

# **EL DARWINISMO AYER Y HOY\***

**Enrique Lessa**

Sección Evolución y Sistemática  
Departamento de Biología Animal  
Instituto de Biología, Facultad de Ciencias

En el siguiente texto voy a referirme a la historia de la Evolución, concretamente desde el año 1900 hasta el presente. Pero inevitablemente tomaré en cuenta al legado del siglo XIX más en general, y luego lo que ha pasado desde entonces hasta la actualidad.

## **La revolución darwiniana.**

Voy a elegir como punto de partida a Darwin y sus ideas, pero antes quiero mencionar algunos de los precedentes más inmediatos.

Antecedentes generales de la idea de la evolución, hay muchísimos y muy anteriores a los trabajos de Darwin, por cierto. Pero en 1798, Malthus publica un muy influyente “Ensayo sobre el principio de las poblaciones”, de carácter algo catastrófico y dramáticamente pesimista, pero que tuvo influencia en la cristalización de la idea de la selección natural, curiosamente tanto en Darwin como en Wallace. Este último independientemente y a muchos kilómetros de distancia, concibió la idea en forma paralela. En el momento en que Wallace estaba leyendo el “Ensayo sobre el principio de las poblaciones” de Malthus, sufría un ataque de malaria, cuando de golpe concibió la idea de la selección natural. La influencia de Malthus parece haber consistido, en primer lugar, en la idea central de pensar en el destino de las poblaciones en relación a los recursos disponibles. En las mentes de Darwin y Wallace, naturalistas de vasta experiencia, esta aproximación sugirió que todos los individuos capaces de hacer mejor uso de los recursos tenderán a sobrevivir y dejar mayor descendencia. A su vez, las características que permiten ese éxito diferencial serán transmitidas a las siguientes generaciones y tenderán a persistir a expensas de otras menos exitosas.

La primera teoría redonda, completa y consistente sobre la evolución, fue la teoría de Lamarck. Si las cosas fuesen como decía Lamarck, la evolución ocurriría inevitablemente. Ésta teoría se publicó en su forma más completa en 1809, año del nacimiento de Darwin, por cierto. De Lamarck, así como, en menor grado, de otros pensadores que especularon sobre la posibilidad de la evolución biológica, Darwin extrajo varias ideas importantes. En primer lugar, Darwin vislumbró la posibilidad de esbozar una teoría que diese cuenta de la diversidad biológica y de su unidad subyacente. La de Darwin fue, como la de su predecesor intelectual, una teoría general y abarcadora de toda la biología. En segundo lugar, Darwin retuvo la herencia de los caracteres adquiridos del lamarckismo como una posibilidad.

Otro precedente importante es que en el año 1830 (justo antes de la partida del Beagle), se publica un libro fundamental en geología, que son los “Principios de geología” de Charles Lyell.

---

\* Versión corregida por el autor.

De ese libro, que tuvo una enorme influencia y que lo acompañó en su viaje, Darwin rescata fundamentalmente la idea del gradualismo, de que procesos de pequeña magnitud en una escala de tiempo pequeña, como la que nosotros podemos observar, pueden producir grandes efectos, con grandes lapsos de tiempo disponibles. La evolución de Darwin, en uno de sus sentidos, es el gradualismo de Lyell aplicado a la biología, aunque tiene también otras dimensiones. El gradualismo fue una de las cosas que más le criticaron sus compañeros a Darwin; le decían que era algo innecesario y que la teoría funcionaba perfectamente bien sin autoimponerse esa carga. Pero él claramente se la imponía a conciencia, y en muchas ocasiones dijo, por ejemplo, que si la explosión del Cámbrico (que se empezaba a vislumbrar por aquel entonces), la aparición casi simultánea de los grandes phyla de los vertebrados, era real y no un artefacto del registro fósil, su teoría estaba en peligro. Lo mismo sucede respecto a las adaptaciones aparentemente perfectas; él decía que si no se podía concebir o al menos demostrar un mecanismo lento y gradual guiado por la selección, para la producción de un órgano muy complejo como el ojo, su teoría estaba en problemas.

Hay entonces una combinación de dos cosas, por un lado el gradualismo formulado en el libro de Lyell, y por otro lado también hay un papel decisivo, aunque no muy explícito, de la lectura del ensayo sobre las poblaciones de Malthus, porque el gradualismo encuentra su ámbito natural en el pensamiento poblacional. En las poblaciones naturales, las variantes que están a la vista para fundar un fenómeno de competencia, son generalmente pequeñas. Entonces el pensamiento poblacional va de la mano con el gradualismo. Darwin los asimiló en un mecanismo que es la selección natural. No hay que dejarse engañar por los comentarios de Darwin más o menos tolerantes hacia otros mecanismos de la evolución, incluyendo el de la herencia de los caracteres adquiridos de Lamarck, que jamás se preocupó de descartar. Ante un problema biológico cualquiera, Darwin siempre buscaba una explicación por selección natural.

En 1859, más de 20 años después de generar la idea de la selección natural, de concebir el mecanismo, Darwin finalmente, apretado en el fondo por el manuscrito que le envió Wallace conteniendo la idea de la selección natural, decide publicar una versión abreviada de su interminable ensayo sobre la evolución, que es ese famoso libro “El origen de las especies”.

Así como Darwin y Wallace leyeron de pura casualidad el ensayo sobre las poblaciones de Malthus, y sucedió que a ambos les significó algo esa lectura, también se dió la coincidencia de que Wallace le mandó su manuscrito a Darwin. Darwin era un naturalista bien establecido, que Wallace conocía por publicaciones en sistemática y por el Viaje del Beagle, y que estaba en condiciones de comunicar el trabajo de Wallace a la Sociedad Linneana. Las sociedades en aquel momento eran más cerradas de lo que suelen ser ahora, y casi el único mecanismo de comunicación libre era a través de un miembro que considerara que el trabajo era más o menos aceptable. Darwin luego de discutir mucho con sus amigos, se resolvió a hacer dos comunicaciones el mismo día: el trabajo de Wallace y un breve resumen de sus estudios sobre la selección natural.

¿Cuándo empezó Darwin a ser evolucionista? Existen indicios fuertes de que en su formación de corte teológico, que interrumpió para realizar el viaje del Beagle, se vio profundamente influido por una especie de teología natural imperante en el momento, donde la existencia de máquinas perfectas como son los organismos, requería la presencia aunque sea invisible de quien las diseñó y las armó. De modo que el punto de partida de Darwin estaba en línea con la teología

natural. ¿Cómo ocurre la transformación hacia una teoría material de la evolución? Esto está documentado en algunos aspectos, pero no en todos.

En primer lugar una teoría general afirmando que la evolución debió haber ocurrido estaba en el ambiente; el propio abuelo de Darwin, Lamarck, y una serie de pensadores franceses ya habían escrito sobre el tema. En la época de Darwin había un evolucionismo más o menos difuso, así como la teoría más explícita de Lamarck. El proceso de transformación y de conversión al evolucionismo como tal, está menos claramente documentado en sus detalles que el proceso de concepción de la selección natural como mecanismo, que está bien definido. Es en las notas de Darwin del año 1838, donde se puede seguir el proceso. Las mismas tienen faltas de ortografía, porque él era disléxico y esas faltas de ortografía que cometía iban cambiando, por lo que se pueden hacer correlaciones con cartas que él escribía y establecer la semana precisa donde finalmente concibió el proceso de la selección natural, que fue aproximadamente en agosto o setiembre de ese año.

Entonces la concepción seleccionista, su autoconvencimiento, estaría documentado en forma precisa, mientras que la conversión al evolucionismo en general ocurrió durante el viaje del Beagle, pero no se sabe el momento preciso. Que Darwin conocía el libro de Lamarck está clarísimo, porque cuando llega a Maldonado y cree ver un tucu tucu ciego, dice que esa observación le hubiera interesado al señor Lamarck. O sea que en el año 1832 Darwin ya tenía noticias del evolucionismo francés en general y en particular de Lamarck. No está claro cuándo se produjo la transformación desde la teología natural hacia algún tipo de evolucionismo aunque sea general; sí se sabe que eso ocurrió bastante antes de la formulación de la teoría de la selección natural.

Para llegar al año 1900 hay que mencionar las siguientes cuestiones importantes. En primer lugar, en el año 1866, Mendel publica sus resultados sobre la herencia y la genética. Uno de los grandes vacíos de la teoría de Darwin, y él lo sabía, era la ausencia del conocimiento de los mecanismos de la herencia. De hecho, Darwin dedicó tiempo a experimentar sobre el tema y hasta obtuvo proporciones mendelianas en cruzamientos, cuya importancia no supo reconocer. Mendel publica sus datos, resultados e interpretaciones, en esencia un verdadero modelo abstracto de cómo se transmite la información genética. Pero esto permanece ignorado hasta principios del siglo XX. Desde el punto de vista de la comunidad científica, las leyes de Mendel son redescubiertas en el año 1900.

Otro punto hasta aquí no mencionado, es que en el año 1891, Weismann rechaza una de las contribuciones de Lamarck, que es un posible mecanismo genético, el de la herencia de los caracteres adquiridos. Descartado el principal mecanismo de adaptación en competencia con el de Darwin, la selección natural parecía destinada a predominar como proceso evolutivo.

Entrando ya el siglo XX, para completar esta sucesión de hechos, hay algunos hitos importantes que conviene mencionar. Contrariamente a lo que se podía pensar y por razones que se discutirán brevemente, el redescubrimiento de la genética, lejos de producir una sensación de satisfacción, porque finalmente se tenía a la genética que se sumaba a la teoría de la selección natural de Darwin, para completar una teoría de la evolución más satisfactoria, generó una enorme crisis. La herencia, la transmisión de caracteres discretos, tipo partículas, como alternativas mutuamente excluyentes, semillas amarillas o verdes, parecía entrar en contradicción

con el gradualismo de Darwin, donde los cambios tenían que ser imperceptibles y continuados a lo largo del tiempo. El reconciliar estos dos elementos llevó toda una generación de muy brillantes científicos, que se puso a trabajar en el tema. Había una aparente contradicción entre la nueva genética, recientemente descubierta, y el darwinismo con sus características gradualistas y seleccionistas.

Ese período de reconciliación, aproximadamente llevó desde comienzo de la década de 1920 hasta la de 1940. Ya para el primer centenario de la publicación de “El origen de las especies”, en el año 1959, la sensación había cambiado de una de confrontación entre genética y darwinismo a una sensación de satisfacción. Existía una teoría, que se llamó teoría sintética, por ese esfuerzo de síntesis y reconciliación, que finalmente había logrado incorporar los elementos fundamentales del darwinismo, la selección natural y los descubrimientos de la genética en un marco común. Fue un proceso difícil que llevó por lo menos 20 años de trabajo, si no más.

En la década del año 1960, redondeando un poco los números, aparecen los primeros grandes desafíos o alternativas a la teoría sintética. Aquí mencionaré dos nada más: la teoría neutral de la evolución molecular, de apariencia antiseleccionista, formulada por Kimura, y el modelo de equilibrios puntuados (o intermitentes) de Eldredge y Gould. Estas dos teorías son desafíos al predominio de la visión de la Teoría sintética, que se consolidó en las décadas precedentes. Y los últimos años del siglo XX, han sido de discusión y asimilación de estos desafíos en el marco de la teoría de la evolución.

La teoría darwiniana, según el famoso historiador de la ciencia Bernard Cohen, constituyó una verdadera revolución científica, por varias razones. En primer lugar, se puede decir que al igual que la teoría de Lamarck, es una teoría consistente. Si las cosas son como dice Darwin, la evolución indudablemente tiene que haber ocurrido. Pero a diferencia de ella, contiene un enorme esfuerzo de unificación de diversas disciplinas de la biología, que trabajaban en aquel entonces por líneas totalmente dispares, desde el naturalismo de los zoólogos y botánicos, hasta la biogeografía (el estudio de la distribución geográfica de los organismos) incipiente, desde el desarrollo ontogenético o embrionario hasta la anatomía comparada, etc. Además, la teoría de Darwin, a diferencia de la de Lamarck, no recurre a ideas que en definitiva están destinadas a quedar fuera de los marcos estrictos de la ciencia, como es fundamentalmente el vitalismo. Para Lamarck, uno de los elementos fundamentales en su teoría de la evolución, era el impulso interno a la perfección de la vida. Esa idea, junto con otras teorías de carácter vitalista muy en boga en Francia en el siglo XIX, incluso en el XX, por ejemplo el impulso vital de Bergson, o algunas teorías modernas también de corte vitalista como la de Grassé, estaban destinadas casi inevitablemente a salirse del marco explicativo de la ciencia. En alguna medida, el poder de la ciencia reside en las limitaciones que ella misma se autoimpone, y una teoría vitalista choca con una explicación materialista de la evolución.

La teoría de la evolución de Darwin tiene una serie de elementos originales y otros que naturalmente se encuentran en algunos de sus predecesores. Tomemos por ejemplo el concepto de evolución: la definición más breve de evolución la dio el propio Darwin, quien dijo que es “descendencia con modificación”. Esta definición tiene un interesante balance, por poseer un elemento conservador, la descendencia, la transmisión conservadora de características de una generación a otra, y un elemento de cambio, las modificaciones que ocurren de una generación a otra. Es interesante ver como luego eso se expresa en términos genéticos en el siglo XX.

Darwin hizo mucho por consolidar la evidencia de la evolución como fenómeno, más allá de sus mecanismos, acumular contundentes y diversas evidencias sobre los hechos de la evolución, las evidencias a favor independientemente de cuáles son los mecanismos subyacentes. La teoría de Darwin diverge de algunas teorías anteriores en varias cosas interesantes, aparte de la selección natural como mecanismo, que es la más nombrada. Por ejemplo, Darwin propone claramente que la vida debió haber tenido un único origen, que toda la diversidad biológica conocida debió haberse originado a partir de un único ancestro común en definitiva (dice en algún momento uno o unos pocos para cubrirse). Afirma pues la unidad de la vida por diversificación a partir de un ancestro común.

Más en general, es Darwin quien primero establece claramente, explícitamente, la idea de la evolución como proceso de divergencia a partir de ancestros comunes o de ramificación, para usar la analogía del árbol. Para Lamarck, en cambio, buena parte de la evolución ocurría por generación espontánea que se veía autoimpulsada hacia la perfección, y a veces se atascaba en alguna etapa particular o tomaba un camino lateral. Aquí no hay necesariamente una unidad de la vida, aunque si hay unidad de procesos, que independientemente en cada linaje que se genera espontáneamente, pueden llevar a la evolución.

El otro asunto fundamental, y aquí viene la referencia al libro de Lyell, es que para Darwin la evolución es lenta y gradual, es una acumulación de cambios imperceptibles a las escalas de tiempo con las que los seres humanos comúnmente nos manejamos. Una de las implicancias del libro de Lyell y de la nueva geología del siglo XIX, era que los tiempos de que se disponía para hacer operar la evolución eran mucho mayores de los que se habían aceptado hasta ese entonces.

El concepto darwinista de la selección natural merece algunas consideraciones. Los tres requisitos necesarios y suficientes para que ocurra el proceso de selección natural son: 1) Debe existir variación, tiene que haber variantes en una población cualquiera, diferentes fenotipos diríamos hoy. El tipo de variación no interesa, puede ser en caracteres morfológicos, fisiológicos, comportamentales, etc. 2) Esa variación tiene que ser, al menos en parte, aunque no necesariamente en su totalidad, heredable. Tiene que haber un componente genético de esa variación. 3) Además tiene que existir una relación consistente entre esa variación y el éxito reproductivo de los individuos. Debe insistirse en el término consistente, porque no alcanza con que de pura casualidad ciertas variantes en una generación tengan mayor número de descendientes; eso se puede dar naturalmente al azar. Tiene que ser una relación consistente, de modo que sistemáticamente la probabilidad de éxito reproductivo es mayor con ciertas características morfológicas, fisiológicas o lo que corresponda. Esa relación consistente es la que sella el fenómeno.

Si se cancela una cualquiera de estas condiciones, el proceso selectivo no puede ocurrir. Por ejemplo, si no existe la relación consistente entre la variación y el éxito reproductivo de los individuos, es decir si hay variación heredable pero no una relación consistente con el éxito reproductivo, entonces la evolución ocurre al azar, lo que se llama deriva genética.

## **Otros elementos importantes de la obra de Darwin.**

Existen algunos elementos de importancia a destacar del aporte de Darwin a la teoría de la evolución. El darwinismo es la gran teoría de la evolución del siglo XIX, no cabe duda. A pesar de los numerosos precedentes de ideas evolucionistas, es una teoría fundacional, que de hecho convierte a la biología en una disciplina histórica.

En primer lugar hay que destacar la unidad conceptual de su obra. Michael Ghiselin, aparte de ganar un premio MacArthur, fue uno de los primeros que se tomó el trabajo de leer todas las obras de Darwin y encontró que, contrariamente a la impresión general de que Darwin había perdido el tiempo con obras menores (una sobre la acción de los gusanos de tierra en la formación del suelo, otra sobre la taxonomía de un oscuro grupo de crustáceos, etc.), la producción de Darwin tiene una gran unidad. Cada uno de esos libros se dedica a explorar un aspecto crucial de su teoría. La acción de los gusanos en el suelo, por ejemplo, es un enorme ensayo detallado sobre el gradualismo, la posibilidad de que fenómenos en la naturaleza de impacto casi imperceptible en un corto plazo, puedan tener grandes consecuencias en el largo plazo.

Darwin ha aportado varias teorías específicas, muchas de las cuales quedaron relegadas como una curiosidad histórica y que han sido revividas con mucho vigor, por cierto, en las últimas décadas. Entre ellas está la teoría de la selección sexual, como caso particular de la selección natural, que desde la década del año 1960 ha sido motivo de una gran cantidad de estudios, y la teoría de la coevolución por interacción entre especies, ilustrada por el ejemplo clásico, planteado por el mismo Darwin, de la morfología de las flores y los insectos polinizadores.

Otro aspecto importante que merece ser destacado, es que la obra de Darwin representa una ruptura con el esencialismo. La visión clásica era que la especie tenía algo así como un arquetipo ideal y que las variaciones eran el ruido, lo desechable. Si se observaban variantes individuales, tenía que extraerse de ellas un arquetipo central, que representaba la verdadera naturaleza de la especie. Para Darwin, lejos de ser el ruido, la variación es la base de todo el proceso de evolución. Casi diríamos que es la señal. Inclusive, para él, desde ese ruido, desde esa variación, se produce en última instancia toda la gran diversidad de la vida.

No existe tema de biología que Darwin no haya estudiado. De hecho los fisiólogos vegetales dicen que sus experimentos en fisiología vegetal hubieran sido suficientes para permanecer en la historia, en un ámbito más acotado, porque existen experimentos clásicos de fisiología vegetal de Darwin.

En cuanto a la genética, Darwin hizo por lo menos tres cosas: En primer lugar fue socio de algunas de esas sociedades británicas de criadores de animales de raza, como por ejemplo palomas, para estudiar de cerca el proceso de la selección artificial, hasta dónde se puede llevar y cuál es su eficiencia potencial, claramente como analogía a la selección natural. En segundo lugar, ante su desesperación por no tener una teoría genética de la herencia, produjo su propia teoría, que es más una anécdota o una mancha negra en la historia de la producción darwiniana. En tercer lugar se dedicó a hacer cruzamientos, no solamente siguiendo caracteres como razas de palomas, sino también cruzamientos de plantas, donde encontró y registró una F1 y una F2 con proporciones mendelianas. Lo que sucedió es que registró los resultados, pero no logró abstraer

su significación. Por esto se ve que con los cruzamientos no alcanza; Darwin los hizo y produjo las mismas proporciones mendelianas, pero no vio lo que Mendel en esos resultados, no pudo modelar, o abstraer un modelo de herencia particulada.

Un aspecto que enfatiza Ernst Mayr, que es un gran evolucionista de nuestra época, es que Darwin instituyó, muy vinculado con el punto anterior, un verdadero pensamiento poblacional. Los procesos que ocurren a nivel de las poblaciones, de competencia entre organismos individuales, en definitiva generan, a gran escala, toda la diversidad biológica que conocemos. Parte del problema de los malos entendidos sobre la teoría de la selección natural, es por no pensarla en términos poblacionales. Por ejemplo, uno de los mayores yerros viene de la desafortunada y mal usada metáfora de la supervivencia del más apto. Una de las críticas a la teoría de la selección es la siguiente: ¿Quiénes son los seleccionados para sobrevivir? Los más aptos. ¿Quiénes son los más aptos? Aquellos que sobreviven. Así se genera una especie de círculo sin salida. En realidad, si esto se piensa basado en los tres requisitos necesarios y suficientes para que ocurra el proceso de selección natural, mencionados antes, se precisa más que la casualidad de que algunos organismos sobrevivan para ser declarados más aptos, tiene que haber una relación consistente, estadística, probabilística, entre ciertas propiedades y su éxito reproductivo. Esto hace además que la teoría de la selección natural pueda ponerse a prueba en cualquier situación particular que se quiera plantear, para ver si la relación es consistente o puramente casual.

A la vista de estos aportes del darwinismo, podemos también ingresar en el balance de los aportes del siglo XIX al evolucionismo el legado de Lamarck. El lamarckismo tiene dos grandes vertientes. Hay una vertiente que es un mecanismo preciso, perfectamente científico de la evolución, que es la herencia de los caracteres adquiridos. Este es un mecanismo que se puede poner a prueba con las herramientas de la genética. Ha resultado poco favorecido, y uno de los primeros que lo desechó, por razones de principio en realidad, no por razones experimentales, fue Weismann, quien dijo que los caracteres adquiridos a nivel somático (a nivel del cuerpo) no se pueden transmitir, porque la línea somática en el desarrollo embrionario se separa de la línea germinal, la que va a dar lugar a las gónadas y gametos, muy tempranamente. Existe una separación física que impide que las adquisiciones en un ámbito se trasladen al otro; como ilustración puede verse el siguiente ejemplo: por más que una persona practique el levantamiento de pesas, sus hijos no van a recibir esos beneficios somáticos, sino los caracteres que estén en la línea germinal correspondiente. Esta separación entre lo somático y lo germinal no es tan nítida como la plantea Weismann en muchísimos organismos, pero desde el punto de vista histórico fue una de las señales más claras de los problemas de base mecánica, para la viabilidad de la teoría lamarckista de la herencia de los caracteres adquiridos.

Pero el lamarckismo, desde mi punto de vista, es esencialmente la teoría de la tendencia interna a la perfección como motor de la evolución. De hecho, tan es así, que la herencia de los caracteres adquiridos, a un nivel muy acotado, se estudia como una posibilidad real, hoy, en laboratorios de varias partes del mundo, por ejemplo en bacterias que responden a condiciones de estrés. En el caso que se ratifique que esto ocurre, es un mecanismo genético y evolutivo como cualquier otro. En cambio el vitalismo implícito en el postulado de la tendencia interna a la perfección como motor de la evolución ha sido erradicado del evolucionismo científico. Puede, naturalmente, persistir como parte de una visión metafísica del cosmos.

También vale la pena mencionar que un gran legado del siglo XIX, aunque permaneció ignorado, o sea que en la práctica recién se empezó a apreciar en nuestro siglo, es el de las obras de Mendel. Esta obra tiene varias cosas interesantes. En primer lugar, la obra de Mendel implicó concebir un modelo abstracto de transmisión de caracteres genéticos. Estos caracteres curiosamente, contra la intuición, que dice que los hijos son más o menos el promedio de las características de los padres y una serie de cosas similares, se comportan de forma diferente. El fundamento de la teoría de Mendel es que las unidades de transmisión que llamamos alelos, son caracteres discretos, son partículas casi indivisibles que se transmiten como tales, incambiadas de una generación a otra. El nexo entre esa transmisión particulada, discreta, y la variación continua que vemos en muchas características en la naturaleza, como también entre nosotros mismos, es una de las dificultades que generó el choque entre el mendelismo y el darwinismo, de principios del siglo XX.

### **El evolucionismo a principios del siglo XX.**

¿Cómo se encontraba el tema de la evolución a principios del siglo XX? Dentro de los evolucionistas, seguían existiendo dos grandes corrientes, además ubicadas geográficamente en compartimentos casi estancos de distintos países del primer mundo. Un darwinismo ubicado fundamentalmente en los países sajones (Inglaterra, Estados Unidos), y un lamarckismo con bases fundamentalmente en Francia.

Las tendencias en el pensamiento están muy relacionadas con las improntas y esto se mantiene a lo largo del tiempo. El seleccionismo siempre ha sido muy fuerte en Inglaterra, mientras que en Estados Unidos se generaron teorías donde el azar tiene un peso importante. El propio Mayr con sus revoluciones genéticas, le da un lugar al azar en el proceso de especiación. Planteó que en la formación de las especies se producen verdaderas revoluciones genéticas indefinidas por él, pero que involucran elementos fuertemente aleatorios en el proceso, más allá de que el destino final esté regido por la selección. Esto continúa con las teorías de especiación rápida en especies de *Drosophila* de Templeton y otros investigadores americanos. Mientras que en la propia genética de poblaciones inglesa, desde Fisher hasta Ford, Haldane y más recientemente Barton, la selección tiene un papel más firme, consistente y dominante, en los procesos poblacionales y por ende en la evolución, que en teorías norteamericanas. De modo análogo, las variantes del lamarckismo persistieron y persisten fundamentalmente en Francia. Sin duda existen influencias de otras escuelas del pensamiento. La mejor morfología comparada que hay se sigue haciendo en Alemania.

Volvamos a comienzos del siglo pasado. Después de 1900 se redescubre la genética, en general en una cultura marcadamente distinta de la del evolucionismo. Este residía, por así decirlo, en los laboratorios y museos de historia natural, entre los naturalistas (los sistemáticos, los zoólogos, los botánicos, los biogeógrafos), allí se debatían las cuestiones del darwinismo y del lamarckismo. La genética se desarrolla como una especie de irrupción en laboratorios distintos, con modos de proceder diferentes, marcadamente experimentales, y con un relativo desconocimiento del evolucionismo; esa ignorancia se volvió recíproca. El modo de operar de la genética fue fuertemente modelístico, tuvo un desarrollo enorme relacionado con cómo operan los genes, cómo interactúan, cuáles son dominantes, la epístasis (interacciones entre loci en la determinación del fenotipo) antes de saber que es un gen desde el punto de vista material.

Tal vez no debería sorprender entonces que la genética, lejos de terminar de sellar el debate con el lamarckismo a favor del darwinismo, generó una gran crisis en el evolucionismo. Es cierto que la genética desechó rápidamente la herencia de los caracteres adquiridos y no cobijó tampoco el vitalismo. Pero, lejos de sumarse al darwinismo, desarrolló una teoría mutacionista de la evolución. Si la herencia es particulada y se basa en caracteres discretos surgidos por mutación, se razonó, el mecanismo de la selección natural no puede operar, la evolución no puede ser esa acumulación continua de cambios imperceptibles. Por tanto, lo único que queda como motor de la evolución es la mutación misma como base de la variación. La variación, que es brusca, discreta y particulada, se autodispone, por así decirlo, para pautar la evolución. Esa es la crisis planteada a principios del siglo XX.

Para terminar de complicar las cosas, quedaba latente otro grupo también aislado que era la muy importante escuela clásica de morfología alemana, de anatomía comparada y biología comparada evolucionista, que no se sintió ligada desde el punto de vista intelectual ni a la genética ni al darwinismo. La morfología comparada en el sentido más amplio, no se siente cómoda tratando de comprimir su visión del mundo de la evolución, a procesos poblacionales de competencia entre pequeñas variantes de las poblaciones, y tampoco está tan alejada del mutacionismo, de la genética de aquel entonces, como lo estaba del darwinismo o el evolucionismo más en general. La morfología comparada se ocupa de establecer similitudes y diferencias entre los planes estructurales de grandes grupos de organismos. En dicha tarea, el énfasis está en la comparación formal de organismos bien diferenciados. Las correspondencias de sus planes estructurales señalan un origen común, pero no sugieren ni requieren pensar, al estilo darwinista, en una serie graduada de organismos intermedios.

La aparente contradicción entre el gradualismo y la herencia particulada favoreció el surgimiento de teorías mutacionistas. Los dos científicos más importantes y más conocidos en esta línea son de Vries, que es uno de los redescubridores de las leyes de Mendel, y Goldschmidt, un famoso genetista de la Universidad de California, que también fue de los más fuertes propulsores de las teorías mutacionistas. Goldschmidt, por ejemplo, planteaba la teoría de, traducido al idioma español, algo así como “el monstruo esperanzado”. Las mutaciones generalmente producían monstruosidades, aberraciones, pero ocasionalmente podía aparecer un monstruo con alguna esperanza de ser algo mejor. La crítica más cínica del darwinismo a esa cuestión es: ¿Quién será la compañera del monstruo? Supongamos que surja un mutante así: ¿Con quién le toca perpetuar su existencia?

### **La Teoría sintética de la evolución.**

El esfuerzo de síntesis entre la genética y el darwinismo dio lugar a la llamada teoría sintética de la evolución, generada trabajosamente entre los años 1920 (con algún precedente en la década anterior) y 1945, aproximadamente. En ese período se producen una serie de libros y artículos científicos, que terminan de sellar la reconciliación entre la genética y el darwinismo de varias maneras. Una de ellas expresando el darwinismo en términos genéticos, formalizándolo mediante una expresión matemática de esas ideas. Hay que notar que Darwin, a diferencia de Mendel, expresó sus ideas de modo solamente descriptivo y cualitativo, que nunca formalizó en términos más abstractos, en términos matemáticos formales, su teoría de la selección natural.

La constitución de la teoría sintética de la evolución incluye esfuerzos en varias dimensiones; aquí se mencionarán algunas nada más. En primer lugar algunas personas se ocuparon de expresar en términos más formales la teoría de la selección natural. Formales, primero en términos genéticos, de alelos como variantes alternativas de un gen, y segundo en términos de la dinámica cuantitativa de una población sometida por ejemplo a selección. De la idea general de selección se pasó a cómo se puede medir ésta, que es por medio del coeficiente de selección, cómo opera la selección en una población natural y cómo interactúa con el azar, con las fluctuaciones de frecuencias de alelos debidas solamente al azar. Eso lo hicieron varias personas pero, principalmente hay que mencionar a Ronald Fisher, el mismo de grandes e importantes desarrollos en estadística, y a Sewall Wright.

Fisher demostró cómo la selección natural podía ser un mecanismo eficiente, cuantitativamente hablando, en una población natural. Supongamos que hay una población con dos alelos en determinada frecuencia, y uno de los fenotipos, derivados de la combinación de alelos, por ejemplo el homocigota para uno de los alelos, tiene una ventaja selectiva en el sentido darwiniano. ¿Cuán intensa tiene que ser esa presión selectiva?, o ¿Cuán diferente tiene que ser el éxito reproductivo de esa variante respecto a otras, para que prime la selección en una población natural sobre las fluctuaciones debidas solamente al azar?. Eso se puede modelar y, naturalmente, Fisher tenía las condiciones para hacerlo y produjo resultados interesantes.

Una de sus conclusiones más importantes y más influyentes, fue que las diferencias en el éxito reproductivo de las variantes (en este caso los fenotipos) no tienen que ser muy marcadas para que la selección como proceso sistemático y direccional, predomine sobre la deriva. ¿Cuán marcadas tienen que ser estas diferencias? Depende del tamaño de la población. Si el valor absoluto de la diferencia selectiva, o sea la diferencia en el promedio del éxito reproductivo de los organismos, es mayor que el inverso del tamaño poblacional, entonces la selección será un proceso eficiente; si la diferencia selectiva entre variantes, es menor que este valor aproximado, entonces las fluctuaciones debidas a la deriva o al azar de generación en generación, pueden dirigir el curso de la evolución, por encima, o a pesar de las presiones selectivas.

Ahora, si las poblaciones naturales están constituidas por grandes contingentes de organismos, si hay millones o decenas de millones de individuos en una población natural, entonces no hace falta un coeficiente de selección muy marcado, no hace falta que sea ni siquiera tan marcado como para poder medirlo en la práctica, para que la selección sea un proceso eficiente. Ese fue uno de los resultados más influyentes de Fisher, del año 1918.

Pero Fisher y Wright discutían entre ellos en una especie de diálogo muy fecundo, y el resto eran más o menos espectadores en estos esfuerzos teóricos. Poca gente podía entender exactamente cuáles eran sus puntos de acuerdo y cuáles sus puntos de discrepancia, aunque a veces fueran bastante marcados. Uno de los libros que realmente marcó un hito, en cuanto a guiar la discusión hacia una síntesis, fue de un genetista ruso emigrado a Estados Unidos, llamado Dobzhansky. Como genetista, entendía el lenguaje de la genética, trabajó muchísimo en esta disciplina; pero también era un naturalista, podía expresar en términos naturalistas los principales resultados de estos genetistas de poblaciones de corte más teórico, que tenían dificultades para expresarse en el lenguaje del resto de los seres humanos. Dobzhansky fue un gran investigador que hizo diversas contribuciones, pero uno de sus mayores aportes fue un libro de 1937, donde esboza una síntesis entre la genética y sus consecuencias a nivel evolutivo. Esta síntesis rescata lo

mejor del darwinismo, que son básicamente sus contribuciones respecto al gradualismo de la evolución, la evolución como proceso lento y gradual de acumulación de cambios en pequeñas etapas, y el seleccionismo, la primacía o por lo menos la importancia de la selección natural como mecanismo, expresado e integrado a la información y los términos de la genética. Para su obra, Dobzhansky escogió un título que refleja perfectamente su propósito de sintetizar la nueva ciencia de la herencia y el gran libro de Darwin: lo llamó *La genética y el origen de las especies*.

Dobzhansky, de hecho, hizo su propio tránsito desde una visión más mutacionista, en aquella época, de los cambios cromosómicos en *Drosophila*, donde veía polimorfismos cromosómicos de todo tipo, tamaño y color, que al principio eran desconcertantes. Él pensó que podían deberse al azar, ser neutros o efectivamente neutros, sin valor selectivo alguno. Luego, en el curso de una serie de estudios muy importantes, encontró que había una relación sistemática entre la presencia de esas combinaciones genéticas, en aquel momento a nivel cromosómico, y el éxito reproductivo de los organismos en determinadas circunstancias ambientales. Los polimorfismos cromosómicos, por ejemplo, tenían frecuencias que variaban con relación a las condiciones climáticas o aun fluctuaban cíclicamente año tras año en respuesta a los ciclos estacionales, respondiendo por lo menos en forma sistemática a presiones ambientales, comportándose bajo la influencia de algún tipo de selección. Dobzhansky fue mucho más allá de esto, y pudo demostrar que no eran los cromosomas mismos en sus cambios de orden morfológico los que estaban siendo directamente seleccionados, sino alelos ligados a esos ordenamientos, pero fue un trabajo genético expresado además en el lenguaje naturalista, en buena medida.

El segundo miembro de un famoso trío de evolucionistas, que forjaron en una mesa de café año tras año la teoría sintética, fue Ernst Mayr, nombrado anteriormente. Mayr era un sistemático, alemán de origen, aunque también pasó a residir en Estados Unidos, que se estudiaba a la variación geográfica en aves, que hizo varias contribuciones importantes a esa síntesis incipiente. En primer lugar, Mayr, fue quien consolidó e impuso la definición dominante del concepto de especie. Su libro comienza con una famosa serie de párrafos, donde dice que él es un gran admirador de Darwin--de hecho más recientemente ha estudiado su obra en gran detalle--pero una cosa con la que no concuerda es el título del libro de Darwin, "El origen de las especies". Dice que Darwin en su libro, habla de los procesos poblacionales de selección y cambio a lo largo del tiempo, descendencia con modificación, pero no habla del origen de las especies en sentido estricto, del proceso de ramificación que lleva de una especie ancestral a la formación dos o más especies descendientes. De inmediato, Mayr se asigna la tarea de proponer una teoría para explicar qué es la especie y cómo se genera, o sea que trate sobre el concepto de especie y el proceso de especiación.

Mayr, también como naturalista, empieza a entender mejor las relaciones entre el todo, el organismo como un todo, ese que estudian los naturalistas, y esa información particulada de las variantes de un gen, que estudian los genetistas. Él empieza a establecer una relación más clara y más satisfactoria para los naturalistas también. Mayr no le tiene mucha simpatía a la genética de poblaciones modelística, de hecho le llamó en más de ocasión y por escrito "la genética de la bolsa de porotos", en la que se parte de dos alelos (de porotos blancos y negros), se sacan al azar, etc... Entiende claramente que la selección opera sobre el fenotipo, sobre el organismo como tal, sobre el todo, pero la variación tiene una base a otro nivel, el genético. La selección es algo así como el resultado neto, operando sobre el fenotipo, de variaciones que son combinaciones complejas de múltiples caracteres genéticos. Su relativo desprecio se refiere a la genética de

poblaciones teórica, que típicamente considera un gen con dos alelos A1 y A2, con frecuencias determinadas, y estudia qué pasa con esos genes, como si fueran entidades aisladas del organismo. Es un desprecio un poco injusto, hay que decir la verdad.

El tercer gran contribuyente a esta síntesis fue George Gaylord Simpson, famoso paleontólogo, quien se preocupó de incorporar a la síntesis a una gran disidente potencial, que es la paleontología. La paleontología no se mueve a escalas de tiempo de generaciones (lo que ocurre de una generación a otra), puede decir poco sobre eso y por ende le importa. También, puede tender a ver la evolución como grandes fases discontinuas, con la aparición de fósiles representativos de variantes más o menos drásticamente separadas de otras variantes de la misma época. Simpson se encargó de reconciliar la información paleontológica, que él dominaba, con una visión gradualista y seleccionista de la evolución. De pasada hizo fuertes alegatos contra el vitalismo - nada parecido a una lineal tendencia a la perfección se evidencia en el registro fósil -, y también de paso intentó desechar teorías que luego sobrevivieron, como la teoría de la deriva continental.

Este trío es destacable porque tuvo importancia histórica, pero además estas tres personas literalmente se reunían a tomar café. Porque Simpson y Mayr trabajaban en el Museo Americano de Historia Natural y muy cerca, en la Universidad de Columbia, estaba Dobzhansky con su grupo de trabajo en genética. Ellos se reunían a discutir las cuestiones de la evolución y cómo marchaban sus respectivos libros sobre el tema, en una mesa de café. La síntesis no se puede trivializar en un ratito, es una teoría que llevó de dos a tres décadas de trabajo, pero Elliot Sober, un filósofo de la biología, lo resume en una sola frase, que por lo que vale merece ser mencionada: los genes mutan, los organismos son seleccionados, las especies evolucionan.

En realidad hay como dos niveles, esa dualidad que ya mencionaba Mayr. La genética habla en primer lugar del nivel donde se generan las variantes, pero la selección opera en las poblaciones, donde todo organismo compite con sus símiles. El proceso de la evolución es el resultado neto, a largo plazo. En otras palabras, Sober destaca que la mutación ocurre a nivel de los genes, rescatemos al menos eso del mutacionismo, allí está la génesis de la variación, pero son los organismos los que son seleccionados o no. Las presiones selectivas se manifiestan en ese nivel poblacional de organismos compitiendo en una misma generación por dejar descendencia, y puede existir o no una relación sistemática entre el componente genético de sus diferencias aparentes y su éxito reproductivo. Los organismos como tales no evolucionan; desde el punto de vista genético permanecen incambiados en su generación, lo que evoluciona, como consecuencia de ese proceso de competencia, son las especies o las poblaciones.

Por los años 1940 emergió lo que debe considerarse una anomalía, que es el lamarckismo soviético, el cual tiene poco que ver con el lamarckismo de corte vitalista. Es un lamarckismo, de corte mecanicista, naturalmente, donde lo que se rescata del lamarckismo original es la herencia de los caracteres adquiridos. Un tal Lisenko generó una escuela de evolución e incluso de trabajo en mejoramiento de la agricultura basada en esa teoría. Lisenko convenció al poder soviético que el ambiente y los genes debían, de acuerdo con la dialéctica, influirse mutuamente en línea con la idea de la herencia de los caracteres adquiridos. En otras palabras, la mutación misma era una respuesta adaptativa a las influencias del ambiente. En cambio, el darwinismo de la teoría sintética separa claramente un proceso no adaptativo de aparición de mutaciones (al azar en ese sentido), y un proceso selectivo que opera sobre la variación así generada, pero que no tiene

influencia alguna sobre la naturaleza misma de las mutaciones. Pero dejemos de lado esta anomalía para retomar la historia de la teoría sintética de la evolución.

En el centenario de la obra de Darwin, en el año 1959, la sensación imperante era de una gran satisfacción, por haber logrado trabajosamente en 20 o 30 años de esfuerzos, una gran síntesis de la teoría evolutiva, donde entraban distintas disciplinas, como la paleontología, la genética de poblaciones en sus aspectos más experimentales y sus aspectos más modelísticos y teóricos, la sistemática, la biogeografía. Abarcaba las distintas corrientes del pensamiento evolutivo e incorporaba algunas nuevas, que en principio habían parecido como contradictorias, porque le plantearon grandes desafíos a esa teoría. Esa teoría sintética reconcilia el gradualismo y el seleccionismo de Darwin, con la información de la genética, con la herencia particulada.

Por cierto Fisher, entre otros, se encargó de demostrar la relación que existe, desde el punto de vista modelístico, entre la variación continua en una población, por ejemplo la altura, el peso, esos caracteres que patentemente varían en forma continua, y la herencia particulada, la herencia discreta basada en alelos alternativos. Esa es una rama de la genética, llamada genética cuantitativa, donde esencialmente uno de los modelos más simples dice que la variación continua es el producto aditivo, bajo la influencia de muchos genes, de las variantes alélicas de cada uno de ellos. De modo que lo que tiene una base discreta, por influencia de múltiples caracteres de esa misma naturaleza, resulta en variación fenotípica continua, y por lo tanto eso se puede entender y modelizar del mismo modo, con variantes de los modelos basados en alelos sencillos.

### **Los grandes desafíos a la Teoría sintética.**

Esa sensación de satisfacción, de síntesis consumada, empezó a ver sus principales y más recientes desafíos en la década de los años 1960. Hay dos teorías, que realmente significaron un desafío a la Teoría sintética, que son la Teoría neutral de la evolución molecular y la Teoría de los equilibrios intermitentes o equilibrios puntuados.

La primera tiene que ver con el influjo de los grandes descubrimientos de la genética molecular, de la información sobre el ADN, sobre las proteínas, sus variaciones entre especies. Kimura, japonés discípulo de Sewall Wright, se preguntó algo que Fisher en su momento consideró, pensó desarrollarlo en detalle, y luego decidió que como no era muy importante no merecía toda su atención. Ese problema es averiguar qué sucede cuando las variantes alélicas, en lugar de ser más o menos favorables, de tener efectos positivos o negativos sobre el éxito reproductivo, son simplemente neutras. ¿Qué sucede cuando un alelo no es ni mejor ni peor que el precedente a partir del cual mutó, sino idéntico desde el punto de vista darwiniano? Esa es la teoría neutral de la evolución molecular que desarrolló Kimura. Se mencionará muy brevemente, pero constituye realmente uno de los desafíos importantes del darwinismo, porque cuestiona la importancia relativa de la selección positiva (por decirlo de alguna manera) sobre la fijación de variantes alélicas.

Kimura sostiene que buena parte de los cambios, de las diferencias que observamos entre especies, por ejemplo a nivel de secuencias de proteínas, no se deben a la acumulación de variantes favorables por encima de otras que la precedieron y eran menos favorables en el sentido darwiniano, sino simplemente a la alternancia de variantes neutras, ni mejores ni peores. No

desconoce la adaptación, incluso a nivel molecular, pero dice que a este nivel la selección positiva de variantes favorables tiene un papel relativamente acotado. Tampoco minimiza a la selección en general; de hecho la teoría de Kimura no funcionaría sin la fuerte presencia de la selección como mecanismo, pero de una selección que podríamos llamar negativa o purificadora, es decir, si una variante nueva es claramente desfavorable, va a ser eliminada. En este punto Kimura suscribe la posición ampliamente aceptada de que selección purificadora es sumamente importante.

Lo que dice Kimura, entonces, es que lo que cuenta esencialmente es neutro en su gran mayoría. Pero lo que cuenta pasa por un gran tamiz, el de la selección negativa o purificadora; para trivializarlo un poquito, la eliminación de lo malo. La selección que enfatiza el darwinismo es la selección o la fijación de lo bueno. La visión darwinista dice que los cambios que se han acumulado en el tiempo, incluyendo los que han llegado al presente, lo han hecho fundamentalmente, precisamente por ser mejores variantes de las precedentes a partir de las cuales mutaron; Kimura dice que las variantes que han llegado al presente, y que se han fijado sucesivamente en la evolución, son aquellas que simplemente no eran peores que las anteriores. Los mecanismos de fondo que subyacen a las dos visiones extremas son los mismos, son el juego entre el azar y la selección en sus distintas formas; la diferencia está en la importancia relativa de la selección positiva en el resultado final. La selección de Kimura es un tipo de selección que Darwin reconocía y a la que se le llama selección negativa, porque es una selección conservadora, que no deja colar cosas nuevas que no son suficientemente potables, por así decirlo, pero no explica la acumulación de cambio o como se fijan eventualmente las novedades.

Como buen discípulo de Wright, Kimura expresó su teoría en términos absolutamente precisos, lo cual ha sido muy favorable a la larga para el evolucionismo. Porque una teoría precisa de qué es lo que ocurre en condiciones neutrales es esencial para demostrar que los hechos se desvían de esas predicciones. Hay un ensayo muy reciente de Martin Kreitman, que se llama “La teoría neutralista está muerta, viva la teoría naturalista.” Kreitman ha sido de los que más la ha usado como hipótesis nula para demostrar, por contraste, selección a nivel molecular.

El prestarle más atención al azar en la evolución, como lo hace Kimura, representa una expansión, una propuesta de estirar un poco la visión sobre la importancia de los procesos clásicos de la teoría sintética, en un sentido que yo llamo horizontal. Horizontal porque la teoría de Kimura, si bien se expresa al igual que las teorías seleccionistas de Fisher y Sewall Wright, en términos de frecuencias alélicas, estudia procesos que ocurren a nivel poblacional. Esos alelos están flotando en las poblaciones, sólo que su curso se define no por selección, sino por azar. Entonces el nivel jerárquico en que ocurren los procesos es el mismo, sigue siendo un pensamiento poblacional, y cuando se habla de poblacional se refiere a poblaciones clásicas, compuestas por organismos individuales. La pregunta es: ¿Qué sucede con las variantes alélicas igualmente buenas o igualmente malas, neutras unas respecto a otras, en la historia de la evolución? El núcleo de la teoría sintética se puede definir por un nivel jerárquico en que operan las cosas, el de la población. Poblaciones de organismos, lo que generalmente se entiende por poblaciones. Los individuos son organismos individuales que compiten acarreado variantes de base genética. Ese es el nivel en que ocurre la evolución según la teoría sintética, al igual que la teoría de Darwin, y existe un mecanismo, un proceso privilegiado, aunque no necesariamente único, que es el de la selección natural.

A pesar de que la teoría de Kimura se refiere al destino de las variantes moleculares, alélicas, la descripción está basada en procesos de este nivel poblacional, solamente que en lugar de referirse a los procesos principalmente selectivos, le da más importancia al azar o, como se le llama en genética, a la deriva genética. Como su pensamiento está expresado en términos poblacionales, en ese pensamiento poblacional inaugurado por Darwin, se puede dirimir con comodidad la cuestión, porque la discusión está planteada en los mismos términos de la teoría sintética. Existen variantes en la población, hay selección, si esta pasa a ser cero, ¿qué sucede con las variantes?

La otra expansión de la teoría sintética, a la que se le puede llamar vertical o jerárquica, es la que plantea la existencia de otros niveles, semiautónomos al menos, donde ocurre la evolución con prescindencia, al menos relativa, de los fenómenos clásicos a nivel poblacional. Esta expansión jerárquica es más difícil de digerir. Uno de los primeros modelos que planteó este desafío, es el llamado modelo de equilibrios intermitentes o equilibrios puntuados, propuesto en 1972 por Gould y Eldredge, ambos paleontólogos. El modelo comienza por algunas constataciones y luego hace algunas inferencias a partir de ellas. Para ellos, las especies, que son la unidad base de trabajo en paleontología, permanecen esencialmente incambiables desde el punto de vista morfológico durante millones de años. Lejos de ver en el registro fósil la acumulación de pequeños cambios imperceptibles a lo largo del tiempo, lo que Gould y Eldredge ven son especies estáticas desde el punto de vista morfológico, durante millones de años. Para ellos, el cambio, que evidentemente ocurre, coincide con la especiación, con la ramificación, la formación de dos especies o más a partir de una ancestral. La imagen de la evolución clásica debería ser que a lo largo del tiempo la forma cambia a distinto ritmo y de vez en cuando se produce una diversificación, que deja como resultado dos o más especies, y así sucesivamente. La imagen que Eldredge y Gould reconstruyen del registro fósil, no es como esta. Naturalmente que hay continuidad entre las formas que se suceden, pero el cambio es instantáneo desde el punto de vista geológico.

Esos son lo que Eldredge y Gould consideraron los hechos del registro fósil, tal como ellos lo ven. De allí hacen algunas inferencias. Por ejemplo: ¿Qué sucede con la evolución clásica, a nivel poblacional, de cambios graduales e imperceptibles que se acumulan a lo largo del tiempo? Aparentemente no existe, o si existe es intrascendente. En cambio la evolución legítima ocurre coincidente con la especiación, un proceso de divergencia de especies, y es geológicamente instantánea. El éxito de los individuos en una población, parece ser intrascendente en esta visión. Pero en cambio podemos hablar del éxito de linajes que se multiplican y tal vez compiten entre sí en forma análoga a la forma como lo hacen los organismos en una población. Y aquí ellos recurren a un trabajo de un filósofo de la biología, Michael Ghiselin, el mismo que se leyó todas las obras de Darwin por cierto, que en un trabajo interesante plantea que, desde el punto de vista conceptual las especies no son clases, colecciones de entidades semejantes, agrupables por sus similitudes, sino que son individuos. Tienen unidad, un ciclo vital, nacen, a veces se reproducen y ciertamente mueren y en ese período mantienen una unidad. Esta visión coincide con lo que a nivel empírico creen encontrar en el registro fósil Eldredge y Gould.

En suma, se rescata el hecho de que la evolución es un proceso competitivo, persiste una idea de selección, pero no aplicada a la competencia entre individuos clásicos, organismos dentro de una población, sino a la competencia entre estos nuevos individuos de nivel jerárquico superior, las especies y su "lucha" por dejar descendencia, que en este caso serían nuevas especies. Esto es

un desafío, como el de Kimura, pero de otra naturaleza. De hecho el diálogo entre estas dos teorías, una referida a la macroevolución y el neutralismo de Kimura, es casi nulo. Coinciden en que discrepan con la teoría sintética, nada más. Las teorías macroevolutivas hablan de otra cosa, a otro nivel y con otros lenguajes.

En la ponderación del modelo de equilibrios puntuados aparecen una serie de cuestiones complejas como: ¿Qué es geológicamente instantáneo?, ¿dónde ocurren estos procesos?, ¿cuán completo es el registro fósil para examinar estas cuestiones? Este es un claro desafío a la teoría sintética, diferente al desafío de la teoría de Kimura. Al leer los trabajos originales, por ejemplo los de Eldredge sobre trilobites, se ve que estas especies han acumulado cambios relativamente minúsculos, por ejemplo desde un trilobite que pasa de tener 15 hileras de ocelos a una o unas pocas hileras más. Es decir que la magnitud del cambio no es necesariamente tan monstruosa como la teoría de Goldschmidt, pero sí existe un desacoplamiento entre lo que ocurre a nivel de las poblaciones clásicas, donde si es que ocurre algo no es muy trascendente, y lo que ocurre a mayor escala con los cambios de especie a especie.

Debe quedar claro es que es un desafío vertical, jerárquico, que plantea otro nivel jerárquico, *in extremis*, en sustitución del nivel clásico y en una versión más moderada además del nivel clásico. Elisabeth Vrba, que estuvo en nuestro país en el año 1998 y es una macroevolucionista, lo plantea como una adición al nivel clásico. Destaca que la vida está organizada en forma jerárquica, del gen, al cromosoma, a la célula, al organismo clásico, a la especie. En cada nivel reconocemos entidades capaces de reproducirse, de persistir (o morir) y de sufrir interacciones, que pueden o no ser competitivas, con otras entidades semejantes. Todas esas entidades, para ella, pueden ser individuos de hecho en sentido ontológico, y por tanto la selección o el azar pueden operar a cualquiera de esos niveles. La teoría jerárquica así entendida abarca todos los niveles, desde el genómico hasta los grandes grupos filogenéticos, y en cada uno de esos niveles podrían operar mecanismos esencialmente análogos. Si hay variación y esa variación tiene una consecuencia en el éxito reproductivo de los individuos, ya sean los organismos, especies, motivos genéticos o lo que sea, entonces el proceso será selectivo, con lo que algunas variantes serán más exitosas que otras. Si no hay una relación sistemática entre las características de esos individuos en sentido ampliado y su destino, su éxito reproductivo, entonces la evolución ocurrirá solamente por azar.

Vrba estudió la especiación en clases de organismos totalmente diversas, como por ejemplo primates incluyendo a los homínidos, antílopes y plantas; comprobó la ocurrencia de pulsos de especiación y extinción que son sincrónicos o cuasisincrónicos, al ritmo de cambios climáticos que ocurren en tiempos geológicos. Existe por tanto una dinámica macroevolutiva que no merece ser reducida a los procesos internos de la selección clásica dentro de las poblaciones. Lo que no es automáticamente deducible de allí, es que eso represente una alternativa a una teoría concebida para expresar procesos de cambio como los que ocurren a nivel microevolutivo.

Más allá de que hay gente que critica esta forma "macro" de pensar y otra que concuerda, ha sido difícil la asimilación de esta noción. Por ejemplo, en una población clásica es bien claro cuáles son las entidades que compiten: los organismos individuales son entidades fuertemente cohesionadas cuyo destino se juega en todo o nada, cada una de esas células y cada uno de esos genes, o pasa su acervo genético a la siguiente generación gracias a la reproducción de los individuos, o no lo pasa. Ese nivel de cohesión no es tan nítido a otros niveles. Por ejemplo a

nivel genómico, secuencias repetidas, a veces caracterizadas como ADN basura, se multiplican por sus propiedades, su capacidad y eficiencia a nivel genómico, no porque le confieren al organismo ninguna propiedad favorable (se nombran las secuencias ALU por ejemplo). ¿Cuáles son sus contrapartes competitivas?, ¿a quiénes han desplazado? El proceso selectivo implica competencia entre entidades semejantes. A nivel genómico evidentemente hay mucha plasticidad, y no es tan nítido como a nivel organizmático clásico cuales son las entidades que compiten y en qué sentido están compitiendo, más allá del fenómeno que cierta secuencia se pueda haber multiplicado en la historia de un grupo, o no, y otras han quedado con una o unas pocas copias. ¿Es la secuencia ALU más exitosa que el gen de la mioglobina, que ha sido y sigue siendo de copia única en la mayoría de los organismos? No es tan nítido el significado de esa comparación como en el caso de los organismos clásicos. Lo mismo a nivel de especies: la pertinencia, la cohesión de estas entidades que llamamos especies, y además la eficiencia del proceso de diversificación competitiva, no son tan nítidas.

Al decir que la teoría sintética es la teoría de la selección darwinista expresada en términos genéticos estamos minimizando otros aportes y otros puntos de vista; pero sin duda estamos destacando su núcleo central. Es a nivel clásico poblacional donde más claro está cómo opera y dónde se puede demostrar la eficiencia de la evolución en general, y de selección natural en particular. En el fondo la controversia con el neutralismo es de importancia relativa. ¿Cuál es el peso relativo de la selección purificadora *versus* la selección positiva de las variantes favorables, *versus* lo que queda en el medio que no es ni lo uno ni lo otro, lo neutral. La expansión jerárquica de la teoría está todavía un poco fresca como para dictar una sentencia definitiva, ya que plantea dificultades conceptuales pero también operativas. La vida está organizada en forma claramente jerárquica, sin duda, pero el nivel de cohesión que tienen las células que forman un organismo claramente no es el mismo que el nivel de cohesión que podrían tener tal vez los organismos que constituyen una especie, el destino de una célula está ligado al destino del organismo del que forma parte, y no es tan claro que sea así en el caso de un organismo que forma parte de una especie. Forzando un poco las cosas, la especie sobrevive porque sobreviven los organismos que la componen y no al revés, mientras que las células sobreviven porque pervive el organismo en gran medida. La cohesión genética, la identidad genética en el caso del organismo es muy clara: todas sus células son genéticamente idénticas y por lo tanto el éxito de una es equivalente al de otra, lo que no ocurre en el caso de los organismos que componen una especie. O sea que hay dificultades por razones de cohesión, y hay problemas de eficiencia. ¿Cuánto puede hacer la selección en procesos como los de génesis y sustitución de especies, a ritmos del orden de un recambio cada varios millones de años? ¿Cuán eficiente puede ser para generar la diversidad y adaptación que conocemos?

### **El seleccionismo contraataca.**

Para terminar mencionaré que el seleccionismo y la teoría sintética no se han quedado de brazos cruzados ante estos desafíos, sino que ha habido respuestas y bien interesantes. Por ejemplo, Martin Kreitman ha iniciado una línea de trabajo sobre la forma de medir los efectos de la selección a nivel molecular, a nivel del ADN. Sucede que la selección deja una huella característica en las secuencias de ADN que permite reconocer su efecto en el pasado. Existen huellas digitales de la selección, cuando se tienen las secuencias de ADN, como lo constató Kreitman, en el gen de la alcohol deshidrogenasa de *Drosophila*, y esa huella es distinta a la que

deja el azar, la deriva genética de Kimura. La diferencia solo puede reconocerse porque hay una predicción sobre la base de la teoría neutralista de Kimura, y se puede notar una desviación consistente en un sentido, solamente explicable por la acción de la selección.

En cuanto a la selección de especies, hay dificultades de distinto tipo para aceptarla como un proceso viable y relevante. Están las ontológicas, que tratan de si las especies son o no son individuos. Hay también limitaciones operativas: por ejemplo cuando se planteó la teoría, una de las inferencias era que las adaptaciones del organismo, toda la diversidad de adaptaciones fisiológicas, morfológicas, comportamentales de los seres vivos, debían ser el producto de selección de especies y no de selección clásica entre organismos. John Maynard Smith, que es uno de los grandes evolucionistas del siglo XX, hizo una de las críticas más demoledoras y sencillas en el siguiente sentido. Aceptemos la propuesta de que las adaptaciones de los organismos en cualquier especie que queramos estudiar (que involucran centenares o miles de propiedades, desde la morfología a la fisiología del comportamiento) son producto de la selección de especies. Tenemos un problema y es que si las especies, la duración de cada generación en este proceso poblacional a un nivel macro, es de millones de años, nos faltan generaciones. No podemos generar esa riqueza de adaptaciones a tantos niveles, desde las que estudian los biólogos celulares, hasta las que estudian los etólogos que ostensiblemente poseen los organismos sobre la base de unas pocas generaciones, que es lo que ocurre en 10, 15 o 20 millones de años. Esa es una crítica seria. Existen otros que critican la misma idea de que el registro fósil normalmente está formado por especies incambiadas por millones de años que se sustituyen rápidamente, como proponen Eldredge y Gould. Pero estas críticas se vuelven críticas de frecuencia relativa: cuántos casos pueden documentarse de una u otra manera, y cuántos son debidos a que el registro es incompleto o a que las cosas han ocurrido realmente de esa manera.

Respecto al papel de la selección natural, se puede decir en alguna medida que el neutralismo dejó como herencia la idea de que la selección es a veces menos importante de lo que se pensaba. Es decir, esa idea instintiva del biólogo, de que si algo ocurrió es porque la selección debe haber operado, no es necesariamente así, hay que examinarla con más cuidado caso por caso. El azar opera permanentemente en las poblaciones también. En ese sentido, “la selección es menos importante.”

Pero a la vez, y en este contraataque del seleccionismo se ve bien claro, la selección es mucho más importante y eficiente de lo que Darwin jamás imaginó. Consideremos un ejemplo de lo antedicho: los estudios de Peter Grant sobre los pinzones de Darwin, demostraron que cambios morfológicos comparables a los que se observan entre especies, a los que cualquier ornitólogo no dudaría en calificar como típicos de especies cercanamente vinculadas, pueden ocurrir en las poblaciones naturales en el correr de un ciclo del Niño, 4, a 6 años. Más aún, Peter Grant puede establecer el porqué ocurren los cambios y a esta altura puede decir cuando se pase de la fase de la Niña a la fase del Niño, en qué sentido la población de la isla Genovesa de las Galápagos va a modificar su pico, sus dimensiones, cuáles son las presiones selectivas--en este caso variaciones de los alimentos disponibles--y cómo cambian con los ciclos climáticos llevando a que ciertas morfologías se vean favorecidas en ciertas circunstancias y no en otras. Y a su vez Grant se cuidó de evidenciar que se cumplen todas las condiciones del proceso de selección. Hay variación, hay herencia, y hay una relación sistemática entre la supervivencia y reproducción y esas características morfológicas; en suma, hay selección natural. Entonces la selección natural, a nivel por ejemplo morfológico, se puede estudiar en períodos de tiempo mucho menores de los

que Darwin jamás imaginó. En ese sentido, la selección natural, a la vez que se ha vuelto menos importante al ceder espacio para los cambios neutrales, se ha vuelto más importante y más eficiente de lo que jamás se imaginó.

En resumen, estamos en un período de asimilación de algunas críticas o desafíos. Me gusta la palabra desafío porque con la crítica va también el desafío de incorporar un enorme cúmulo de información nueva que jamás se hubiera imaginado, pensando por ejemplo en el nivel molecular, o aún en el nivel morfológico. Igualmente, el detalle de los estudios sobre el comportamiento de los organismos nos desafía con una enorme cantidad de información cuya asimilación no es necesariamente trivial. Estamos en una fase de comprensión del verdadero significado de algunos de los desafíos, y un esfuerzo más continuo de síntesis, y no tanto de destrucción de esa síntesis y formulación de una teoría alternativa. Sin duda que, en retrospectiva, los aportes de Darwin siguen siendo fundamentales y fundacionales. Sin duda también que la enorme acumulación de información novedosa de la biología, desconocida hasta hace poco tiempo, y algunos modelos alternativos interesantes nos plantean muchísimas cosas para hacer en la teoría de la evolución de aquí en más. Lejos de la sensación de que todo queda explicado por la teoría sintética, que todo está, se siguen encontrando cosas interesantes para aportar a esta obra, y la realidad biológica nos bombardea permanentemente con cuestiones que merecen la atención desde el punto de vista evolutivo.

Imaginemos que Darwin pudiera ver hoy el panorama de la teoría evolutiva. ¿Qué rechazaría? ¿Qué le llamaría la atención? ¿Qué le resultaría natural? ¿Con qué se sentiría más incómodo? En esta situación imaginaria, creo que Darwin se sentiría más cómodo, por ejemplo, con esa especie de reticencia a aceptar la formulación algebraica de los naturalistas. Le caería bien lo que dice Mayr de que la genética de poblaciones es la genética de la bolsa de porotos. Él era simplemente un naturalista y la reticencia a modelizar, formalizar y cuantificar, que existe, que no es necesaria pero tiende a predominar en el naturalismo, creo que es un rasgo típicamente darwiniano. A pesar de que el mecanismo que él concibió era expresable en términos más precisos y más explícitos, Darwin siempre lo manejó en términos cualitativos. Por otro lado, Darwin se vería agrado, primero porque una teoría genética, finalmente más aceptable que la que el mismo propuso un poco arrinconado contra las cuerdas, no solamente haya sido encontrada sino que también resultara compatible con su teoría, pero no creo que incursionaría en los debates matemáticos o en las ecuaciones diferenciales para preguntarse sobre las probabilidades de fijación de una variante aleatoria. En ese sentido estaría más del lado de Mayr que de Dobzhansky, que es un intermedio y ciertamente el más modelístico de los dos en genética de poblaciones. Le chocaría sin duda toda versión del saltacionismo, todo lo que sean saltos o versiones no poblacionales. No me animo a conjeturar sobre lo que pensaría Darwin acerca de hipótesis sobre variaciones a nivel genómico, como la del gen egoísta, porque es un universo que no era ni siquiera imaginable en su época. Se sentiría satisfecho ante quienes rescatasen el gradualismo y el seleccionismo que son realmente la esencia de sus teorías. Además, como bien lo dice Mayr, hubo teorías de Darwin que esperaron pacientemente, si es que las teorías tienen paciencia, más de 100 años para ser rescatadas y revitalizadas, como la teoría de la selección sexual, que es una variante de la selección natural pero tiene una importancia enorme (no hay prácticamente etología moderna sin selección sexual), y que dormitó más de 100 años. Algo semejante ocurrió con la teoría de la coevolución, que fue amablemente tolerada pero no atendida como se merece hasta hace un par de décadas. Darwin dedicó un libro entero a todos estos temas, pero quedaron como una anécdota hasta nuestros días.

**Apéndice: cronología mínima**

- 1798 Malthus, “Ensayo sobre el principio de población”.
- 1809 Lamarck, “Filosofía zoológica”; nace Darwin.
- 1830 Charles Lyell, “Principios de geología”.
- 1859 Darwin, “El origen de las especies”.
- 1866 Mendel publica sus resultados.
- 1891 Weismann rechaza la herencia de los caracteres adquiridos.
- 1900 Mendelismo redescubierto.
- 1920-40 Teoría sintética.
- 1953 Watson y Crick, la doble hélice.
- 1968 Kimura, teoría neutral de la evolución molecular.
- 1972 Eldredge y Gould, equilibrios puntuados (intermitentes).

21 de setiembre de 1999.