

Neodarwinismo y predicción

Carlos LÓPEZ-FANJUL DE ARGÜELLES
Universidad Complutense de Madrid

Consternación. Los Peces grandes y chicos se ven desterrados de las claras aguas de sus plazas y oficinas. Bien quisieran ellos aclamar también al Rey nuevo; pero la disciplina del partido les impone ¡ay! una consecuencia altamente nociva a sus intereses. Tienen que poner un freno a sus agallas. Además la lucha por la existencia, ley de las leyes, ha llevado a los Pájaros al Gobierno, y éstos no encuentran en la Administración bastantes ramas en que posarse. Algunos Peces de menor tamaño y del género *voracissimus* quedan en oficinas oscuras. Son Peces alados, transición zoológica entre las dos clases, pues la triunfante tuvo en situaciones anteriores sus avecillas con escamas.

B. PÉREZ GALDÓS: *La Desheredada* (1881)

La condición científica del neodarwinismo y en particular su capacidad predictiva vienen siendo objeto de discusión desde hace largo tiempo, muy especialmente a partir de la publicación de las ideas de K.R. Popper¹

¹ Las primeras opiniones de Popper referentes a la evolución orgánica figuran en la sección 27 («Is there a law of evolution? Laws and trends») de su obra *The Poverty of Historicism*, (Routledge and Kegan Paul, Londres, 1957). A éstas siguen las expuestas en las secciones 6 y 7 («Of clouds and clocks» y «Evolution and the tree of knowledge») de *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach* (Oxford University Press, Oxford, 1972) y en la 37 («Darwinism as a metaphysical research programme») de *Unended Quest. An Intellectual Autobiography*, (Fontana/Collins, Glasgow, 1976).

Para Popper la teoría neodarwinista de la evolución no es verificable y, por ello, constituye un programa metafísico de investigación más que una hipótesis propiamente científica. No obstante la gran influencia que estas ideas han tenido en análisis posteriores, Popper se ha retractado de algunas de sus opiniones en el artículo «Natural selection and the

al respecto, que han servido de detonante proporcionando a la subsiguiente controversia su principal cauce. El debate se ha prolongado hasta hoy y aun no puede considerarse cerrado, pero sus sucesivos episodios han contribuido eficazmente a que los antagonistas depuraran sus respectivas opiniones. El consiguiente flujo de ideas en ambas direcciones ha sido beneficioso, pues ha llevado consigo una formulación más rigurosa de la teoría neodarwinista y, paralelamente, una mejor comprensión de ésta².

Es cierto, como ha sido indicado repetidas veces, que los neodarwinistas no han brillado por la claridad a la hora de expresar lo que consideran la esencia de su teoría. En su descargo pudiera aducirse que, al dirigirse a un público pretendidamente afín a su materia, quizás hayan descuidado dar a sus ideas la formulación estricta que sería deseable. Por su parte los filósofos de la ciencia que han examinado tales exposiciones no han solido detenerse a ponderar su grado de representación o, sencillamente, no las han comprendido³. En lo que sigue procuraré concretar la situación actual de la cuestión con la mayor asepsia compatible con mi condición de genético evolucionista profesional que, por tanto, no estará libre de anteojeras. Comenzaré reseñando los fundamentos del neodarwinismo e intentaré demostrar que el principio de selección natural no adolece de

emergence of mind» [*Dialectica*, 32 (1978): 339-355], en particular de las referentes a la naturaleza tautológica de la teoría, a pesar de que siga considerándola como un límite metafísico.

² Aunque desde un punto de vista simplista pudiera ser tentador caracterizar a las partes oponentes con las etiquetas de «científicos evolucionistas» y «filósofos de la ciencia», la realidad ha sido otra. Por una parte evolucionistas de talla, como C.H. Waddington entre otros, consideran que el principio de evolución por selección natural no pasa de ser una tautología («Evolutionary adaptation», en *The Evolution of Life*, S. Tax (coord.), University of Chicago Press, Chicago, 1960, págs. 381-402). Por la otra no han faltado filósofos que se hayan opuesto reiteradamente a esa calificación (por ejemplo M. Ruse, «Karl Popper and evolutionary theory», capítulo 3 de su obra *Is Science Sexist?*, D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 1981).

³ Por ejemplo, aunque el valor de la eficacia biológica atribuido a un determinado genotipo sea un concepto probabilístico (que examinaré en detalle más adelante), esta condición raramente se manifiesta en forma explícita en la literatura de la Genética de poblaciones, aun cuando es obvia para los especialistas en Genética cuantitativa. Por ello estos últimos no han dejado de expresar su sarcasmo: «A este respecto, los genéticos de poblaciones se muestran sorprendentemente silenciosos, contentándose con utilizar un símbolo, tal que *s*, y dejando el problema de su correlación epistemológica con un protocolo experimental en la penumbra o la más completa oscuridad» [O. Kempthorne, «Logical, epistemological and statistical aspects of nature-nurture data interpretation», *Biometrics*, 34 (1978): 1-23]. Algunos filósofos, ignorantes de estas imprecisiones, han puesto de relieve esa naturaleza probabilística sólo hasta cierto punto implícita y, a ojos cerrados, la han considerado un hallazgo personal [por ejemplo, S. Mills y J. Beatty, «The propensity interpretation of fitness», *Philosophy of Science*, 46 (1979): 263-286]. Otros (como M. Ruse, citado en la nota 2) confunden la consideración de variable aleatoria que se adjudica a la eficacia de un determinado genotipo en una población, con el que el genotipo más eficaz pueda no resultar favorecido, como consecuencia de la deriva.

vicios tautológicos. A continuación analizaré el alcance de las pretensiones predictivas de la teoría, distinguiendo las referentes a la microevolución y la macroevolución. Esto me dará ocasión para discutir ciertos aspectos de los dos modelos evolutivos que han provocado más revuelo en los últimos años: el neutral y el de los equilibrios interrumpidos. Antes de entrar en detalles quiero dejar claro que no todas las facetas del pensamiento original de Darwin siguen estando vigentes hoy y, por tanto, aun en tela de juicio; en determinados casos ya sólo forman parte de la historia de las ideas evolucionistas y no de la visión científica moderna de la evolución⁴.

LA BASE TEÓRICA DEL NEODARWINISMO

La teoría neodarwinista consta esencialmente de dos partes, o bien puede decirse que los evolucionistas distinguen dos tipos de fenómenos. En primer lugar tenemos los cambios genéticos experimentados por las distintas poblaciones que constituyen una misma especie viva, conducentes a su diferenciación espacio-temporal, hasta el momento en que cada una de ellas se extingue o deja de pertenecer a la especie original para convertirse en otra nueva, esto es, en una entidad evolutiva independiente. Este es el proceso de *microevolución* y la disciplina que lo estudia en lo referente a la identificación y análisis de los mecanismos inductores del cambio es la **Genética de poblaciones**, por más que sus consecuencias sean objeto de examen por muchas otras ramas de la Biología desde sus particulares puntos de vista. La segunda parte consiste en la descripción, más o menos pormenorizada, de la *macroevolución*, es decir, la diversificación de la vida desde el momento de su aparición hasta el presente. Su objeto es proporcionar explicaciones del origen y extinción de las categorías taxonómicas de rango superior al de especie (género, familia, etc.) a la luz de los datos fósiles, teniendo asimismo la pretensión de extrapolar sus conclusiones al futuro.

Para el neodarwinismo la especie es un conjunto de poblaciones. Estas a su vez son grupos de individuos que se aparean generalmente entre sí, de manera que cada una de ellas puede considerarse como una unidad de

⁴ Digo esto en parte porque Darwin, con objeto de frenar las críticas a su teoría, adoptó en ocasiones los puntos de vista de los contrarios incorporándolos al suyo propio. Este proceso, muy forzado a veces, se hace más patente en la última edición (6ª) de *El Origen*. Así ocurrió, por ejemplo, con la idea lamarckista: «Tal proceso (*la evolución*) ha tenido lugar principalmente a través de la selección natural de variaciones de aparición sucesiva, naturaleza favorable y efecto pequeño, proceso auxiliado de forma importante por la consecuencia hereditaria del uso y desuso de órganos...» (*The Origin of Species*, 6ª edición, Dent, Londres, 1967, pág. 454).

reproducción dotada de cierta continuidad espacial y temporal. Evidentemente las diferentes poblaciones de una misma especie no son entes aislados sino que están conectadas entre sí por migración, de manera que no todos los individuos pertenecientes a una población en un determinado momento son nativos. Por el contrario las especies están reproductivamente aisladas unas de otras, en otras palabras los apareamientos interespecíficos, si es que tienen lugar, no producen descendencia a efectos prácticos. Para su estudio teórico la población se idealiza representándola por su acervo genético, que se define en cada momento como el conjunto de los genes de que son portadores los individuos que por entonces formen parte de ella⁵. La especie, por tanto, se concibe como una agrupación de acervos ligados entre sí, real o potencialmente, por el intercambio de material genético resultante de la existencia de corrientes migratorias.

La composición de estos acervos puede ser modificada por la acción de las cuatro fuerzas siguientes: 1) *Mutación*, que representa la capacidad de cambio de la información contenida en el material hereditario, siendo por ello la fuente primaria de la variabilidad genética de los acervos. El efecto de la mutación es aleatorio con respecto al medio, es decir, un determinado desafío ambiental no provoca preferentemente la aparición de mutantes que confieran a sus portadores ventajas específicas en esas particulares condiciones, aunque inevitablemente la evolución pasada impone limitaciones al tipo de información acumulada en el material genético típico de una especie y, por ello, a los cambios que ésta pueda experimentar en el futuro⁶. 2) *Migración*, a la que nos hemos referido antes, cuya magnitud expresa el grado en que los miembros de una misma especie comparten la información genética privativa de ésta. 3) *Deriva*, o fluctuación aleatoria de las frecuencias génicas como consecuencia de un mues-

⁵ El acervo genético de una población puede describirse en términos de sus componentes más sencillos (genes) o de otras entidades más complejas formadas por conjuntos de aquéllos (gametos y genotipos). En general las tres descripciones son necesarias para definir cualitativamente el acervo y aunque el nivel génico es el más simple, sólo proporciona una especificación completa del sistema cuando la composición de éste no experimenta cambios temporales. Paralelamente también es necesaria una descripción cuantitativa de los efectos genotípicos con respecto a los componentes de eficacia biológica y adaptación en el medio considerado, que puede ser referida a su vez a gametos o genes.

⁶ Algunos filósofos opinan que los cambios que obedecen a la acción de la selección natural deben ser erráticos porque la mutación se produce al azar (por ejemplo K.R. Popper en *Objective Knowledge and Unended Quest*, citados en la nota 1). No obstante es la variación del medio, a través del mecanismo selectivo, la que orienta el cambio evolutivo y aquella puede ocurrir, y de hecho muchas veces ocurre, en una determinada dirección.

Las restricciones referentes al almacenamiento y utilización de información constituyen la idea básica de «evolución por parches» expresada por F. Jacob en el capítulo 2 («Evolutionary tinkering») de su libro *The Possible and the Actual* (Pantheon Books, Nueva York, 1982), y en el 7 («Molecular tinkering in evolution») de *Evolution from Molecules to Men*, (Cambridge University Press, Cambridge, 1983, obra coordinada por D.S. Bendall).

treo impuesto por la condición finita del censo de las poblaciones. 4) *Selección natural*, a la que se atribuye la adaptación de los organismos a su entorno mediante un proceso de escogimiento de la información hereditaria, que analizaré en el apartado siguiente.

Es de notar que esta representación en función de acervos y de fuerzas capaces de modificar su composición es una aportación fundamental de mendelismo al darwinismo, otorgándole así la facultad de elaborar modelos matemáticos que permiten tratar los procesos microevolutivos de una forma general, mediante la descripción y predicción de los cambios espacio-temporales experimentados por las frecuencias de las distintas variantes genéticas. El mendelismo impone, además, un marco a la acción de las fuerzas reseñadas, condicionado por las características particulares del material hereditario constitutivo del acervo⁷.

La existencia de las tres primeras fuerzas es innegable aun cuando su importancia relativa pueda diferir de unos casos a otros, una de ellas (mutación) es una propiedad de los genes suficientemente comprobada y las otras dos (migración y deriva) son producto inevitable de la estructura poblacional de las especies. Por el contrario la intervención de la selección natural no es imprescindible y su inclusión es precisamente lo que caracteriza al neodarwinismo diferenciándolo de otras teorías evolutivas. Las posibles refutaciones deberán consistir por tanto en demostrar su ineficacia o, al menos, su escasa importancia como causante de la diversificación y la adaptación de los seres vivos.

LA SELECCIÓN NATURAL COMO TAUTOLOGÍA

El darwinismo postula que la eficacia biológica («fitness») o contribución de descendencia a la generación siguiente, es una característica que en las poblaciones varía de unos individuos a otros, y que parte de esa variación se debe a causas hereditarias. En esas condiciones se dice que la selección natural ocurre por la mayor aportación sucesoria de los más

⁷ Ciertos sectores de la biología evolucionista, en especial los de naturalistas y paleontólogos, acusan recurrentemente a la formulación matemático-estadística del neodarwinismo de partir de unos supuestos genéticos simplistas. El origen de esta inculpación puede remontarse a la disputa entre E. Mayr [«Where are we?», *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24 (1959): 1-14] y J.B.S. Haldane [«A defense of beanbag genetics», *Perspectives in Biology and Medicine*, 7 (1964): 343-359]. Es cierto que el pormenor genético de una situación particular no suele ser considerado en todos sus aspectos, pero la función de los modelos es generalizar, deslindando lo posible de lo imposible a la luz de unos determinados principios, y no describir al detalle casos concretos. Por otra parte los modelos de la Genética de poblaciones, por sencillos que puedan parecer en su planteamiento, requieren en su elaboración de las más complejas herramientas matemáticas y estadísticas disponibles.

eficaces siendo éstos, a su vez, los más prolíficos, definición cuya naturaleza tautológica salta a la vista. La noción neodarwinista, más abstracta, atribuye distintas eficacias a los diferentes genotipos y, por tanto, a los genes que los componen, redefiniendo la selección natural como reproducción diferencial de unos u otros. En general esto quiere decir que aquellos individuos con más descendientes aportarán un número mayor de ejemplares de sus genes al acervo de la población en la generación siguiente y, si las condiciones ambientales se mantienen, a los acervos del futuro. En consecuencia, las frecuencias de aquellos genes que confieran una mayor eficacia biológica a sus portadores aumentarán. La acusación de tautología sigue en pie ya que ahora eficacia y multiplicación de genes son la misma cosa. En todo caso la definición lleva consigo el que se puedan producir cambios direccionales de las frecuencias génicas de tal manera que la eficacia biológica media de la población aumente⁸, pero esto por sí sólo no constituye evolución neodarwinista en cuanto no tiene por qué conducir a una mayor adaptación⁹.

Para dar contenido al principio de selección natural liberándolo de su cariz tautológico basta con postular que existe una cierta asociación entre eficacia y adaptación, definiendo ambos conceptos independientemente¹⁰. Por adaptación se entiende la adecuación de un individuo a su hábitat, o bien la respuesta particular que un organismo da a un desafío ambiental determinado¹¹. El valor de un carácter como tal puede estimarse directa-

⁸ Aunque el pronóstico más común se refiere al cambio de la eficacia biológica media de la población, cabe también predecir el comportamiento de otros momentos de la distribución de eficacias, por ejemplo su varianza.

⁹ R.H. Brady [«Natural selection and the criteria by which a theory is judged», *Systematic Zoology*, 28 (1979): 600-621] se equivoca al pretender que la reproducción diferencial heredable no implica dirección alguna de cambio. Aunque no suponga necesariamente una adaptación creciente sí lleva consigo un aumento de la eficacia promedio de la población, dentro de las limitaciones impuestas por las propiedades genéticas del carácter y por la variación del medio.

Aunque algunos autores equiparen la evolución al cambio de las frecuencias génicas [por ejemplo R.E. Michod, «Positive heuristics in evolutionary biology», *The British Journal for the Philosophy of Science*, 32 (1981): 1-36] esta definición no explicaría en ningún momento la diversificación o la adaptación [M.A. Toro y C. López-Fanjul, «Indeterminaciones del neodarwinismo», *Teorema*, 12 (1982): 251-274].

¹⁰ Algunos autores (por ejemplo M. Ruse, citado en la nota 2) consideran que no hay tal tautología puesto que la realidad de los supuestos básicos del razonamiento neodarwinista (variación, herencia y reproducción diferencial) ha sido suficientemente comprobada. Sin embargo ello no pasa, por sí solo, de ser una mera descripción que únicamente adquiere valor predictivo cuando se acepta la correspondencia entre eficacia y adaptación.

¹¹ Esta descripción coincide esencialmente con la de Popper (*Unended Quest*, citado en la nota 1) que considera a un organismo como la solución dada a un problema específico. Algunos evolucionistas consideran la evolución como un juego en el que los diferentes individuos de una población adoptan distintas estrategias (o variantes de una de ellas) con respecto a un cambio ambiental dado (J. Maynard Smith, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982).

mente en términos de la calidad de su diseño o de su utilidad, como se hace en ingeniería, lo cual lleva consigo la posibilidad de refutar la naturaleza adaptadora de una cualidad concreta¹².

Tanto eficacia como adaptación son términos relativos de unos genotipos frente a otros y no se trata de comparar dos estrategias distintas sino dos variantes de una misma disposición. Por otra parte, cuando se asocia una determinada eficacia o cualidad adaptadora a un genotipo nos estamos refiriendo únicamente a su valor esperado en el sentido en que este concepto se aplica a las variables estadísticas¹³. En estas condiciones puede plantearse la estima de la conexión entre eficacia y adaptación a que nos referíamos antes mediante correlaciones genéticas que valoren el grado de interdependencia de ambas variables genotípicas. La selección natural actuará directamente sobre un sólo carácter —eficacia— e indirectamente sobre cualquier otro correlacionado con ella, provocando cambios en el valor medio de ambos como consecuencia de una propiedad general del material hereditario, la pleyotropía o efecto de unos mismos genes sobre distintos atributos.

Esa correlación puede ser incluso negativa y de hecho la selección natural puede provocar un cierto grado de desadaptación como ocurre con los caracteres sometidos a selección sexual¹⁴. Debe reconocerse que la mayor parte de la literatura técnica de la Genética de poblaciones se refiere casi exclusivamente a los cambios de frecuencia génica que se traducen en otros de la eficacia media de las poblaciones, sin mencionar explícitamente los cambios paralelos en la escala de adaptación, aunque estos últimos no han sido ignorados totalmente¹⁵.

Téngase en cuenta que eficacia y adaptación se definen en un medio

¹² Esta idea ha sido desarrollada por R.C. Lewontin en dos artículos de igual título («Adaptation») que son ya clásicos en el repertorio de la Biología evolucionista [*Scientific American*, 239 (1978): 157-169; *Enciclopedia Einaudi*, Milán, 1980]. Nociones semejantes han sido propuestas por G.C. Williams (*Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966), y F.J. Ayala [«Teleological explanations in evolutionary biology», *Philosophy of Science*, 37 (1970): 1-15].

¹³ La eficacia biológica de los individuos de un mismo genotipo puede considerarse como una variable caracterizada por su valor esperado (véase nota 3).

¹⁴ Aunque la relación eficacia-adaptación es de naturaleza estadística y la correlación genética que la cuantifica pueda ser positiva o negativa, este concepto no ha sido tenido en cuenta por K.R. Popper («Natural selection and the emergence of mind», citado en la nota 1). A pesar de que roza con frecuencia lo que en mi opinión sería la solución correcta, Popper prefiere aferrarse a una versión selectiva determinista de todo o nada, quizás porque su presentación resulta más fácil. Para él la selección sexual negaría la universalidad de la selección natural, cuando en realidad no es otra cosa que un aspecto de la última en que la correlación eficacia-adaptación es negativa y, por ello, propicia un cierto grado de desadaptación.

¹⁵ Por ejemplo J.F. Crow y T. Nagylaki [«The rate of change of a character correlated with fitness», *The American Naturalist*, 110 (1976): 207-213].

específico y en una población determinada y que la extrapolación apriorística a otros ambientes o poblaciones no es posible. Por ello la predicción del comportamiento espacio-temporal de la eficacia media de las poblaciones sólo puede hacerse a través del conocimiento de las vicisitudes ambientales que experimentará el hábitat correspondiente. En consecuencia el proceso de selección va siempre retrasado en un escalón con respecto a la alteración del medio en que vive la población considerada, y el mecanismo selectivo se limita a ajustar la composición del acervo genético de «mañana» de acuerdo con la información que posee sobre el ambiente de «hoy», la cual en el mejor de los casos no será completa, y puede ser totalmente errónea si las características del medio cambian radicalmente y con rapidez. La variación del medio impone, pues, la dirección en que la selección natural actúa y los individuos sólo son sujetos pasivos en un intento de búsqueda de la mejor solución posible al problema planteado por el continuo cambio ambiental. Puesto que la adaptación a un medio sujeto a variación incesante no puede ser perfecta, el sino de cualquier especie es, a la larga, la extinción.

Muchos evolucionistas suponen gratuitamente la omnipresencia de la relación eficacia-adaptación sin descender normalmente a valorarla, lo cual ha tenido y tiene desgraciadas consecuencias, pues tal comportamiento equivale a substituir el procedimiento científico por un ejercicio vano de la imaginación. Es más, si eficacia y adaptación fueran sinónimos la imputación de tautología seguiría en pie. Por otra parte un carácter, en cuanto **cantidad mensurable**, puede no ser otra cosa que un artefacto impuesto por el investigador al material objeto de su trabajo y, por esta razón, cabe pensar que la relación observada entre eficacia y carácter sea más efecto que causa, haciendo que resulte fácil confundir con una adaptación lo que es únicamente consecuencia secundaria de un proceso más general¹⁶.

En la práctica, ni eficacia ni adaptación pueden estimarse globalmente y a lo más que podemos llegar es a caracterizar una y otra por sus componentes, viabilidad y fertilidad principalmente en el caso de la primera y distintas adaptaciones particulares en el de la segunda, sin que sepamos exactamente como conjuntarlos. Para valorar la calidad adaptadora de un carácter dado hemos de suponer que su variación no tiene influencia substancial sobre la que manifiestan otras adaptaciones. Por

¹⁶ Véase el artículo de S.J. Gould y R.C. Lewontin [«The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme», *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205 (1979): 581-598] sobre la posible confusión de causas y efectos en los razonamientos evolutivos. Un excelente planteamiento del problema, en términos más técnicos, ha sido hecho por A. Robertson («The spectrum of genetic variation», en *Population Biology and Evolution*, Syracuse University Press, Syracuse, 1968, págs. 5-16, obra coordinada por R.C. Lewontin).

tanto Lewontin¹⁷ indica que debemos admitir que, de todas las posibles vías, el proceso transcurrirá por aquellas que reúnan las dos condiciones siguientes: *continuidad*, esto es que pequeñas diferencias interindividuales con respecto a una determinada adaptación parcial llevan consigo modificaciones también pequeñas de las correspondientes eficacias biológicas, y *cuasi-independencia* entre la variación que muestran las distintas adaptaciones particulares. De todo lo anterior se desprende que la conexión eficacia-adaptación debe demostrarse en cada caso y que nuestro conocimiento actual de los organismos y del medio sólo nos ha permitido su estudio en casos muy concretos, en la naturaleza y en el laboratorio¹⁸, muy particularmente en aquellas ocasiones en las que sólo un tipo de adaptación cuenta y la correlación entre ésta y eficacia es casi perfecta como ocurre, por ejemplo, con la resistencia a insecticidas o el melanismo industrial.

MICROEVOLUCIÓN

El neodarwinismo pretende que la acción de las fuerzas de migración, deriva y selección sobre la variabilidad genética producida por mutación es necesaria y suficiente para explicar y predecir los cambios de la composición del acervo genético de las poblaciones que llevan consigo directamente la mayor adaptación de éstas al medio e, indirectamente, su creciente diversificación espacial y temporal. La migración tiende a aumentar la semejanza genética entre los acervos de las poblaciones mientras que la deriva la disminuye; la selección puede ser a la vez una fuerza igualadora y diversificadora, en relación respectiva con las coincidencias y discrepancias existentes entre los hábitats ocupados por las distintas poblaciones. Esto hace difícil el análisis de casos concretos, pues

¹⁷ Artículos citados en la nota 12.

Lo específico de cada adaptación concreta ha determinado a algunos a considerar que el principio de selección natural carece de la generalidad necesaria para poder ser tenido por científico, por ejemplo R. Brandon [«Adaptation and evolutionary theory», *Studies in the History and Philosophy of Science*, 9 (1978): 181-206] y G.D. Wassermann [«Testability of the role of natural selection within theories of population genetics and evolution», *The British Journal for the Philosophy of Science*, 29 (1978): 223-242], sin pararse a pensar en la existencia de un mecanismo general (diferencias genéticas en eficacia) que es el que provoca los cambios adaptadores específicos.

¹⁸ G.D. Wassermann (citado en la nota 17) niega valor a los experimentos de laboratorio, haciendo gala de una concepción romántica del medio «natural» que pudiera parecer excesiva en un mundo en el que los cambios ambientales importantes se deben en su inmensa mayoría a la intervención humana. Por otra parte confunde la práctica de selección artificial con la observación de la acción de la selección natural en el laboratorio, la primera tiene un propósito mientras que la segunda carece de él.

migración y deriva son por sí solos capaces de inducir cambios en el acervo que simulen los que pudiera haber causado la selección.

Dentro de esta ortodoxia pueden distinguirse dos escuelas que en esencia difieren en la importancia relativa que cada una de ellas otorga a las fuerzas de selección y deriva. De una parte está el seleccionismo a ultranza, para el que la mayor parte de la variación genética que se manifiesta a cualquier nivel de observación representa, a la vez, variación para eficacia biológica y es, por tanto moldeada por selección natural. Así se relega la deriva a un papel secundario de estorbo, capaz de provocar fluctuaciones de la dirección del cambio aunque impotente para causar, salvo en circunstancias muy especiales, modificaciones importantes del resultado final de un proceso selectivo que fundamentalmente se considera determinista. En contraposición el neutralismo, aun aceptando plenamente que la adaptación es consecuencia de fuerzas selectivas, se niega a admitir sin pruebas que la existencia de cualquier tipo de variabilidad genética deba traducirse automáticamente en diferencias en eficacia y adaptación, en particular aquélla que se observa a nivel molecular¹⁹ de la cual postula que está principalmente regida por la fuerza estocástica de deriva. El nombre, un tanto sensacionalista, de evolución no darwinista no constituyó, ni siquiera en la mente de sus proponentes, una refutación al darwinismo, que sólo en su versión de mediados del siglo XX se adhirió tan incondicional e irreflexivamente al principio selectivo²⁰. El neutralis-

¹⁹ M. Kimura, principal proponente de esta escuela, comienza así el prefacio de su obra *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (Cambridge University Press, Cambridge, 1983): «Este libro representa mi intento de persuadir a la comunidad científica de que la principal causa del cambio evolutivo que tiene lugar a nivel molecular —los cambios del propio material hereditario— no es la selección darwinista positiva sino la fijación aleatoria de mutantes selectivamente neutros o cuasineutros. Esta tesis, a la que denominaré la teoría neutral de la evolución molecular, ha generado muchas controversias desde que la propuse en 1968 con objeto de explicar algunos hallazgos, entonces recientes, de la evolución y de la variación a nivel molecular. La disputa no debe sorprendernos ya que la biología evolutiva ha estado dominada durante más de medio siglo por la noción darwinista de que los órganos se adaptan progresivamente al medio mediante la acumulación de mutaciones ventajosas, y era natural que los evolucionistas esperaran que tal principio pudiera también aplicarse a nivel molecular. La teoría neutral no se opone a la idea familiar de que la evolución de la forma y la función esté gobernada por la selección darwinista, sino que considera otra faceta del proceso evolutivo en la que se pone de relieve la importancia mucho mayor que a nivel molecular tienen la presión de mutación y la deriva».

²⁰ El propio Darwin escribe en *El Origen*: «La perpetuación de las diferencias individuales favorables y la desaparición de las desfavorables es lo que he denominado selección natural o superviviencia del más apto. Aquellas variaciones que no sean beneficiosas ni deletéreas no estarán afectadas por la selección natural y, o bien permanecerán como elemento fluctuante, como quizás ocurra en ciertas especies polimórficas o, en último término, se fijarán, dependiendo de la naturaleza del órgano y de las circunstancias particulares en que esto suceda» (*The Origin of Species*, 6ª edición, Dent, Londres, 1967, pág. 81).

mo, en gran medida, es una reacción de un grupo de evolucionistas, muchos de ellos unidos por el denominador común de sus inclinaciones matemáticas, que se sienten incómodos con el conjunto de explicaciones, más o menos ingeniosas pero casi siempre improbables, proporcionadas por sus colegas procedentes del campo naturalista, tendentes a justificar las propiedades de la variación genética a la luz casi exclusiva de la selección natural²¹.

El planteamiento del neutralismo no se refiere únicamente a genes estrictamente neutros en su relación con eficacia biológica, sino a todos aquellos que en una población determinada están sometidos a fuerzas selectivas débiles en comparación con las generadas por la deriva (variación cuasineutra). Esta consideración implica la dependencia parcial de ambos agentes de cambio, por cuanto establece un nexo entre los coeficientes de selección de estos genes y la magnitud del censo de la población. Por esta razón la cuasineutralidad de un gen puede no ser una condición general sino únicamente consecuencia del censo concreto de la población en que ese gen se estudia, lo cual lleva consigo que esa cualidad pudiera perderse en el futuro o que no hubiera sido tal en el pasado.

Por su naturaleza ecléctica la teoría neutral aporta al neodarwinismo una forma de refutación, en tanto que su formulación permite elaborar la hipótesis nula, es decir, la predicción de lo que cabe esperar en ausencia de selección. Sólo así puede verificarse si la variación genética de un determinado carácter está o no ligada a diferencias en eficacia y adaptación, evidentemente dentro de los límites que marca la suficiencia empírica de la prueba. Debe sin embargo quedar claro que aceptar la neutralidad de un sistema genético concreto no lleva consigo en manera alguna la negación íntegra del neodarwinismo, excluyendo el caso, prácticamente imposible, de que tal operación abarcara la casi totalidad del acervo y que las valoraciones tuvieran lugar en una amplia gama de circunstancias ambientales. Por otra parte la hipótesis alternativa es múltiple y la escuela opuesta, para librarse de los ataques del neutralismo, ha aprovechado esta circunstancia modificando sus pretensiones cuando se le hacía difícil mantenerlas, esto es, proponiendo nuevos modelos de selección²².

²¹ La forma en que el neutralismo ha sido presentado adolece en muchas ocasiones de defectos graves. En particular algunos de los que han examinado esta hipótesis desde el punto de vista de la Filosofía de la ciencia le han adjudicado equivocadamente la pretensión de que la evolución ocurre generalmente por azar. Así lo expresan, por dar algunos nombres, R. Brandon (citado en la nota 17), G.D. Wassermann (citado en la nota 17) y A. Riddiford y D. Penny («The scientific status of modern evolutionary theory», en *Evolutionary Theory: Paths into the Future*, John Wiley and sons Ltd., Nueva York, 1984, obra coordinada por J.W. Pollard).

²² Así, la explicación seleccionista tradicional de que los polimorfismos bioquímicos se mantenían en las poblaciones por acción génica sobredominante con respecto a eficacia, fue substituida por otra en la que se pretendía que la presión selectiva dependía de la magnitud

En lo que toca a la especiación las diferencias entre ambas posiciones permanecen aun cuando, por su dificultad, los modelos sean en este caso mucho menos elaborados. Aunque existe un cierto acuerdo en considerar que la llamada especiación geográfica es aquella cuyas condiciones pueden darse con mayor facilidad, la importancia relativa de selección y deriva en este contexto sigue siendo objeto de discusión. El modelo geográfico postula que la especiación ocurre preferentemente en las poblaciones que están físicamente más aisladas del resto de las de su especie, fundamentalmente aquéllas que ocupan los márgenes de su distribución y, por tanto, en las que la fuerza aglutinante de la migración debe ser menos eficaz. Cabe suponer que en estas condiciones las fuerzas diferenciadoras, tanto de selección como de deriva, sean más intensas, la primera porque los hábitats límite deben ser considerablemente distintos de los propios de la zona central del área ocupada por la especie, y la segunda porque en estas condiciones extremas el censo será muy reducido. Ambos agentes pueden afectar la composición de la porción del acervo genético variable correspondiente a los mecanismos de aislamiento reproductor, pudiendo así interrumpirse, en mayor o en menor grado, el flujo de genes entre estas poblaciones y las restantes de su especie si alguna vez entran en contacto físico. Nótese que este modelo no predice en ningún momento que el sino de las poblaciones aisladas sea la especiación, muy al contrario lo común será que se extingan. Puede parecer más fácil que la deriva, que atañe a la totalidad del acervo y, por tanto, a la variación genética relacionada con los mecanismos de aislamiento, sea en este sentido un agente más eficaz que la selección, pues ésta última sólo puede actuar a través de una compleja trama de correlaciones genéticas entre eficacia y los distintos mecanismos. Por otra parte el aislamiento es un requisito indispensable para la especiación, pero no el único, pues la población que lo está adquiriendo debe adaptarse a su medio para sobrevivir y en la consecución de esta circunstancia la selección es la única fuerza eficaz.

MACROEVOLUCIÓN

Los restos fósiles son el testimonio más convincente y directo que poseemos en favor de la realidad de la evolución y, en este sentido, han

de las frecuencias genotípicas en la población. La razón para ello era que el segundo modelo se caracterizaba por no presentar, al menos en parte, las inconsistencias que los neutralistas habían puesto de manifiesto con respecto al primero. Esta manera de proceder puede parecer desconcertante al observador ajeno a las peculiaridades del sector pues, tanto cuando se postulaba la interpretación sobredominante como cuando se invocaba la selección dependiente de la frecuencia, las pruebas experimentales eran y siguen siendo prácticamente inexistentes.

sido utilizados con éxito en la verificación de esta hipótesis. Negar que el registro fósil es la huella de la diversificación de la vida del pasado es algo que sólo algunos grupos integristas mantienen, pero una cosa es si la evolución ha ocurrido y otra muy distinta es saber cómo ha tenido lugar. El estudio de los mecanismos evolutivos que han actuado con anterioridad a nuestras observaciones sólo puede ser objeto de conjeturas más o menos plausibles cuya comprobación total es imposible. La afirmación común aunque no imprescindible del pensamiento neodarwinista, de que los agentes causantes del cambio y diversificación genéticos de las poblaciones son necesarios y suficientes para explicar los fenómenos macroevolutivos no puede aceptarse en su totalidad, pudiendo admitirse la segunda condición sin dar por buena la primera²³. Por más que sea factible hacer predicciones macroevolutivas concretas desde el punto de vista microevolutivo, su refutación no acarrearía un cambio de teoría sino únicamente el del modelo particular utilizado.

Recientemente se ha propuesto la teoría denominada de los equilibrios interrumpidos²⁴, cuya pretensión es proporcionar una interpretación general de los datos del registro fósil distinta de la neodarwinista, manteniendo que los procesos micro y macroevolutivos son independientes, y postulando para ello un mecanismo evolutivo diferente: la selección de especies²⁵.

²³ G.L. Stebbins y F.J. Ayala [«Is a new evolutionary synthesis necessary?», *Science*, 213 (1981): 967-971] y F.J. Ayala [«Macroevolución: ¿más allá del darwinismo?», *Libros*, 15 (1983): 3-6] argumentan que microevolución y macroevolución pueden ser campos autónomos de estudio, por más que el primero esté, hoy por hoy, poco desarrollado desde el punto de vista teórico, y que el estudio de determinados aspectos macroevolutivos como los moleculares haya avanzado rápidamente en los últimos años mediante la utilización de conceptos que son, en gran medida, microevolutivos (véase, por ejemplo, la obra de M. Kimura citada en la nota 19).

²⁴ Lo esencial de esta teoría ha sido expuesto por N. Eldredge y S.J. Gould («Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism», en *Models in Paleobiology*, Freeman and Cooper, San Francisco, 1972, págs. 82-115, obra coordinada por T.J.M. Schopf) y por S.M. Stanley (*Macroevolution: Pattern and Process*, Freeman, San Francisco, 1979 y *The New Evolutionary Timetable: Fossils, Genes and the Origin of Species*, Basic Books, Nueva York, 1981). El artículo de S.J. Gould («El equilibrio "puntuado" y el enfoque jerárquico de la macroevolución», *Revista de Occidente*, 18-19: 121-148) ofrece también un resumen muy completo. Como ejemplo de textos en los que se exponen las objeciones darwinistas al modelo de los equilibrios interrumpidos pueden citarse los artículos de J. Maynard Smith [«The genetics of stasis and punctuation», *Annual Review of Genetics*, 17 (1983): 11-25] y de B. Charlesworth, R. Lande y M. Slatkin [«A neo-darwinian commentary on macroevolution», *Evolution*, 36 (1982): 474-498].

²⁵ Por ejemplo S.M. Stanley (*The New Evolutionary Timetable*, citado en la nota 24) ha sugerido que la mayor parte de las especies se reproducen sexualmente porque la tasa de especiación es mayor en líneas dotadas de reproducción sexual. Compárese esta idea con la interpretación neodarwinista del sexo (J. Maynard Smith, *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge, 1978).

El neodarwinismo ha mantenido siempre que la selección natural actúa exclusivamente sobre las diferencias en eficacia biológica existentes entre los individuos de una misma población y que la eficacia total de ésta es una función de la de los individuos que la componen, negando en este sentido la existencia de propiedades emergentes propias del grupo. De ahí el que la diversificación se considere como un subproducto de la adaptación, reduciéndose la evolución a la conversión incesante de la variabilidad genética existente entre los individuos de una misma población en variabilidad genética entre las distintas poblaciones de una especie (microevolución) y, por extensión, entre especies y entidades taxonómicas superiores (macroevolución). En esta visión es patente que la jerarquía clasificatoria tiene relativamente poca importancia frente al papel de los mecanismos que la originan, supuestos únicos. Por el contrario, el modelo de selección que propugnan los partidarios de la hipótesis de los equilibrios interrumpidos no se refiere a individuos sino a especies, y opera exclusivamente a través de las propiedades emergentes de éstas, considerándose como tales sus tasas de extinción y especiación que conducen a la adaptación uniforme de todos sus miembros²⁶, adjudicando así un papel secundario al cambio microevolutivo. La jerarquía pasa aquí a primer plano, como ocurría en las teorías dieciochescas, transformistas o no, derivadas del concepto de la *Scala Naturae* y de la noción de arquetipo²⁷. Brandon²⁸ ha distinguido con claridad las dos posturas al indicar que debe distinguirse un grupo de individuos adaptados de un grupo adaptado de individuos. -

Es cierto que conceptos tradicionales como el del bien de la especie, en contraposición al del individuo, constituyeron un problema para el neodarwinismo hasta que se propuso el concepto de eficacia biológica ampliada («inclusive fitness»), que añade a la de un determinado individuo los efectos que ésta tiene sobre las de aquellos otros miembros de la población que, en menor o mayor grado, comparten con él unos mismos

²⁶ Nótese que lo definitorio es la calidad emergente de las tasas de especiación y extinción, pues en pura ortodoxia neodarwinista ciertos grupos perduran y se especian más que otros únicamente como consecuencia de las diferencias en eficacia biológica entre sus miembros. Véase el interesante artículo de E. Sober («Holism, individualism and the units of selection», en *Proceedings of Science Association Meetings*, East Lansing, Michigan, 1981, obra coordinada por P. Asquith y R. Giere).

²⁷ Cualquier teoría evolucionista debe poder explicar el hecho de que la clasificación del mundo orgánico sea posible, aunque las justificaciones difieran de unas teorías a otras y, en consecuencia, la importancia que la jerarquía taxonómica adquiere en cada una de ellas sea distinta. En contra de lo que a veces se argumenta, ni la clasificación ocupa un lugar preeminente en la formulación neodarwinista, ni la variación es importante en ella, salvo la conectada con eficacia biológica. Ambos conceptos por más que sean atractivos para el naturalista no pasan de secundarios para el biólogo teórico.

²⁸ Citado en la nota 17.

genes. Esta idea permite el análisis de grupos en términos de las eficacias ampliadas individuales, y se ha utilizado con éxito en el estudio desde la perspectiva neodarwinista de aquellas pautas de comportamiento que aparentemente disminuyen la eficacia del individuo que las manifiesta, como puede ocurrir con el altruismo²⁹. Aunque el empleo de este concepto mediante modelos sencillos ha generado teorías del tipo de la del «gen egoísta»³⁰ con las que se ha pretendido explicar todo tipo de fenómenos olvidando lo limitado de su formulación, es también cierto que estos planteamientos han permitido obtener una serie de éxitos notables en un campo hasta entonces inexplorado y que constituía una fuente de dificultades para el neodarwinismo antes que se utilizara esta interpretación.

El neodarwinismo está tan comprometido con la hipótesis de selección individual que su refutación general le sería fatal. Con todo la puesta en práctica de esta opción no está exenta de escollos, en particular porque las consecuencias del modelo alternativo de selección de grupos sólo han sido analizadas en casos muy particulares. Para Gould³¹, uno de los principales proponentes de la hipótesis de los equilibrios interrumpidos, cada nivel jerárquico puede constituir una unidad de selección y la especie no es más que uno de ellos. Aquí puede ofrecerse una vía de refutación traducible a términos experimentales, por cuanto puede llevarse a cabo en poblaciones. Al referirse al concepto de Wright³² de selección entre «demes» (poblaciones), Gould pretende que «la vinculación de la idea de jerarquía, en tanto que desafía el carácter reduccionista del darwinismo tradicional, es una cuestión mucho más importante que la importancia relativa de un nivel particular. Nosotros enfatizamos el nivel de las especies: Wright, el de los demes». Sin embargo está claro que su comprensión del problema es defectuosa, pues la noción de Wright nada tiene de selección de grupos como consecuencia de sus propiedades emergentes sino que es el resultado de la acción de las fuerzas clásicas de mutación, deriva y selección individual sobre los acervos genéticos de estas poblacio-

²⁹ J. Tuomi y E. Haukioja [«Predictability of the theory of natural selection: an analysis of the structure of the Darwinian theory», *Savonia*, 3 (1979): 1-8] analizan cómo el concepto de eficacia biológica ampliada permitió resolver los problemas planteados por el modelo de selección de grupos propuesto por V. Wynne-Edwards (*Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Oliver and Boyd, Edimburgo, 1962).

³⁰ R. Dawkins, *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, 1976.

³¹ Citado en la nota 24.

³² S. Wright, uno de los tres fundadores de la Genética de poblaciones teórica, ha expresado recientemente su opinión de que los datos fósiles pueden interpretarse a la luz de razonamientos microevolutivos sin necesidad de recurrir a otras hipótesis adicionales [«Character change, speciation and the higher taxa», *Evolution*, 36 (1982): 427-443].

El modelo de Wright puso de manifiesto el papel creador que la deriva puede tener en el cambio evolutivo, al indicar que una especie dividida en «demes» tiene mayores posibilidades para aumentar su eficacia media que otra que no lo esté.

nes o «demes». Por todo ello parece que el mecanismo de selección de grupos, tal como lo proponen los partidarios de la hipótesis de los equilibrios interrumpidos, es poco más que una especulación imprecisa y, si se pretende que constituya una alternativa al neodarwinismo, debe definirse con más exactitud con objeto de poder ser sometido a verificación.