

SELECCIÓN NATURAL: PRESENCIA Y CONTRASTABILIDAD EN LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN

Andrés MOYA^{1,2} y *Silvia MARQUÉS*²

1. Departament de Genètica, Facultat de Biologia, Universitat de València.
C/. Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot, Valencia.

2. INVESCIT. Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia,
Facultad de Filosofía y CC de la Educación.
Avda. Blasco Ibáñez, 20. 46010 Valencia.

ABSTRACT

The theory of evolution is a complex set of theories and subtheories being natural selection the key concept in the theory. Natural selection is free of empirical content, and it is only testable when incorporates within the context of different empirical theories.

Properly, natural selection is a process that describes under what structural and functional particular circumstances of the organisms the genetic structure of a population could change, taking into account that they have different heritable properties.

At the molecular level evolution can be explained with no reference at all to natural selection, being mutations and random drift the unique parameters acting on the population of molecules. If it is true, there is at least one level where evolution can be detected without the presence of selection. In other words, evolution and selection are concepts not biunivocally related. It is possible to talk about selection without evolution and evolution without selection.

Keywords: Natural selection, Theory of Evolution, Neutral theory, Structure of scientific theories.

RESUMEN

La teoría de la evolución es una compleja estructura de teorías y subteorías, siendo clave en ella el concepto de selección natural. Tal concepto carece de contenido empírico hasta que se hace contrastable al particularizarlo dentro de las diferentes teorías componentes.

La selección natural es un proceso que describe que bajo determinadas características de los organismos en cuanto a su estructura o función, y aprovechando propiedades diferenciales entre ellos, así como la herencia de tales propiedades, se prevee el cambio de la estructura genética de la población.

La selección natural es contrastable, al menos en la escala molecular. La teoría neutral de la evolución molecular prevee la evolución de las poblaciones moleculares en un contexto donde la selección no está presente como proceso determinante. Por lo tanto es previsible predecir el cambio evolutivo a nivel molecular con hipótesis alternativas a la selección, como es el caso de la deriva genética. Al poner de manifiesto la importancia de la deriva en la evolución queda claro también que selección y evolución no son conceptos idénticos y que no hay relación biunívoca entre ellos. Puede haber selección sin evolución y evolución sin selección.

Palabras Clave: Selección natural, Teoría de la Evolución, Teoría neutral, Estructura de las teorías científicas.

INTRODUCCIÓN

Desde que Darwin escribiera “El Origen de las especies” hasta hoy es mucho lo que se ha escrito sobre el concepto esencial de su teoría: el de selección natural. La selección natural ha sido matizada desde muy diversos puntos de vista y ha sido inmensa la cantidad

de controversia a su alrededor. No pocas son las preguntas que filósofos y biólogos se hacen sobre ella: ¿Qué papel tiene realmente la selección natural en la evolución?, ¿puede haber evolución sin selección?, en qué escalas se puede presentar?, ¿cuáles son las unidades de selección?, etc.

La selección darwiniana, entendida como la reproducción diferencial de individuos con rasgos de desigual adaptación al medio, es mayoritariamente aceptada. Ahora bien: ¿por qué no extrapolar el concepto de selección natural a otras escalas diferentes de la de individuo? La estructura del argumento de Darwin, según Lewontin (1970), parece permitirlo, ya que cualquier entidad de la naturaleza que tenga variación, reproducción y herencia puede evolucionar.

La presencia de la selección natural en escalas inferiores a la del individuo es un tema de amplia polémica, especialmente respecto a si es un proceso omnipresente o tiene alternativas explicativas. Para las escuelas seleccionistas y neutralista el objeto de estudio es el mismo: el gen o unidad molecular similar. Incluso coinciden en interpretar, aunque de forma diferente, los mismos resultados experimentales. Para los neutralistas las sustituciones nucleotídicas son el resultado de la fijación al azar de mutantes casi neutros. Los seleccionistas sostienen, en cambio, que la dinámica de un alelo en una población depende de si posee alguna ventaja selectiva o no.

Tres son los objetivos del presente trabajo: Presentación de la estructura de la teoría evolutiva a partir de una concepción particular; caracterización formal del concepto de selección natural; y justificación de la selección como proceso contrastable, al menos en la escala molecular.

ESTRUCTURA DE LA TEORÍA DARWINIANA DE LA EVOLUCIÓN

A la hora de establecer la estructura de la teoría darwiniana de la evolución, es importante ver la relación existente entre la selección natural y otras partes de la teoría darwiniana. Esta es al menos la conclusión a la que llega Tuomi (1981) en el planteamiento de una estructura de la teoría en forma de un modelo dinámico multi-nivel. Con tal modelo se intenta unificar dos modelos previos de la teoría: el reticulado (Ruse, 1976) y el multimodelo (Tuomi y Haukioja, 1979). En el primero la teoría darwiniana aparece como un cuerpo lógicamente organizado en el que no todas las partes pueden ser verificadas o falsadas empíricamente. En este modelo no se describe el estatus que ocupa la selección natural. Con el segundo modelo, la teoría darwiniana es vista a diferentes niveles de abstracción. Hay subteorías que son empíricamente reducibles al nivel empírico y otras que sólo lo son indirectamente a través de otras teorías. La teoría de la selección natural es el centro de esta estructura. Es un metateorema biológico y no tiene un poder predictivo inmediato, aunque es capaz de generar modelos y teorías que pueden ser predictivos y verificados empíricamente. El modelo dinámico multinivel combina las dos concepciones previas, la reticulada y la jerárquica. Bajo él la teoría de

la evolución es una metateoría que unifica las teorías de más bajo nivel adoptando una estructura jerárquica. Estas teorías a su vez se pueden clasificar en diferentes sub-teorías que forman una estructura reticulada bajo la metateoría. Precisando un poco más la propuesta de Tuomi, la teoría darwiniana constaría de cuatro tipos de teorías.

1. **Metateoría:** La teoría de la selección natural como proceso que posibilita el cambio evolutivo. Puede presentarse como una deducción lógica (Williams, 1970) o mediante un esquema descriptivo. La selección natural es vista como un proceso que se extiende desde el nivel del individuo al de la población, aunque con esta descripción general no se nos indica los resultados específicos que tal proceso conlleva.

2. **Teorías específicas:** Representan las diferentes posibilidades lógicas de combinar la selección natural con otros factores evolutivos. Sería la combinación de la metateoría con las hipótesis auxiliares. Por ejemplo la teoría neo-darwiniana acerca de la selección natural, conecta la selección con la genética mendeliana y con las micromutaciones al azar.

3. **Modelos teóricos:** Se derivan de las teorías específicas al introducir nuevas hipótesis auxiliares. Con ellos, se intentan verificar las teorías. Son simulaciones de cambios evolutivos hipotéticos. Nos definen el tipo de resultados o consecuencias que se producen dadas unas determinadas variaciones, unas reglas especiales de herencia y/o unas condiciones ambientales específicas.

4. **Subteorías:** La teoría evolutiva como un todo se divide en diferentes ramas (desde la paleontología a la genética de poblaciones). Cada una de estas ramas enfatiza los problemas específicos de una parte de la biología que está siendo su objeto primario de estudio. De ahí que cada una de estas ramas pueda, a su vez, enfatizar diferentes aspectos de la selección natural constituyendo las diferentes sub-teorías.

La metateoría de la selección natural no predice ni explica por sí sola ningún fenómeno evolutivo sin la introducción de las hipótesis auxiliares pertinentes. De lo contrario incurriría en tautologías. El poder predictivo de la teoría darwiniana descansa sobre el contenido empírico de las hipótesis auxiliares y sobre los modelos teóricos en combinación con la lógica de la metateoría que, aunque por sí sola es incapaz para predecir, resulta necesaria en cualquier caso para la predicción.

Para Tuomi, la dinámica de la teoría darwiniana puede representarse a través de una serie de fases que incluso pueden coincidir en el tiempo. En la primera fase se formula la metateoría como una síntesis de observaciones empíricas e ideas teóricas. En la segunda se extienden las implicaciones lógicas de la metateoría a niveles teóricos más bajos, formulando con ello teorías específicas e introduciendo hipótesis auxiliares. En

esta fase es cuando la teoría darwiniana puede dividirse en diferentes programas de investigación según el rol asignado a la selección natural como factor evolutivo. En la tercera fase se realiza el análisis teórico de las consecuencias de teorías específicas mediante la formulación de modelos teóricos y su confirmación o verificación empírica. En la cuarta fase se formula la síntesis entre los diferentes programas de investigación y los diferentes dominios de la biología evolutiva. En esta fase, frente a la segunda y tercera que presentan una estructura predominantemente jerárquica, prevalece la forma reticulada. En la quinta fase hay una comparación de las síntesis de los diferentes programas de investigación.

El carácter peculiar de este modelo es tal que la teoría darwiniana se nos presenta como un cuerpo de teorías específicas y modelos teóricos, en el que las contradicciones entre teorías específicas, entre modelos teóricos y datos empíricos, constituyen la fuente de cambios dinámicos en la teoría darwiniana. Dichos cambios pueden tener lugar a cualquier nivel teórico, incluyendo el metateórico. Ya hemos visto que el valor fundamental de la metateoría es permitir la síntesis de diferentes posibilidades lógicas y un análisis teórico y empírico de ellas. Si tal nivel metateórico no se diese, la teoría darwiniana se derrumbaría en un montón de programas de investigación contradictorios. Para Tuomi la mayor ventaja de este modelo está en que se trata de una aproximación comprensiva a la teoría evolutiva. La selección se interpreta como metateoría y no requiere a ese nivel el recurso a suposiciones explícitas en torno a variación, herencia, ambiente, etc. La selección natural es un principio regulador de toda la estructura teórica, que carece de contenido empírico. Pero no por ello puede ser considerada como una tautología lógica. Sólo cuando se conecta con hipótesis auxiliares se hace factible su contrastación empírica. Es entonces cuando aparecen teorías y modelos teóricos donde la selección natural es un proceso que puede, o no, dar cuenta del cambio evolutivo.

UNA DEFINICIÓN FORMAL DE CONCEPTO DE SELECCIÓN NATURAL

Endler (1986) propone que si una población tiene: (a) **Variación** en algún atributo o rasgo entre sus individuos, (b) una relación consistente entre esos rasgos y el apareamiento, fertilidad, fecundidad y/o supervivencia, es decir **diferencias adaptativas** en la eficacia biológica; y (c) una relación consistente para esos rasgos entre los padres y sus descendientes que son, al menos en parte, independientes de los efectos ambientales comunes, es decir **herencia**, entonces: (1) la distribución de esos rasgos será diferente entre diferentes edades o estados de vida e irá más allá de lo esperado por la ontogénesis; y (2) si una población no está en equilibrio, entonces la distribución de un rasgo entre los

descendientes será predictiblemente diferente a la de sus padres.

Las tres condiciones son necesarias y suficientes para que la selección natural ocurra, y nos llevan a la deducción de las conclusiones 1 y 2. Por este motivo, la selección natural ha sido considerada como una ley, porque si las condiciones iniciales se cumplen, las conclusiones se siguen necesariamente (claro ejemplo de silogismo).

Frente a la selección natural, la deriva genética es concebida como un proceso al azar de muestreo de alelos. Las condiciones necesarias y suficientes para que se de el proceso de deriva difieren sólo en dos aspectos respecto a la definición anterior de selección natural. A saber: (1) La condición (b), relativa a las diferencias adaptativas o de eficacia, no está incluida; y (2) el tamaño de la población debe ser bastante más pequeño para asegurar que el error de muestreo sea significativo.

La selección natural y la deriva genética pueden presentarse conjuntamente en pequeñas poblaciones. La Tabla 1 resume lo que para Endler son las características diferenciales entre selección, deriva y evolución.

La evolución puede definirse como cambios acumulativos en las características de organismos o poblaciones sobre muchas generaciones, es decir, como descendencia con modificaciones. Puede ocurrir como un resultado de la selección natural, deriva o ambas, pero de cada una de ellas no tienen porqué derivarse la consiguiente evolución.

Una población está en equilibrio siempre que se mantenga en cada generación una misma distribución de frecuencia de un rasgo. Si no está en equilibrio entonces dicha población puede evolucionar, pero si está en equilibrio, evolucionará siempre que la relación entre las tres condiciones necesarias para la selección natural cambie, o siempre que entre en funcionamiento otro parámetro evolutivo.

NEUTRALISMO: UNA ALTERNATIVA EN LA ESCALA MOLECULAR AL SELECCIONISMO

Para la teoría neodarwinista de la evolución todo carácter biológico es interpretado en términos de evolución adaptativa por medio de la selección natural. Normalmente los caracteres son siempre fenotípicos. No obstante, es importante determinar hasta qué punto la evolución, sobre todo a nivel molecular, se halla o no bajo el efecto de la selección.

Cuando se ha aplicado la teoría matemática de la genética de poblaciones a la escala molecular con el objetivo fundamental de descubrir el modo de evolución de los genes, han aparecido ciertas incompatibilidades o inconsistencias con los resultados previsibles o espe-

rados según la ortodoxia darwiniana. Tales observaciones son mejor explicadas bajo el prisma de la teoría neutral de la evolución molecular. Kimura (1983), el padre de la teoría, expone sus tesis bajo cuatro observaciones y dos derivaciones.

Veamos las observaciones:

1) Para una proteína determinada, la tasa de sustitución de un aminoácido por otro es aproximadamente igual en distintas líneas filogenéticas.

2) Estas sustituciones en vez de seguir un modelo determinista, parecen ocurrir al azar.

3) La tasa total de cambio a nivel del DNA es muy alta.

4) En muchos casos los polimorfismos proteínicos no tienen efectos fenotípicos visibles ni una correlación obvia con las condiciones ambientales.

En cuanto a las derivaciones:

A) La mayoría de las sustituciones de nucleótidos acaecidas en el transcurso de la evolución deben ser el resultado de la fijación al azar de mutantes neutros —o casi neutros—, más que el resultado de una selección darwiniana positiva.

B) Muchos de los polimorfismos proteínicos deberían ser selectivamente neutros —o casi neutros— y su persistencia en una población se debería al equilibrio existente entre la aportación de polimorfismo por mutación y su eliminación al azar.

Para los neutralistas, si las mutaciones neutras son frecuentes y la deriva genética es continua durante millones de generaciones, la composición genética de una población cambiará significativamente. A este mismo nivel, la constancia de la tasa evolutiva en líneas filogenéticas muy diferentes no es para Kimura (1983) una simple confusión entre un promedio y una constante o una consecuencia de la ley de los grandes números —tal y como Lewontin le acusa—. Según él no cabe esperar que dos promedios converjan a menos que los factores que los generan sean idénticos. Dicha constancia evolutiva es interpretada como determinada por la estructura y función de las moléculas.

Si la tasa evolutiva en función de las sustituciones mutantes (k) viene definida en función del tamaño poblacional ($2N$, por ser diploides), de la tasa de fijación (u) y la tasa de mutación neutra (v), es decir sí:

$$k = 2N vu,$$

y la posibilidad de fijación de un alelo determinado que sea selectivamente neutro es:

$$u = 1/(2N),$$

pues todo alelo si es neutro tiene la misma posibilidad de fijación, entonces:

$$k = 2N vu = 2Nv \cdot 1/(2N) = v$$

Es decir, la tasa evolutiva, k , está en función únicamente de la tasa de mutación por gameto, v . Ahora

bien, si el mutante proporciona alguna ventaja selectiva, la tasa de fijación es $u = 2s$, y por tanto la tasa evolutiva k será:

$$k = 2N vu = 4N vs$$

y estará directamente relacionada con el tamaño de la población, N , la ventaja selectiva del alelo, s , y la proporción en la que el alelo con ventaja selectiva aparece en cada generación, v . Kimura (1983) trata de demostrar teóricamente que la tasa constante de evolución molecular es más compatible con el modelo neutralista que con el seleccionista. También, contra una buena parte de evolucionistas, considera como falsa la afirmación de que toda mutación ventajosa que aparece en una población se incorpora inevitablemente a la especie.

Respecto de las limitaciones funcionales cabría esperar que cuánto mayor sean éstas, mayor será la evolución en la población. Esto no es cierto y, consecuentemente, la falta de presión o restricción selectiva provoca una tasa de evolución molecular relativamente alta. Para los seleccionistas una evolución rápida en la escala molecular esconde una mejora funcional que se producirá por la acumulación de mutantes ventajosos. Para Kimura (1983), puesto que $K = v$, si de los mutantes que tienen éxito, F es la fracción de los que son selectivamente neutros frente a un resto deletéreo, la tasa de mutación de dichos alelos es Fv , y por lo tanto $K = Fv$. Si cuanto menor es la limitación funcional mayor es la posibilidad de que un alelo sea neutro (mayor es F), entonces la tasa evolutiva será mayor.

También hay opiniones enfrentadas entre seleccionistas y neutralistas respecto al polimorfismo proteínico. Para los seleccionistas, el polimorfismo se mantiene por selección equilibradora (por ejemplo la selección de los heterocigóticos y la dependiente de la frecuencia). Kimura (1983) encontrará una prueba contra la ventaja heterocigótica en la observación de abundante polimorfismo en la bacteria *Escherichia coli*. En buena parte de los genes estudiados no ha podido demostrarse consistentemente que la eficacia sea inversamente proporcional a su frecuencia (es decir presencia de selección dependiente de la frecuencia).

Pero si la selección no es responsable del mantenimiento de los polimorfismos proteínicos: ¿Cómo dar cuenta de ellos desde el neutralismo? Con *Drosophila* se ha encontrado una correlación positiva importante entre el polimorfismo de sus proteínas y el peso de sus subunidades moleculares; es decir, entre tamaño de la proteína y tasa de mutación. Tal observación no es sistemática en el hombre y otras especies, pero hay buen número de ellas acordes con el neutralismo. Estas hacen referencia al hecho de que enzimas con una única subunidad son más polimórficas que los que presentan subunidades. La explicación tendría cabida en el paradigma neutralista, ya que la necesidad de interacciones entre esas subunidades que conforman el enzima se presentaría como una limitación funcional que traería consigo la disminución de la tasa de mutación.

La estructura y la función molecular son los principales factores del polimorfismo para los neutralistas. Para los seleccionistas continúa siendo el ambiente. Kimura en su obra "The Neutral Theory of Molecular Evolution" (1983) señala repetidamente que las leyes que rigen la evolución a nivel fenotípico, selección positiva darwiniana, no están vigentes al nivel del material genético, en el que los cambios están impulsados por deriva genética. Kimura (1986), señala que a veces se indica que los alelos neutros no son relevantes en el proceso de adaptación y que por tanto no son biológicamente importantes. Pero esto es excesivamente simplificador, ya que incluso en los alelos neutrales que son equivalentes selectivamente bajo unas determinadas condiciones ambientales, pueden no serlo en otras. Es lo que se llama el efecto "Dykhuizen-Hartl" (Kimura, 1983). Se trata del potencial latente de selección que podrá llevarse a cabo bajo las condiciones apropiadas. Es decir, mutaciones neutrales que pueden ser "materia prima" para la evolución adaptativa.

Kimura (1985), dando respuesta a porqué la fijación al azar de mutaciones neutras o casi neutras prevalece al nivel molecular (incluso si la selección darwiniana, que actúa mediante la acumulación de cambios beneficiosos, parece ser tan importante al nivel fenotípico), nos señala el hecho de que el tipo más común de selección al nivel fenotípico sea el estabilizador, que elimina los individuos fenotípicamente extremos y preserva a los próximos a la media de la población. Entonces, si un gran número de aminoácidos se ven implicados en un carácter cuantitativo, una evolución molecular neutra puede ocurrir bajo una selección fenotípica estabilizadora.

En la última página de su libro nos dice Kimura que: "El dibujo de la evolución que emerge de este análisis es el siguiente. De tiempo en tiempo, la posición del óptimo de un determinado carácter fenotípico cambia debido a una modificación del ambiente, y las especies siguen dicho cambio alterando sus medias. Durante un

breve período de tiempo de cambio, se espera que ocurra una modificación de la frecuencia génica en muchos loci, pero este proceso por si mismo rara vez causa sustitución en los genes. La mayor parte del tiempo lo que predomina es una selección estabilizadora bajo la cual una evolución neutral o una fijación al azar de alelos mutantes ocurre de forma extensiva".

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos de investigación PB86-0517 y BI089-0668-C03-03 de la DGICYT y CICYT, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Endler, J. A., 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 336 pp.
- Kimura, M., 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 367 pp.
- Kimura, M., 1985. The neutral theory of molecular evolution. *New Scientists*, **11**, 41-46.
- Kimura, M., 1986. DNA and the neutral theory. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, **312**, 343-354.
- Lewontin, R., 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 1-18.
- Ruse, M., 1979. *The Darwinian Revolution*. University of Chicago Press, Chicago, 332 pp.
- Tuomi, J., 1981. Structure and dynamics of darwinian evolutionary theory. *Sys. Zool.*, **30**, 22-31.
- Tuomi, J. and Haukioja, E., 1979. Predictability of the theory of natural selection: An analysis of the structure of the darwinian theory. *Savonia*, **3**, 1-16.

Tabla 1. Algunas propiedades diferenciales, según Endler (1986), entre selección, deriva y mutación.

PROPIEDAD	SELECCION	DERIVA	EVOLUCION
Variación en los caracteres	SI	SI	SI
Diferencias adaptativas (eficacia biológica)	SI	NO	NO
Herencia	SI	SI	SI
Poblaciones pequeñas	NO	SI	NO*
Origen de nueva variación	NO	NO	SI
Equilibrio estable	SI	SI	NO
Medida de la condición (b)	Eficacia	Eficacia observada	Perdurabilidad observada

* A menos que la condición (b) no se de. Véase definición formal de Endler.