selección equilibradora (es decir, a favor de los heterocigotas) ofrecía una explicación posible para la variación. Sin embargo, la propuesta de que todos o la amplia mayoría de los polimorfismos alélicos detectados estaban controlados por esta forma de selección no estaba exenta de dificultades.

La teoría neutral representó un intento de resolver ambas cuestiones en un mismo esfuerzo. En efecto, en una serie de artículos (en particular Kimura, 1968; King y Jukes, 1969; y Kimura y Ohta, 1971), la novel teoría mostró cómo la variación neutral podía dar cuenta tanto de los ubicuos polimorfismos genéticos dentro de las especies como de las sustituciones que las diferencian. En particular, la teoría mostró que una predicción del neutralismo era la acumulación de aquellos estrictamente neutros a una tasa estadísticamente constante de cambio por generación. El reloj molecular empírico implicaba tasas constantes por unidad de tiempo absoluto, y no por generación, pero la teoría neutral ofrecía una tentadora explicación, al menos general, del fenómeno. Una variante de la teoría, la llamada teoría de evolución cuasi-neutral de la evolución molecular (Ohta, 1973) se ocupó de describir la acción de la selección purificadora débil, extendiéndose luego a casos de selección positiva débil.

¿Qué ha pasado con la teoría neutral, y con el campo de la evolución molecular, desde las agitadas controversias que siguieron a su formulación inicial? En primer lugar, la teoría y el debate continuaron expandiendo su campo de aplicación, desde su núcleo inicial, centrado en proteínas al nivel del ADN a medida que fue posible secuenciarlo. Conviene distinguir dos aspectos del problema:

- Por una parte, la teoría neutral tiene un componente deductivo que retiene toda su validez. Si asumimos neutralidad para ciertas clases de cambio, podemos predecir su comportamiento en las poblaciones y a escala filogenética. El trabajo pionero de Kimura y Ohta (1971) mostró con claridad, precisamente, bajo qué reglas los polimorfismos neutros son la base de las diferencias neutras entre especies. Con las variantes del caso, el neutralismo deductivo es una

herramienta de fundamental importancia porque produce predicciones precisas, que pueden ser contrastadas con datos de la realidad. Como ha señalado lúcidamente Kreitman (1996), la teoría neutral es, por esta vía, una gran aliada del seleccionista.

- Por otra parte, la teoría neutral tiene otra veta, que es aquella que afirma que, luego del filtro impuesto por la selección purificadora, la mayor parte de los polimorfismos y de las sustituciones son neutrales (o cuasi-neutrales en la variante de Ohta, 1973). Esta es materia de debate a la luz de la evidencia empírica. En la actualidad existe amplia aceptación de que existe en los genomas amplio espacio para la aparición, persistencia, y fijación de variación neutral o sometida a selección débil. Sin embargo, existe un conjunto contundente de evidencia de apartamientos de la neutralidad y de la acción de la selección positiva en amplias regiones del genoma, así como en genes específicos. Debe tenerse en cuenta que la selección en una región del genoma afecta también a la variación neutral que en ella se encuentra. De hecho, es hoy una práctica común usar cambios en la frecuencia o distribución de cambios presuntamente neutrales, o variaciones en el balance entre éstos y cambios posiblemente sujetos a selección, como evidencia de la acción de la selección en regiones de interés del genoma (e.g., Hahn, 2008, Pickrell et al., 2009).

Históricamente se ha identificado a la selección natural como un proceso determinista, radicalmente diferente de la llamada deriva genética, entendida como un proceso de cambio al azar de las frecuencias alélicas. Este contraste es, por cierto, útil, pero encierra también algunas paradojas. Por lo pronto, se entiende que la selección condiciona o sesga, positiva o negativamente, pero estrictamente no determina el destino de las variantes fenotípicas, y a través de ellas de la variación genética. Cuando la selección es muy fuerte, por ejemplo a favor de una variante, es posible hasta cierto punto dejar de lado el papel del azar para describir el proceso de fijación de la misma. Sin embargo, aún en este caso extremo la aparición inicial de dicho alelo se debe a una mutación al azar. También su persistencia depende del azar mientras el alelo no llegue a una frecuencia mínima capaz de asegurarle que no se extinguirá. Del mismo modo, la fijación final de un alelo favorable resulta de la desaparición fortuita de variantes alternativas: por ejemplo, un alelo favorable dominante enmascara la presencia de alelos recesivos, que se encontrarán prácticamente siempre en genotipos heterocigotas, contra los que la selección no opera.

Por otra parte, es posible incorporar las diversas situaciones que hemos mencionado (alelos fuerte o débilmente deletéreos, variación estrictamente neutra, y variación leve o fuertemente favorable) en el marco de una única teoría de la selección, entendida como un

proceso estocástico (Ross, 1996). En este contexto, la neutralidad estricta es un caso particular dentro de un continuo de posibilidades (Figura 1).

Finalmente, existen varias razones por las cuales los patrones generales de evolución de los genes pueden aproximarse a lo esperado bajo neutralidad (en particular, un ritmo relativamente constante de cambio a lo largo del tiempo) aún cuando la selección natural positiva ha ejercido su papel en el proceso. Por ejemplo, si la selección positiva lleva a la fijación rápida de algunos cambios favorables cuando éstos ocurren, pero estos eventos se alternan con largas fases de selección purificadora, durante las cuales solamente se fijan variantes efectivamente neutras, éstas dominarán el patrón general (Figura 2).

En resumen, la teoría neutral de evolución molecular posiblemente representa el más importante desarrollo conceptual desde la conformación de la teoría sintética. Desprovista de sus aristas más extremas, y entendida como el estudio del comportamiento de variantes en una zona particular del campo de acción de la selección (en el entorno de la neutralidad estricta o efectiva), sus aportes han sido incorporados a la moderna teoría de la evolución.

El modelo de equilibrios puntuados

El segundo gran desafío a la teoría sintética de la evolución provino de la paleontología, y estuvo representado por el modelo de equilibrios “puntuados” (Eldredge y Gould, 1972) y sus presuntas consecuencias. Como se sabe, el modelo tomó como punto de partida la observación de que muchos linajes representados en el registro fósil muestran fases de estabilidad (estasis), durante las cuales las especies permanecen incambiadas del punto de vista morfológico, alternadas con breves períodos de “puntuación”, que concentran el cambio morfológico. Esta clase de observaciones está presente en la obra de Darwin y algunos de sus contemporáneos, pero es cierto que no se le había prestado mucha atención en el marco del neodarwinismo. Eldredge y Gould plantearon que el patrón era la norma, más que la excepción, y que la estasis solía durar millones de años, mientras que la puntuación era mucho más breve (uno, o aún dos, órdenes de magnitud menor) y coincidía con la especiación.

Nada de esto es particularmente sorprendente. Por lo pronto, la puntuación fue explicada por los autores como resultado de la especiación peripátrida, un mecanismo clásico propuesto años antes por Mayr. Más en general, la especiación rápida, o aún “instantánea” en escala geológica puede perfectamente implicar los procesos graduales de especiación previstos por Dobzhansky, Mayr, y otros. También es comprensible que el registro fósil, en general, solamente documentará el cambio morfológico (parcialmente, cabe

acotar), de modo que subestimaré los eventos de especiación excluyendo aquellos sin consecuencias morfológicas detectables.

Sin embargo, sí resultaron controversiales algunas de las explicaciones provistas por Eldredge, Gould, Stanley (1979) y otros “macroevolucionistas” que adhirieron al modelo de equilibrios puntuados. Proliferaron planteos sobre la prevalencia de restricciones a la evolución morfológica, que solamente serían quebradas en inusuales circunstancias, como la especiación peripátrida, en poblaciones pequeñas en las que el azar operaba fuertemente. También se acumularon planteos sobre la ineficiencia de la selección natural dentro de las especies (a la vista de la ausencia de cambio morfológico durante su existencia). Más aún, la “selección de especies” se propuso como un mecanismo sustitutivo de la selección clásica. A la vista de la ineficiencia de la selección que actúa sobre los organismos dentro de las especies, se propuso que la competencia y selección entre especies, reflejada en los eventos de “nacimiento” (especiación), y “muerte” (extinción). Gould (1980) llegó a proclamar la “muerte efectiva” de la teoría sintética, que habría estado a punto de ser sustituida por una nueva teoría general de la evolución. Pasaremos revista brevemente a los diversos desafíos planteados por y en torno al modelo de equilibrios puntuados.

Restricciones y evolución

¿Existen restricciones a la evolución adaptativa? Conviene comenzar por adoptar una definición de restricción como la propuesta por Maynard Smith y colaboradores (1985), refiriéndose a aquellas presentes en el desarrollo (desde el cigoto hasta el adulto): “una restricción en el desarrollo es un sesgo en la producción de variantes fenotípicas o la limitación en la variabilidad fenotípica provocada por la estructura, carácter o dinámica del sistema de desarrollo.” Generalizando a otras formas de restricción, tenemos varias razones para reconocer la presencia de restricciones a la evolución, sin por ello suscribir los corolarios de los macroevolucionistas en sus versiones extremas. Por una parte, reconocemos sin duda las restricciones “duras” que imponen las leyes de la física y la estructura de la materia. Por otra parte, existen innumerables sesgos que no impiden, pero ciertamente condicionan el curso de la evolución. La oferta mutacional es seguramente abundante, pero la fracción potencialmente adaptativa, capaz de alimentar el proceso de selección natural debe ser más acotada, y seguramente presenta un límite al proceso darwiniano. Finalmente, la propia complejidad de los organismos, así como su historia evolutiva, condicionan fuertemente su potencial evolutivo. *Ceteris paribus*, el solo hecho de que un organismo esté adaptado a un conjunto de circunstancias vuelve más probable la acumulación de adaptaciones adicionales a ese contexto que la exploración de modos de vida completamente novedosos. Expresiones tales como “evolución a lo largo de líneas de

menor resistencia”, “conservación de nicho”, y la propia teoría del hábitat (Vrba, 1992) son reflejos de estas tendencias. De hecho, si la evolución fuese capaz de eludir completamente esta inercia que le es característica, seguramente el árbol de la vida sería muy distinto, y sería muy difícil reconstruirlo. La evolución conservadora deja detrás de sí las huellas de su propia trayectoria.

Desde la época de la formulación de la teoría sintética hasta nuestros días nuestro conocimiento de la estructura de los genes y genomas, de la rica gama de mecanismos y procesos de producción de variación (de los cuales la mutación puntual representa solamente una pequeña fracción), y del modo en que interactúan los genes durante el desarrollo individual, no ha parado de crecer. Es por tanto natural que la teoría de la evolución haya ingresado en un proceso de transformación incesante, a efectos de abordar e incorporar campos enteros del conocimiento. Sin embargo, el núcleo de la teoría sintética, con su conjunción de variación genética al azar (con respecto a su valor adaptativo) como materia prima de un proceso de selección (que también incluye componentes aleatorios) operando sobre los organismos, sigue teniendo una validez notable.

El estudio de la adaptación en un marco de restricciones de diversa índole, y más en general de la selección como proceso histórico, condicionado por tanto por la trayectoria y características de los organismos, ofrece numerosas oportunidades de integración, más que de contraposición, entre restricción y adaptación. Parfraseando a Endler (1986), pedirle a un evolucionista que elija entre restricciones y adaptación es como pedirle a un geólogo que elija entre el papel de la erosión y el del sustrato sobre la cual actúa en la conformación del paisaje.

Especiación y cambio morfológico

Ya en el momento en que vio la luz el modelo de equilibrios puntuados existía amplio consenso en el sentido de que la especiación no requiere del cambio morfológico. El aislamiento reproductivo (en el caso de las especies de reproducción sexuada) puede basarse en diferencias morfológicas, pero también en un sinnúmero de caracteres de otra índole. Está claro que, al invocar la especiación peripátrida de Mayr, el modelo de equilibrios puntuados tomó una opción clásica para explicar la especiación, sin pretender innovar en ese sentido. La especiación peripátrida representa un proceso microevolutivo característico de la teoría sintética, con la particularidad de que la combinación de poblaciones pequeñas localizadas en la periferia de la distribución de la especie ancestral provee condiciones presuntamente favorables para la divergencia rápida, por una combinación de deriva genética y adaptación a condiciones novedosas. En este contexto, es interesante

contemplar, en primer lugar, cómo ha progresado nuestra comprensión del proceso de especiación desde aquella época, para luego considerar otros aspectos del problema.

El campo de la especiación es uno de los de mayor dinamismo en la actualidad (véase Schluter, 2000; Coyne y Orr, 2004). Como tendencias generales, las décadas recientes han enfatizado cada vez más que la especiación es un proceso enteramente “normal”, en el que actúan la deriva y la selección sin que sea necesario invocar procesos especiales o diferentes. Más allá del sinnúmero de modelos y casos empíricos, el estudio de la especiación está enteramente dominado por la microevolución. De hecho, hoy reconocemos un papel más importante que el que el propio Mayr le atribuía a la divergencia adaptativa temprana de genes claves en la formación de especies incipientes. “Más microevolución, más selección”, bien podría ser la consigna de los estudiosos actuales de la especiación.

La formación de especies como entidades discretas puede ocurrir por procesos relativamente comunes, tal y como acabamos de esbozarlo. Sin embargo, y ello ha sido ampliamente reconocido por el darwinismo clásico y la teoría sintética (e.g., Mayr, 1942), no habría acumulación sustantiva de biodiversidad sin especiación. La especiación es revolucionaria por sus consecuencias, no por regirse por mecanismos inusuales.

“Sin especiación no habría diversificación del mundo orgánico, ni radiación adaptativa, y habría muy poco avance evolutivo. La especie, por tanto, es la piedra fundamental de la evolución” (Mayr, 1963).

En este sentido, en un influyente trabajo, Futuyma (1987) propuso una asociación posible entre cambio morfológico y especiación. El cambio morfológico puede ocurrir dentro de una especie o diferenciar especies incipientes. Futuyma propone un escenario sencillo, en el que una nueva variante aparece en una región geográficamente aislada del resto de la distribución de la especie. Si dicha variante no se asocia a una nueva especie, una vez producido un contacto secundario con el resto de la distribución deberá, o bien desplazar completamente a la morfología precedente, o bien coexistir con ella en un equilibrio seguramente inestable. En cambio, una variante asociada de manera casual a una nueva especie estará exenta de estas circunstancias desfavorables. Basta con que la novel especie sea capaz de persistir en contacto con la ancestral, a cuyos efectos la divergencia morfológica, con frecuencia asociada adaptaciones diferenciales, puede de hecho contribuir a consagrar. A escala filogenética, solamente una radiación capaz de generar varias especies desde una ancestral tendrá posibilidades de acumular cambios morfológicos interesantes.

Esta explicación, resistida inicialmente por los macroevolucionistas, terminó siendo aceptada por Gould (2002). La alternancia de estasis y puntuación se ha ganado un lugar

en nuestra descripción de la evolución, pero la explicación de este patrón tiene, cada vez más, un tinte clásico y plenamente asimilable a la teoría sintética.

Selección clásica y selección de especies

A la vista de la presunta ineficiencia de la selección dentro de las especies, los macroevolucionistas se lanzaron a proponer a la selección de especies como una explicación alternativa de la evolución. Stanley (1979), particularmente, propuso que existía un “desacoplamiento” entre micro y macroevolución, que se regían por procesos completamente separados, y marcadamente diferentes en su eficiencia y consecuencias. Con el correr del tiempo, estas proclamas se han ido atenuando hasta perder buena parte de su beligerancia. En verdad, debemos a Vrba (1983), en base a la obra clásica de Williams (1996) un análisis cuidadoso de los conceptos ligados a la selección de especies y de la forma de reconocerla como un proceso distinto de la selección clásica, que opera a nivel de organismos.

Para Vrba, la selección de especies debe basarse en diferencias heredables emergentes del nivel de las especies, que deben ser reconocidos como individuos biológicos (Ghiselin, 1974) dentro de una jerarquía que incluye asimismo a genes, células y organismos, y potencialmente a otras entidades. Si una especie o grupo filogenético es exitoso en virtud de adaptaciones de los organismos que lo integran, entonces se trata de un *efecto* macroevolutivo de una adaptación clásica. Estos casos no son, para Vrba, legítimos ejemplos de selección de especies, sino de las consecuencias de la adaptación organísmica. El asunto es que esta definición precisa deja afuera a la mayor parte de los ejemplos propuestos de selección de especies. El ya clásico caso de diferencias en tasas de especiación y extinción en antílopes, estudiado por Vrba, no pierde su interés, muy por el contrario, pero representa un ejemplo de esas consecuencias macroevolutivas de los procesos darwinianos a nivel de organismos.

Una variante conceptual interesante es la propuesta por Gould y Lloyd (1999), de exigir “eficacia emergente”, pero no selección sobre caracteres emergentes, para reconocer casos de selección de especies. Esta propuesta agrega casos posibles a la de otro modo virtualmente vacía lista de casos de selección de especies. Pero las dramáticas consecuencias de la existencia de especies y grupos filogenéticos, y de las adaptaciones alternativas de los organismos que los componen jamás han estado en cuestión (véase la cita de Mayr más arriba), de modo que en el camino quedan las pretensiones revolucionarias de una selección de especies sustitutiva de la selección clásica.

Una consecuencia importante, ya no del modelo de equilibrios puntuados sino de su discusión, es el creciente reconocimiento de que la individualidad biológica se manifiesta en una jerarquía de niveles, cada uno de los cuales es, al menos potencialmente, campo

propicio para que operen los procesos evolutivos, “poblacionales” en el más amplio sentido. Potencialmente puede existir selección génica, gamética, o celular, así como organísmica y de especies. La eficiencia de dichos procesos debe dirimirse empíricamente, y es justo señalar que la selección clásica ha retenido un papel dominante, aunque no exclusivo, en este sentido. Finalmente, en este asunto como en otros ha ganado terreno una visión integradora, en la cual azar y selección interactúan en el curso de la evolución. En términos de eficiencia, la selección de especies seguramente no está destinada a ocupar un papel importante. Los tiempos generacionales característicos de las especies (millones de años, según los macroevolucionistas) son demasiado largos y el número de individuos que conforman la “población” de especies (aquellas que coexisten en cada periodo de tiempo) es demasiado pequeño como para que el proceso sea capaz de dar cuenta del sinnúmero de adaptaciones documentadas en las radiaciones biológicas, aún las más modestas.

Conclusiones

1. La visión que tenemos de la evolución es esencialmente darwinista (origen común, diversificación arborescente, papel del azar, pensamiento poblacional, gradualismo, selección natural, etc.).
2. La teoría actual de la selección abarca todo el espectro (selección purificadora fuerte, cuasi neutralidad, neutralidad estricta, y selección positiva fuerte). El reconocimiento de la neutralidad y la cuasi neutralidad representa una de las adquisiciones más notables desde la síntesis neodarwinista. En términos formales, se ha vuelto innecesaria la práctica normal de calificar a la selección como un proceso determinista, en contraste con la deriva genética, el proceso estocástico de referencia. Un mismo proceso estocástico comprende a ambos fenómenos, y la evolución adaptativa es como un juego de azar, pero con algunos dados cargados. Sin embargo, el contraste didáctico entre selección y deriva (el proceso azaroso por antonomasia) tiene un valor que debe sopesarse antes de adoptar una presentación alternativa.
3. La individualidad biológica es producto de la evolución, y es reconocible por debajo y por encima del clásico nivel organísmico, en el que se basó Darwin para desarrollar su teoría. Reconocemos, por tanto, procesos evolutivos “poblacionales” en varios niveles de organización biológica.
4. Sin embargo, los macroevolucionistas han fracasado en su intento de remplazar o arrinconar a la microevolución.
5. Reconocemos restricciones en la estructura y la integración funcional y ontogenética de los organismos. Estas restricciones operan condicionando o

sesgando el curso de la evolución, en interacción con los procesos selectivos, y deben ser estudiadas en ese contexto.

6. La compleja “distancia” que media entre el genoma y el fenotipo ofrece fascinantes problemas relativos al papel de la selección y las restricciones en la evolución, y más en general ofrece uno de los más importantes desafíos para el evolucionismo de nuestro siglo.

Agradecimientos

Agradezco sinceramente la invitación y hospitalidad de Esteban Hasson, Juan Carlos Reboreda y el apoyo de todo el grupo organizador del evento de la I Reunión de Biología Evolutiva del Cono Sur, que tuvo lugar en la Universidad de Buenos Aires, Argentina, en noviembre de 2009.

Bibliografía citada

- Coyne, J.A., Orr, H.A. "Speciation". Sinauer Associates Inc., Sunderland, 2004.
- Dobzhansky, T. "Genetics and the origin of species". Columbia University Press, New York, 1937.
- Eldredge, N., Gould, S. J. "Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism". En: Models in paleobiology (Ed. Shopf T.J.M.), pp 82-115. Freeman, Cooper & Co., San Francisco, 1972.
- Endler, J. A. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, 1986.
- Fisher, R. A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, 1930.
- Futuyma, D. J. "On the role of species in anagenesis". *The American Naturalist* 130 (1987): 465-473.
- Ghiselin, M. T. *The triumph of the Darwinian method*. University of California Press, Berkeley, 1969.
- Ghiselin, M. T. "A radical solution to the species problem". *Systematic Zoology* 23 (1974): 536-544.
- Gould, S. J. "Is a new and general theory of evolution emerging?" *Paleobiology* 6 (1980): 119-130.
- Gould, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 2002.
- Gould, S. J., Lloyd, E. A. "Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *Proceedings of the National Academy of Sciences, United States of America* 96 (1999): 11904-11909.

- Hahn, M. W. "Toward a selection theory of molecular evolution". *Evolution* 62 (2008): 255-265.
- Hamilton, W. D. "The genetical evolution of social behaviour". *Journal of Theoretical Biology* 7 (1964): 1-16.
- Kimura, M. "Evolutionary rate at the molecular level." *Nature* 217 (1968): 624-626.
- Kimura, M, Ohta, T. "Protein polymorphism as a phase of molecular evolution". *Nature* 229 (1971): 467-469.
- King, J. L., Jukes, T. H. "Non-Darwinian evolution". *Science* 164 (1969): 788-798.
- Kreitman, M. "The neutral theory is dead. Long live the neutral theory". *Bioessays* 18 (1996): 678-683.
- Maynard Smith, J., Burian, R., Kaufman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., Wolpert, L. "Developmental constraints and evolution". *Quarterly Review of Biology* 60 (1985): 265-287.
- Mayr, E. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 1942.
- Mayr, E. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1963.
- Mayr, E. *One long argument—Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 1991. .
- Mayr, E. "80 years of watching the evolutionary scene". *Science* 305 (2004): 46-47.
- Ohta, T. "Slightly deleterious mutant substitutions in evolution". *Nature* 246 (1973): 96-98.
- Pickrell, J. K., Coop, G., Novembre, J., Kudaravalli, S., Li, J., Absher, D., Srinivasan, B., Barash, G. S., Myers, R. M., Feldman, M. W., Prichard, J. K. "Signals of recent positive selection in a worldwide sample of human populations". *Genome Research* 19 (2009): 826-837.

- Ross, S. M. *Stochastic processes*. Wiley, New York, 1996.
- Schluter, D. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford, 2000.
- Stanley, S. M. *Macroevolution: pattern and process*. W. H. Freeman, San Francisco, 1979.
- Vrba, E. 1983. "Macroevolutionary trends: new perspectives on the roles of adaptation and incidental effects". *Science* 221 (1983): 387-389.
- Vrba, E. "Mammals as key to evolutionary theory". *Journal of Mammalogy* 73 (1992): 1-28.
- Williams, G. C. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, 1966.

Recuadro 1. La selección natural. Existen numerosas definiciones de selección natural. Aquí optamos por una relativamente sencilla, que describe a la selección natural como un proceso que ocurre siempre que se cumplen tres condiciones, necesarias y suficientes:

1. Existe variación fenotípica entre los organismos de una especie.
2. Al menos parte de dicha variación es heredable.
3. Existe una relación causal (no casual) entre aquella variación y las probabilidades de supervivencia y reproducción de los organismos.

Nótese que la relación entre variación genética heredable y variación fenotípica es potencialmente muy compleja, como puede serlo el nexo entre fenotipo y supervivencia y reproducción (componentes centrales del éxito reproductivo o eficacia darwiniana). Por tanto, la selección natural es un proceso fácilmente caracterizable en general, pero puede tomar muchísimas formas.

Finalmente, es oportuno destacar el concepto de eficacia inclusiva (*inclusive fitness*, Hamilton, 1964), que contabiliza no solamente el éxito reproductivo directo de un organismo, sino también su éxito indirecto (a través de la reproducción de sus parientes, ponderado por el grado de parentesco que con cada uno de ellos tiene). Si bien la idea general está presente en la obra de Darwin, su formalización moderna representa uno de los principales desarrollos conceptuales de la teoría de la selección.

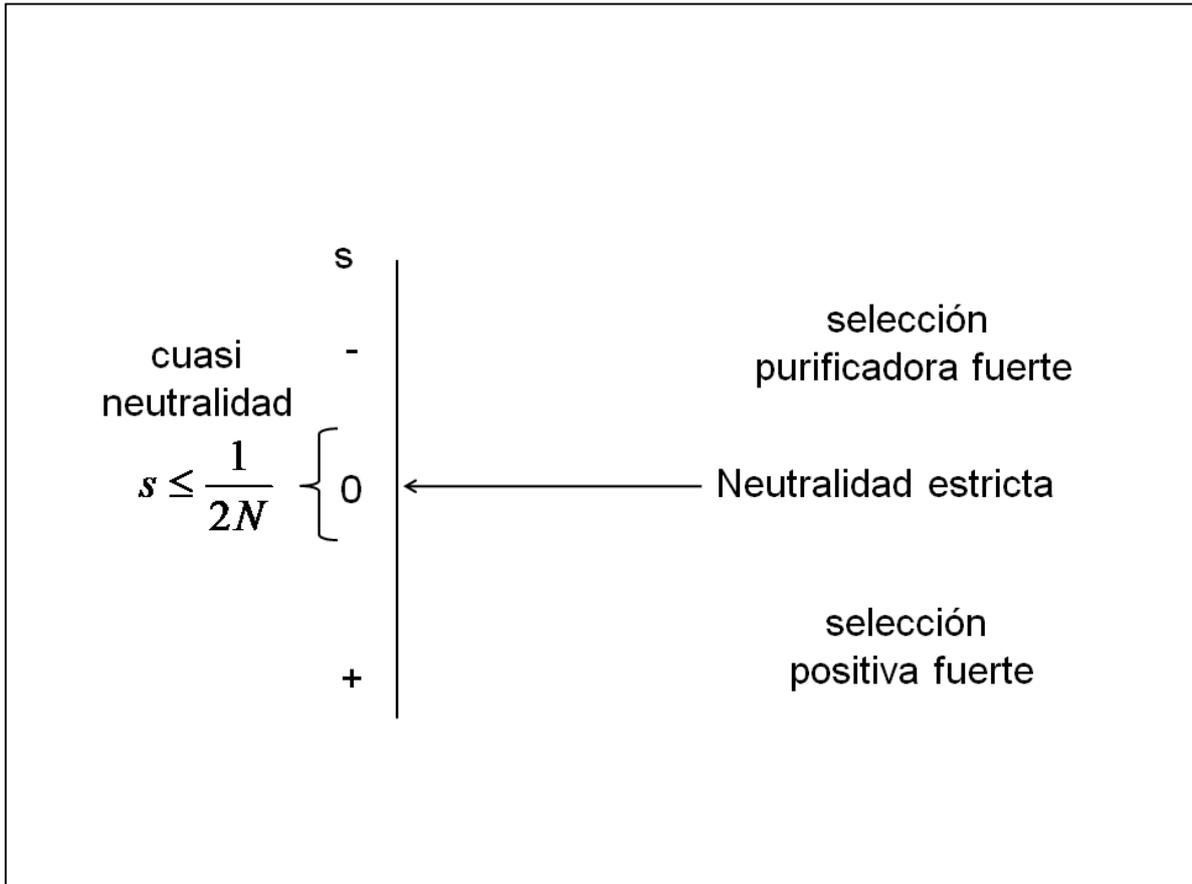


Figura 1. Representación esquemática de las interacciones entre selección natural y deriva genética. La intensidad de la selección está representada a través de un coeficiente de selección (s), que toma un valor positivo si una variante de interés es más eficaz (en términos reproductivos) que sus competidoras, y negativo si es menos eficaz. Nótese que se deben invertir los signos si se quiere aplicar la práctica usual de que los coeficientes de selección representan la diferencia entre una variante y la variante óptima en la población. La intensidad de la deriva genética es función inversa del tamaño poblacional (se toma $1/2N$ como medida de la intensidad de la deriva, con fines indicativos).

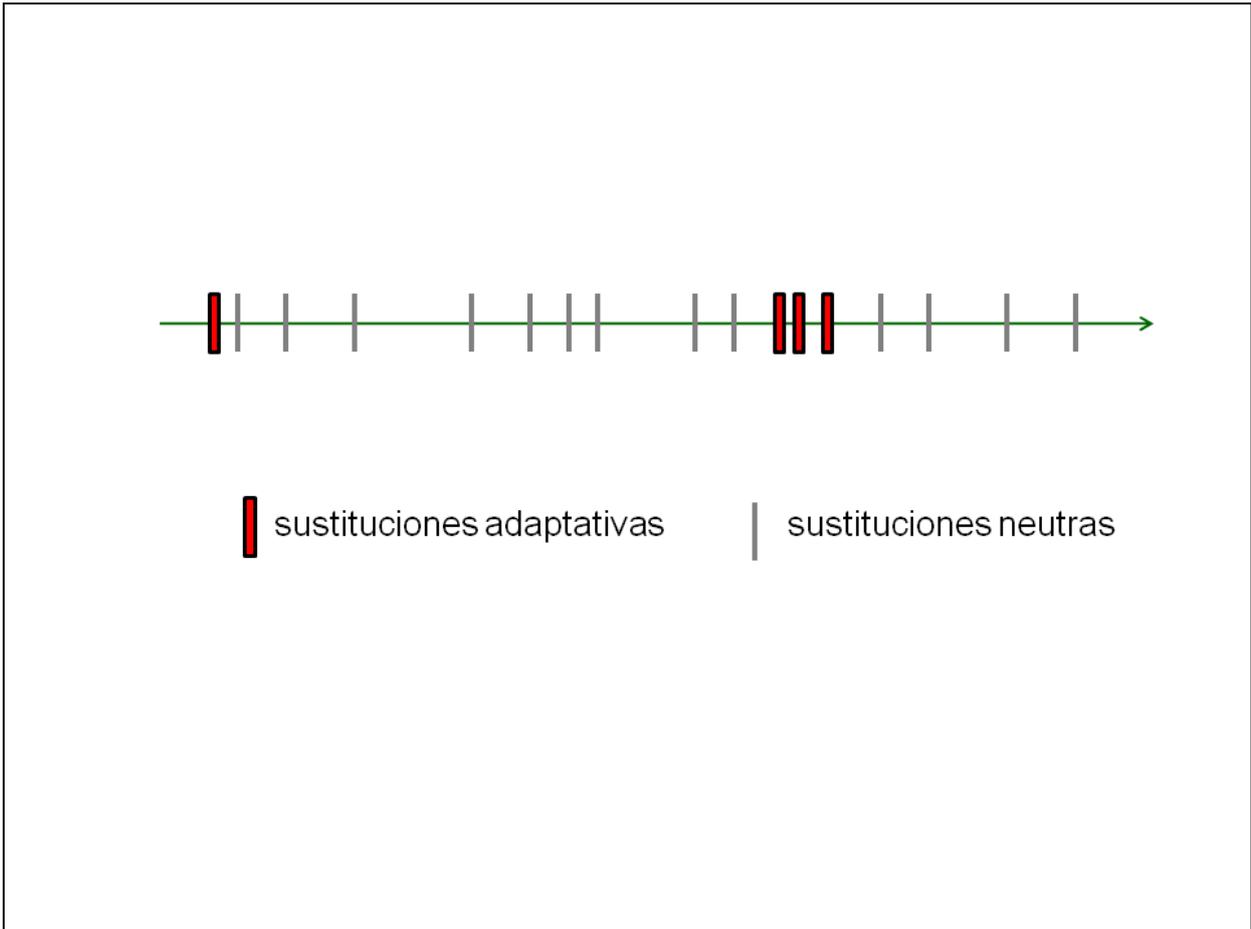


Figura 2. La selección direccional positiva puede actuar de manera episódica, fijando cambios adaptativos cuando aparecen, sin interferir con el patrón de fondo de fijación a un ritmo estadísticamente constante (en línea con el reloj molecular) de cambios efectivamente neutros.