

LICENCIATURA
Biología

problemas actuales
en la teoría de la
evolución
Raul Gabriel Benet Keil

junio 1937



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

contenido

presentación

capítulo I

hacia una caracterización de la síntesis moderna de la teoría de la evolución.

1

capítulo II

entidades, patrones y procesos en el nivel genético y epigenético

26

capítulo III

las especies: su realidad, su origen y su papel en la evolución

43

capítulo IV

distribución diferencial de entidades por encima del nivel de la especie

59

capítulo V

hacia una teoría jerárquica de la evolución

69

glosario

bibliografía

capítulo I

**hacia una caracterización
de la Síntesis Moderna de
la Teoría de la Evolución**

PRESENTACION

La evolución es el progreso adaptativo de los seres vivos, minúsculo pero inexorable, dirigido por la selección natural; y esta no es otra cosa que la lucha por la subsistencia y la sobrevivencia de los más aptos.

Lo anterior es cierto, excepto si se toma en cuenta que la evolución no necesariamente implica progreso, que la adaptación ni siquiera se puede definir, que el cambio evolutivo importante no parece ser minúsculo, que el proceso no es necesariamente continuo, sino que ocurre "en paquetes", que la selección natural no es la única fuerza importante en la evolución, y que la 'lucha por la subsistencia' y la 'sobrevivencia de los más aptos' son frases más cargadas de ideología que de rigor científico.

En el presente trabajo pretendo mostrar algunos de los problemas que están siendo debatidos en el seno de la teoría evolutiva darwinista, problemas que no ponen en duda ni remotamente el hecho de la evolución, sino que se refieren a nuestra comprensión de la forma en que esta ha procedido.

Este trabajo emana sobre todo del Seminario de Polémicas Contemporáneas en la Teoría de la Evolución, que en la Facultad de Ciencias de la UNAM he venido impartiendo desde hace tiempo, bajo la coordinación de Ken Oyama y con la colaboración de Ana María Escalante, de quienes he aprendido mucho de lo que se de evolución, y quienes me han brindado una amplia solidaridad y colaboración para la realización de este trabajo.

Para que mis ideas sobre la evolución hayan llegado al estado en el que se encuentran, también han influido fuertemente las discusiones y cursos con otros compañeros de la Coordinación de Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias, particularmente con Oscar Chávez Lanz y Carlos Frago González, así como con otros compañeros de la Facultad, entre ellos Adolfo Olea Franco, Sergio Hernández Verdugo y Luis Eguiarte Fruns.

Las ideas que subyacen en este trabajo están muy basadas en las publicaciones de Stephen Jay Gould, Niles Eldredge y Elizabeth Vrba, quienes consideran que para entender la evolución es necesario partir de que es un problema complejo, y que es necesario expandir la teoría de tal manera que se tomen en cuenta procesos que les ocurren a entidades biológicas en una serie de niveles jerárquicamente ordenados.

La cantidad de puntos que se debaten en torno a la evolución es grande, y crece a saltos. Pretender abarcar todos los puntos sería una utopía. He excluido algunos puntos fundamentales, sobre todo porque mi conocimiento sobre ellos es aun menor que el que tengo sobre lo que aquí escribo. Algunos de los problemas importantes a los que no les entro son la sociobiología (aunque parto de que no es sino una ideología), el de la teoría neutra de la evolución molecular (a la que considero correcta, y consistente con todo lo que menciono en esta tesis), el neolamarckismo, etc.

Este trabajo pretende ser una contribución en contra del dogmatismo reinante en torno a la Síntesis Moderna de la Teoría de la Evolución, que permea la mayoría de los cursos de biología, desde la secundaria hasta el doctorado, y también muchos de los programas de investigación en biología. En la medida que la ideología y mitología que emanan de la teoría de la evolución neo-darwinista rebasa los límites del trabajo en biología, influyendo en la concepción cotidiana que del mundo se hacen incluso los no-biólogos, espero poder contribuir también en ese nivel a desarraigar el dogmatismo existente.

INTRODUCCION.

Algunos de los autores de este siglo que sin duda han jugado un papel central en la conformación del pensamiento evolutivo actual, y en quienes es posible ubicar el origen de gran parte de los puntos que hoy se debaten, son Ronald A. Fisher, Sewall Wright, Theodosius Dobzhansky, Jorge Gaylord Simpson y Ernst Mayr. Con la intención de presentar una breve caracterización de la Síntesis Moderna de la Teoría de la Evolución (1940-), a continuación discuto algunas de las concepciones de esos autores, tratando de entender qué pensaban de las entidades que intervienen en la evolución (los genes, los genotipos, los organismos, las poblaciones, las especies); de los procesos que actúan, como la mutación, la migración, la selección natural, la deriva génica, la formación de especies; también busco entender cómo es que esos autores interpretaban los patrones macroevolutivos a la luz de sus propios planteamientos. Por otro lado, pretendo mostrar algunos elementos de las transformaciones que han sufrido las ideas presentes en la Síntesis Moderna a lo largo del tiempo.

Otros autores han sido también muy importantes en ese periodo, como Chetverikov, Ford, Rensch, Haldane, Stebbins etc. Sin embargo, la influencia de algunos de estos autores se muestra sobre todo en algunas áreas particulares (Ford en la ecología, Rensch en la paleontología, Stebbins en plantas, etc.), mientras que la influencia de los autores a los que me referí más arriba, y que desarrollo a continuación, se refiere, a mi modo de ver, al conjunto del pensamiento evolutivo, y han sido influyentes en todas las áreas.

Muchas de las ideas del presente capítulo están influenciadas, o bien son explícitamente propuestas por Stephen Jay Gould, particularmente en su artículo *The Hardening of the Modern Synthesis* (1983), o por Niles Eldredge en *The Unfinished Synthesis* (1985), y por otras obras de esos autores. También tomo ideas de Waddington (1968), Provine (1983, 1986a), Northon (1983) y sin duda de muchos otros.

LA TEORIA EVOLUTIVA DE R. A. FISHER.

-EUGENESIA. Fisher, antes que evolucionista o estadístico, fue eugenista (Norton, 1983 p 20-22) El interés de los eugenistas era el perfeccionamiento de la humanidad mediante el mejoramiento genético. No creo que sea necesario abundar aquí sobre el significado profundamente ideológico de tales intenciones, basta apuntar que la eugenesia es pilar del nazismo y otras prácticas criminales. Según Norton (op. cit.), Fisher se convierte en evolucionista con el fin de

desarrollar la eugenesia. Se preocupó por aquellos problemas de la evolución relacionados con el mejoramiento, el "perfeccionamiento" de una especie, la humana, y no le preocupaban tanto otros problemas, como fuerzas evolutivas que no provocaran "avance" o mejora, o el problema de la especie, etc.

La eugenesia era defendida por Galton, Pearson, Weldon, etc., todos seguidores de Darwin, no sólo en cuanto a la búsqueda de la selección natural como fuerza preponderante en la evolución, sino también en cuanto a los intereses del social-Darwinismo. Esos autores se autonombraban biometristas, y trataban de mostrar que la variación continua era heredable, y que era la materia sobre la que podría actuar la selección natural. También estaban interesados en mostrar la validez de la "ley de la herencia ancestral" la cual establece que ciertos rasgos, como la inteligencia, se van añadiendo generación tras generación. El desarrollo del Mendelismo vino a cuestionar fuertemente la validez de las suposiciones de los biometristas al proporcionar lo que en un principio se pensó eran las bases de la discontinuidad de la variación heredable, a lo Bateson (eterno contrincante ideológico de los biometristas). A partir de la segunda década de este siglo, Fisher trató de mostrar, mediante un tratamiento estadístico apegado al utilizado por los actuarios, que la herencia Mendeliana ('particulada') era compatible con el Darwinismo. Muchos evolucionistas han considerado que esa fue una de las principales contribuciones de Fisher al pensamiento evolutivo (incluyendo a Sewall Wright 1932, con quien polemizó durante el resto de su vida acerca de temas centrales en la teoría de la evolución). Otros autores, como Morgan, Chetverikov, Lin, etc. jugaron también un papel importante en la síntesis entre Darwinismo y Mendelismo.

FISHER Y EL TEOREMA FUNDAMENTAL DE LA SELECCION NATURAL.

En el libro de Fisher *The Genetical Theory Of Natural Selection* (publicado por primera vez en 1930 y en segunda edición en 1958), parece confirmarse la tesis de Northon (1983) de que lo que a Fisher le preocupaba era la fuerza evolutiva que provocara el perfeccionamiento de las especies, particularmente la especie humana. Eso se confirma al leer lo referente al capítulo de la selección natural, y sobre todo en el Teorema Fundamental de la Selección Natural (p. 37): "La tasa de incremento en adecuación de cualquier organismo en cualquier momento es igual a su varianza genética en adecuación en ese momento". Fisher concluye de su teorema que la adecuación se perfecciona continuamente. En la pag. 39 escribe: "...el mejoramiento biológico ocurre hasta el final de la existencia de las especies", y en muchas otras partes

de su libro habla del 'incremento progresivo continuo de todas las especies de organismos'.

Segun Fisher, el Teorema Fundamental muestra que la adecuación de las poblaciones tiende a aumentar indefinidamente, llegando al extremo de compararlo con la segunda ley de la termodinámica. En la pag 39 de su libro se lee: "El profesor Eddington ha hecho notar que 'la ley de que la entropía siempre crece...mantiene una posición suprema entre las leyes de la naturaleza', no es poco instructivo que una ley tan similar mantenga la posición suprema entre las ciencias biológicas".

Es muy claro su interés por mostrar el papel "positivo" de la selección natural, en una época en la que se le había relegado a ésta como un agente "purificador" o en el mejor de los casos "estabilizador". El intento me parece muy valioso, y muy trascendente para el rescate del Darwinismo. Lo que no es aceptable es que se pretenda reducir el conjunto de la evolución a ese mecanismo.

CRITICAS AL TEOREMA FUNDAMENTAL DE LA SELECCION NATURAL.

La crítica inmediata al TFSN fue formulada por Sewall Wright en su revision al libro de Fisher, aparecida en agosto de 1930 en el Journal of Heredity, y reproducida por Provine (1986b p.349-356). La crítica de Wright al libro de Fisher puede resumirse en los siguientes puntos:

-El papel de la mutación. Para Fisher, la mutación no juega otro papel que el de la incorporación de variación minúscula sobre la que la selección natural actúa. Para Wright, puede ser importante otro tipo de mutaciones, como las llamadas aberraciones cromosómicas y las poliploidías, que pueden intervenir en la formación de nuevas especies, con bases no necesariamente adaptativas.

-El significado que le atribuye a la 'varianza genética en adecuación'. Para Fisher, lo que importa, segun se establece en la misma página en donde plantea su TFSN, es la suma de las contribuciones individuales de todos los alelomorfos ($2p\alpha; dt\Sigma'(2p\alpha)=Wdt$, etc). Wright plantea que esto puede ser cierto sólo en el caso de que las relaciones del tipo de la dominancia y la epistasis fueran completamente inexistentes, es decir, que en realidad el valor de adecuación del genoma fuera aditivo y no interactivo, como lo considera Wright. Él sostiene que la pleiotropía y la epistasis tienen una gran importancia en la determinación de los fenotipos, por lo que pone énfasis en los organismos, mientras que Fisher atiende solo a los genes.

-La tercera crítica, sin duda la más importante para Wright, fue que "... a lo largo del libro, Fisher ignora el papel de la endogamia como factor que lleva a la diferenciación no

adaptativa de un grupo local..." (1930, p 350). En una carta de Wright a Fisher, del 3 de febrero de 1931 (Provine 1986 b, p 72), se lee algo que yo no puedo tomar sino como un sarcasmo:

"...Creo que si el teorema de la pag 39 se hubiera establecido con sus cualificaciones: 'la tasa de incremento en adecuación de cualquier organismo en cualquier momento es igual a su varianza genética en adecuación en ese momento, excepto en la medida en que es afectada por la mutación, migración, cambio en el ambiente y efectos de muestreo...".

Es interesante notar que las diferencias entre Wright y Fisher no se encuencan en el terreno cuantitativo, en donde los modelos matemáticos concuerdan plenamente sino en el conceptual: Fisher es, desde un principio, panseleccionista, mientras que Wright es en esa época, más "pluralista", en cuanto a las fuerzas que considera importantes en la evolución (ver más adelante).

Además de las críticas de Wright al TFSN, existen otras no menos tajantes.

Waddington (1968 p 328) critica la noción de que algo en la evolución incrementa de manera continua, como la entropía (podría ser la complejidad, la adecuación, la adaptación, la cantidad de energía involucrada en los procesos, etc). Yo considero que la crítica es muy válida, y que más que crecer indefinidamente en adecuación, las poblaciones mantienen tasas de natalidad, sobrevivencia y reproducción dentro de ciertos rangos más o menos permisivos. La adecuación crece indefinidamente sólo en los modelos de selección natural heredados de Fisher.

La hipótesis de la reina roja de Van Valen hace referencia a este problema. Si la adecuación de las especies creciera con el tiempo, tendríamos que las especies que han habitado durante más tiempo en un ambiente que no se haya modificado drásticamente, presentarían mayor adecuación que las más jóvenes, y como el desarrollo del TFSN esta referido al tiempo generacional, aquellas especies que tengan tiempos generacionales cortos aumentarían su adecuación más rápidamente que otras con mayores tiempos generacionales. Por supuesto ni lo uno ni lo otro tiene corroboración empírica.

Otra crítica importante de Waddington al TFSN se refiere a la imposibilidad de asignar el valor de la adecuación: "Ni siquiera la adecuación de un fenotipo individual puede ser representada mediante un coeficiente evaluado aisladamente; para su representación, se requiere una matriz, o una distribución continua de valores, en la que venga reflejada también la variedad de medios en los que la selección pueda tener lugar. Si lo que queremos es asignar una "adecuación" a un genotipo individual y multigénico, habremos de incrementar la dimensionalidad de la matriz de tal manera que pueda dar cuenta también de los aspectos de la programación

epigenética, de los medios ambientales; y si lo que queremos es emular a los neo-Darwinistas clásicos [hace referencia explícita a Fisher], y hablar de «aptitud de genes individuales», tendríamos que ampliar de nuevo la matriz para incorporar las distintas combinaciones genéticas en las que puede presentarse la población en cuestión" (p 346).

Waddington duda que cualquier proceso para la determinación del promedio para todas estas combinaciones, tal como el propugnado por Fisher para los genes, tenga alguna realidad biológica.

Resumiendo, podemos afirmar que el TFSN ha sido considerado erróneo, o al menos sumamente incompleto, por muchos biólogos evolucionistas, por:

- ignorar el papel de la endogamia, la mutación, la migración y los efectos del muestreo.
- ignorar las relaciones pleiotrópicas, epistáticas y de otros tipos existentes entre los genes.
- ignorar la heterogeneidad ambiental.
- ignorar el papel de los programas del desarrollo.
- exigir tamaños poblacionales imposiblemente grandes (cientos de millones de organismos reproductivos para cada generación)
- reducir la evolución a minúsculos cambios en las frecuencias alélicas dirigidos por la selección natural
- establecer que existe un incremento continuo en la adecuación.

REIVINDICACION DEL TEOREMA FUNDAMENTAL DE LA SELECCION NATURAL POR EL NEO-DARWINISMO ORTODOXO.

No obstante las críticas que pesan sobre el TFSN, la Síntesis Moderna de la Teoría de la Evolución se nuclea en torno a este. Algunos autores (Wilson y Bossert 1967, Dobzansky et al 1977, etc) llevan el teorema incluso más allá de donde lo dejó Fisher. Cambian la frase "la tasa de incremento en adecuación" por "la velocidad de la evolución", con lo que hacen idéntico el incremento de la frecuencia de los genes por selección natural con Evolución. De hecho, tal concepción es precisamente la de Fisher, para quien la evolución no es sino ese cambio en las frecuencias por la selección. Ese cambio es capaz, según él, de explicar todo en la evolución: la adaptación, la especiación, la sexualidad, etc.

La ecología de poblaciones también está fundamentada en ese pensamiento panseleccionista. Ford, McArthur, Pianka, Emlen y otros ecólogos que pretenden aproximaciones evolutivas a la ecología, asumen sin reservas la validez del TFSN. También la sociobiología (autores como Wilson y Dawkins) aplica las enseñanzas de Fisher al pie de la letra, en la nueva versión del social-Darwinismo y la eugenesia.

FISHER Y LA ADAPTACION.

En su apartado "La naturaleza de la adaptación" (p.41-44), Fisher considera a la adaptación como una relación de naturaleza abstracta que emana como una consecuencia del incremento progresivo de la adecuación de cada especie de organismos. Para evaluar su concepto "perfeccionista" de la adaptación, la siguiente frase puede resultar ilustrativa: "se puede considerar que un organismo está adaptado sólo en la medida en que podamos imaginar un ensamble de situaciones ligeramente diferentes, o ambientes, a los que el animal estuviera menos bien adaptado". En cuanto a su concepción sumamente gradualista de la evolución, desarrolla la idea de que una modificación muy pequeña tiene mas probabilidades de ser adaptativa, de que estas probabilidades decrecen con el incremento en tamaño de la modificación. Nunca dice como se puede medir la adaptación, aunque la relaciona con el incremento en adecuacion. Compara la minuciosidad de la adaptación con un instrumento de precisión, un microscopio. Cualquier modificación grande tendrá una probabilidad muy pequeña de mejorar el enfoque, mientras que con una alteración minúscula, la probabilidad de mejorarlo será mayor. Aquí, y en el resto del libro, se muestra a Fisher como un gradualista extremo.

EL CONCEPTO DE FISHER ACERCA DE LA ESPECIE.

En el mismo libro, Fisher se refiere a las especies sólo como aquellos grupos que presentan reproducción sexual, y considera también que ésta les proporciona algún tipo de ventaja a los organismos que la utilizan. Afirma (p. 135) que en los organismos con reproducción asexual no existe un enlazamiento por el intercambio constante de germoplasma. En ésta y en otras ideas, Fisher parece ver a las especies como entidades cohesivas.

Concibe a la selección natural actuando sobre los genes como la responsable de que existan especies:

Primero afirma "la reproducción sexual... es el desarrollo de algún beneficio especial de los organismos que la emplean" (p 135), y en la pag 137: "un organismo sexual con sólo dos genes tendrá una ventaja manifiesta sobre su competidor asexual, no necesariamente por un beneficio derivado de la unión sexual, sino por una duplicación de la tasa a la que puede responder a la selección natural". Si tomamos en cuenta que Fisher busca en todo momento el 'progreso' evolutivo, podemos imaginar como responderia a la pregunta ¿Por qué prevalece el sexo?: porque los organismos que lo presentan responden más rápidamente a la selección natural.

Pese a que considera que las especies pueden mantener

polimorfismos balanceados (p. 40-41), a la vez considera que la selección natural eliminara a cualquier variante que no sea la óptima. En este sentido, consecuentemente con la hipótesis clásica, Fisher afirma: ' en la gran mayoría de los loci la condición normal es la de la uniformidad genética' (p 137). La especie sería esencialmente homogénea, y la homogeneidad estaría mantenida por la selección natural y por las relaciones de ancestría-descendencia. Más aún, la especie sería una entidad cohesiva: "La manera íntima en que el conjunto de individuos de una especie se mantienen enlazados mediante la reproducción sexual ha sido ignorada por algunos autores" (p 138), y pasando al origen de la especie dice: "Las estrechas ataduras genéticas que mantienen a la especie unida en un solo cuerpo trae consigo el problema de la fisión" (p 139). Considera que la línea de fisión normalmente se establece por barreras geográficas, en donde cada porción evolucionaría por selección natural, hasta alcanzar el rango de especies diferentes. Buscando entre las causas de la inestabilidad que pudieran promover la fisión sin barreras geográficas, insiste nuevamente en la cohesividad de las especies: "cualquier heterogeneidad ambiental que requiera adaptaciones especiales... ejercerá sobre el poder cohesivo de la especie un cierto estrés" (p 140).

El concepto que tiene Fisher de las especies parece apearse a lo que Eldredge (1985) ha llamado una "ontología variable", ya que se ubica a la especie como una entidad discreta cuando se le compara con otras en un tiempo dado, pero como un continuo inasequible cuando se trata de delimitarla en el tiempo.

En cuanto a su idea de la macroevolución, ni siquiera se la plantea, me parece a mí evidente que Fisher no ve otra cosa que no sea el cambio intrapoblacional, y de esta manera explicaría el surgimiento de familias y órdenes, etc.

La concepción evolutiva de Fisher, resumida en su Teorema Fundamental, considera al conjunto de la evolución como el cambio minúsculo y lento de las frecuencias alélicas en las poblaciones por selección natural. Parece que Fisher no sufrió un 'endurecimiento': ya era duro desde el principio.

SEWALL WRIGHT Y LA BIOLOGIA EVOLUTIVA.

Nacido en 1889, siete años después de la muerte de Darwin, Sewall Wright se ha mantenido publicando artículos y libros de genética y evolución de manera ininterrumpida desde 1912. Me parece a mí que hasta hoy no ha dejado de pensar en la forma en que evolucionan las especies, y no ha dejado de influir de manera determinante en el pensamiento evolutivo. Algunos autores (Waddington 1968, entre otros) consideran que Wright no influyó mucho en la forma de pensar de los

neo-Darwinistas, sobre todo por la sofisticación matemática de sus trabajos, y tal vez también por su 'pluralismo'. En cambio, Provine (1986 a) considera que la influencia de Wright ha sido decisiva desde un principio en la conformación de la teoría evolutiva desde la década de 1930, particularmente en la etapa temprana de la Síntesis Moderna de la Teoría de la Evolución. Me parece a mi que el 'endurecimiento' de la Síntesis, del que habla Gould (1983), tuvo que ver con un abandono paulatino de las ideas de Wright a cambio del fortalecimiento del panseleccionismo de Fisher y Haldane. El mismo Wright, según veremos, sufrió este proceso de 'endurecimiento' en torno al panseleccionismo.

Provine publicó en 1986, una compilación de artículos y una biografía muy completa de Sewall Wright. Ambos son documentos de gran valor al tratar de entender el pensamiento evolutivo de nuestro siglo.

LA TEORIA EVOLUTIVA DE S. WRIGHT EN LA PRIMERA PARTE DE LA DECADA DE 1930.

Sewall Wright escribió el primer trabajo en el que plantean plenamente sus ideas sobre la evolución en 1925 (antes se había dedicado a la genética). La versión extensa y corregida de este trabajo se publicó en 1931, en la revista *Genetics* con el nombre "Evolution in Mendelian Populations". Un año antes había publicado su crítica al libro de Fisher "The genetical Theory of Natural Selection", y en 1932 publica el artículo que Provine (1986 a) ha considerado el artículo más influyente de Wright: "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and selection in Evolution", presentado en el sexto congreso internacional de genética. En estos trabajos, Wright expone una visión de la evolución que se ha considerado más pluralista, con respecto a la versión sumamente apegada a la selección natural que presentó Fisher en aquella época. Veamos a que nos referimos con 'una visión pluralista'.

En primer lugar, como ha señalado Waddington (1968), S. Wright supera una simplificación drástica asumida por Fisher y Haldane: que los genes actúan de manera aditiva. Wright pone mucho énfasis en el hecho de que las interacciones epistáticas y las relaciones entre los alelomorfos de un locus juegan un papel fundamental en la evolución. Wright se da cuenta de que los modelos desarrollados tanto por Fisher, como por Haldane y por él mismo, sólo son aplicables a pares de alelos, y la mayoría de los modelos se refieren a un solo locus.

En segundo lugar, Wright pone muchísima atención al efecto que tiene el hecho de que las poblaciones en la naturaleza no sean 'poblaciones infinitas' (como asume el TFSN), sino que puedan ser mucho más reducidas de lo que un naturalista

podría suponer. Las desviaciones que sufren las frecuencias alélicas esperadas bajo los modelos de selección natural, debidas a 'errores de muestreo', cuando las poblaciones son pequeñas, pueden llevar a la fijación de alelos en una manera no adaptativa. Wright afirma que si la tasa de mutación (μ) y de selección (s) son menores a $1/4n$, la deriva azarosa (deriva genética), llevará a la fijación de un alelomorfo, sin que la selección natural juegue un papel importante. También considera que la mayoría de las poblaciones tiene tamaños mucho menores a los supuestos por Fisher.

En las formulaciones de Wright, la endogamia interviene de manera muy importante en la evolución. Fue precisamente Wright quien desarrolló los 'coeficientes de endogamia', y además estudio de manera muy detallada el efecto de la endogamia en cobayos, ganado y en ratones.

La mutación y la migración juegan también un papel importante para Wright, a diferencia de lo que ocurre con el planteamiento de Fisher. A todo esto nos referimos cuando hablamos de 'una visión más pluralista'. La mayor parte de las ideas de Wright se resumen en su Topografía Adaptativa y en su Teoría Evolutiva de Equilibrios Intermitentes (Shifting Balance Theory of Evolution).

TOPOGRAFIA ADAPTATIVA DE S. WRIGHT.

Tratando de plantear una aproximación que no sólo considerara a los genes, sino a sus interacciones, Wright propuso la siguiente situación hipotética:

Parte de que en general una combinación óptima será siempre cercana a la media del carácter. Asume, para el ejemplo, que hay cuatro loci semidominantes equivalentes. En este caso habrá seis picos: ABcd, AbCd, AbcD, aBCd, aBcD, abCD.

Como cada una de estas combinaciones representa una media, y está asumiendo que el óptimo será cercano a la media, cada una de estas combinaciones constituirá un pico, y una o dos sustituciones darán combinaciones en los valles de su topografía adaptativa; es decir, cada pico estaría separado de los otros por un valle de baja adecuación. Esta suposición presenta una geometría muy regular, en donde cada uno de los picos sería igual a los otros, y lo mismo para los valles.

Posteriormente considera la posibilidad de ligeros efectos pleiotrópicos que provocaran ventaja de algunas de las condiciones mencionadas, de tal forma que la combinación AB resultara favorable respecto a otras combinaciones. Donde sólo hubiera A o sólo hubiera B (cuatro combinaciones) tendríamos picos de menor altura que AB; donde no hubiera ni A ni B, pero se mantuviera la condición mencionada de ventaja de la media, tendríamos otro pico, pero de menor altura que los anteriores (CD). Una vez más, las combinaciones intermedias entre estos picos serían valle. En este modelo,

se considera la interacción pleiotrópica entre varios loci, lo cual lo distingue de la aproximación fisheriana. (Fig. 1)

Vemos que para ascender a un pico de mayor adecuación es necesario avanzar en contra de la selección natural. (Fig. 2)

Resumiendo, la topografía adaptativa de Wright, tal como la presento en 1931 y 1932 (Fig. 3), considera al conjunto de combinaciones genéticas posibles en una población graficadas con respecto a su valor adaptativo. Un pico en la superficie sería la adecuación de un fenotipo particular. Cada pico estaría separado por un valle, y como algunas combinaciones serían mas favorables que otras, los picos variarían en cuanto a su altura. La selección natural tendería a guiar a las poblaciones al pico adaptativo mas inmediato, y la población se mantendría ahí, a menos de que surgiera una mutación favorable, en cuyo caso el mismo pico incrementaría un poco en altura. Desde este punto de vista, la selección natural sería incapaz de lograr que una especie cambiara de un pico adaptativo a otro, incluso si este otro fuera de mayor adecuación, ya que la selección natural impediría que se viajara por un valle de baja adecuación para poder aproximarse a otro pico. Para enfrentar este problema, que Wright considera 'El problema de la evolución', plantea su modelo de equilibrios intermitentes.

EL PROCESO DE EQUILIBRIOS INTERMITENTES

Propuesto por Wright (1931,1932) se diferencia de lo planteado entonces por Fisher (1929) y Haldane (1924,1931) fundamentalmente en que la especie no es considerada panmítica, sino dividida en numerosas poblaciones locales -demos- entre las cuales la migración es lo suficientemente reducida de tal manera que se permite una marcada diferenciación, pero no tanto que impida la difusión de una combinación superior de genes. La diferenciación que se produce en estas condiciones depende en gran medida de efectos de procesos azarosos.

Así, las unidades básicas importantes del proceso evolutivo no serían las poblaciones mendelianas de apareamiento azaroso, sino las poblaciones subdivididas, los demos, caracterizados por un tamaño efectivo limitado y una tasa de migración pequeña. Tal sistema poblacional presenta las condiciones para el mantenimiento de una diversidad genética máxima.

En el modelo de los equilibrios intermitentes se asume que la evolución esta' basada de manera importante en la variabilidad cuantitativa de varios miles de loci heteroalélicos, con respecto a los que hay dos o tres alelos "líderes", que difieren ligeramente en su valor selectivo en cada población local, y que se mantienen en equilibrio por

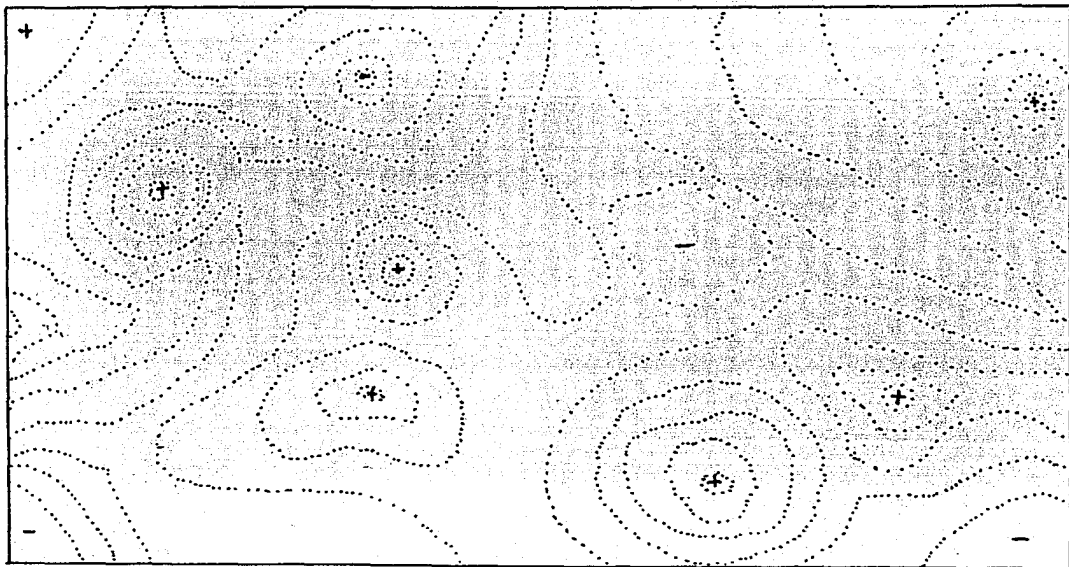
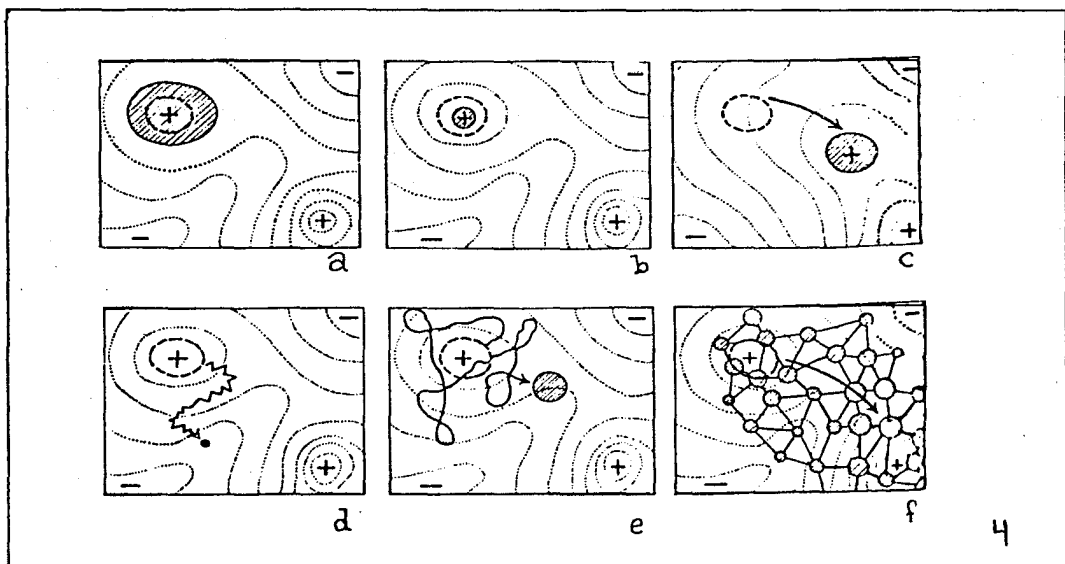


Fig. 3



4

Fig. 4

varios mecanismos (mutación, migración, endogamia) poniendo atención particular en el flujo de genes desde y hacia localidades en donde pueden tener ventajas selectivas diferentes. Si dos alelos ocasionalmente llegan a presentar un efecto interactivo favorable, y derivan simultáneamente hasta alcanzar frecuencias suficientemente altas, su efecto interactivo supera a los efectos negativos que emanan de su presencia por separado. Después de este proceso de incremento azaroso hasta un nivel significativo, la selección natural podrá actuar aumentando su frecuencia hasta la fijación. Esto sería seguido por una difusión a toda la porción de la especie en donde ésta combinación fuera favorable. Aquí encontramos el elemento de cambio originalmente no adaptativo, y también el papel de las interacciones genéticas en el proceso de alcanzar combinaciones superiores. Notemos que en este planteamiento de Wright, los dos alelos supuestos no aumentan originalmente su frecuencia por el papel de la selección natural, ya que ésta actuaría en contra porque en las frecuencias bajas estos alelos no se encontrarían y no formarían la combinación favorable. El incremento de su frecuencia debe llevarse a cabo por deriva (drift), y una vez que por este mecanismo no selectivo se alcanza una frecuencia suficientemente alta como para que se formen los pares adecuados en suficiente cantidad, en ese momento, y no antes, la selección natural favorecerá a los alelos por su interacción, difundiéndose a otras poblaciones.

El proceso de equilibrios intermitentes se resume en tres fases: deriva genética, selección intradémica (selección en masa) y selección interdémica. En la primera fase, la endogamia y la fijación no adaptativa de combinaciones de alelos en cada demo es crucial. En la segunda, la selección natural favorece aquellas combinaciones ventajosas que hayan alcanzado una frecuencia a la que puedan ser seleccionadas. En la tercera fase, algunos demos alcanzan adecuaciones mayores que otros, y ya sea que repueblen zonas en donde otros demos se extinguieron, o que los 'invadan' y las combinaciones favorables sustituyan a la original, en ambos casos se da un éxito diferencial de algunos demos respecto a otros. Con ésta tercera fase, Wright plantea explícitamente que la selección natural tiene la capacidad de operar sobre entidades superiores a los organismos (en este caso, los demos). Una de las representaciones gráficas de Wright más conocidas es su famosa figura del panorama de combinaciones genéticas, en la que se presentan seis posibilidades diferentes de interacciones entre tamaño poblacional, selección natural, tasa de mutación y de migración (Fig. 4).

La fig 4a representa una población grande, panmítica, en donde la tasa de mutación es grande respecto a la selección natural. La mutación puede provocar que aumente la

variabilidad, pero la adecuación no aumentará a menos de que una nueva mutación, favorable, incrementara la altura del pico. Wright (op cit) considera que éste no es un mecanismo evolutivo importante, aunque cuestiona la generalidad del incremento permanente de la adecuación respecto a la varianza genética. La fig. 4b también asume una población grande, aunque aquí la selección es importante, mientras que la tasa de mutación es menor. Es el modelo que mejor se ajusta al TFSN de Fisher. La selección natural tenderá a mantener a la población en ese pico, independientemente de que otros picos vecinos pudieran ser más favorables. La variación genética es poca y se reduce paulatinamente, por lo que no se pueden "probar" nuevas combinaciones que pudieran resultar favorables.

La fig. 4c representa un cambio en el ambiente. Este modelo se corresponde a la idea de 'reina roja' (seguimiento ambiental). Los alelos en la población cambian como respuesta a la selección natural, pero no se incrementa la adecuación, sino que se mantiene aproximadamente constante. Esta sería la forma de la evolución filética.

La fig. 4d muestra el efecto de una intensa endogamia de un tamaño poblacional sumamente pequeño: lleva a la fijación de alelos en casi todos los loci de una manera independiente de la adaptación, y se llega generalmente a la extinción. Wright hace explícito que la deriva génica actuando sola es incapaz de provocar evolución.

En la fig. 4e la endogamia no es tan estricta. La población no se encuentra restringida a un pico adaptativo sino que "vaga" en el entorno, en el sentido de que se presentan combinaciones genéticas diferentes a las representadas en el pico. Este mecanismo eventualmente puede llevar a la fijación de una combinación más favorable, pero este proceso, según Wright, es demasiado lento como para ser importante.

Veamos por último la fig. 4f. Esta representa el modelo de equilibrios intermitentes. Es una especie subdividida en numerosas razas locales (demos). Dentro de cada demo hay endogamia, hay un tamaño poblacional y tasas de mutación, selección y migración medianas. Las combinaciones de genes en cada uno de esos demos varía continuamente en una forma no adaptativa. Se verifica lo que Wright llama un mecanismo de "prueba y error". Las nuevas combinaciones, favorables en algunos demos, pueden conferírle a éstos una mayor sobrevivencia que la de otros, y dado que hay migración puede generalizarse a la especie una nueva combinación. Este es, según Wright, el mecanismo más probable mediante el cual la especie puede continuamente encontrar su camino de picos más bajos a picos más altos en la topografía adaptativa. Dice: "Para que esto pueda ocurrir, debe haber algún mecanismo de prueba y error, a gran escala, mediante el que la especie

pueda explorar las regiones circundantes a la pequeña porción de campo que ocupa. Para evolucionar, la especie no debe estar bajo estricto control de la selección natural". (Wright, 1932, pags. 358-359).

En el mismo modelo de equilibrios intermitentes de S. Wright, se esboza su concepto del papel de la adaptación en la evolución: gran parte del cambio evolutivo sólo puede llevarse a cabo cuando intervienen mecanismos no adaptativos.

SEWAL WRIGHT Y LA ESPECIACION

En los primeros años de la década de los 30's, Wright extendía su modelo para explicar el origen de las especies, con bases no adaptativas. El artículo de 1932 que hemos estado citando concluye así:

"El curso de la evolución en el campo general [en su topografía adaptativa], no está controlado por la dirección de la mutación y tampoco de manera directa por la selección natural, excepto en condiciones cambiantes, sino mediante un mecanismo de prueba y error, consistente en diferenciación fuertemente no adaptativa de razas locales (debidas a endogamia balanceada mediante entrecruzamiento ocasional) y una determinación de tendencia de gran escala por selección interdemica. El rompimiento de la especie en dos depende de efectos de un aislamiento mas completo, frecuentemente hecho permanente por la acumulación de aberraciones cromosómicas, usualmente del tipo balanceado. Estudios de las especies naturales indican que las condiciones para tal proceso evolutivo estan frecuentemente presentes". (Wright 1932 p. 366)

Hay un cúmulo de formulaciones en donde se muestra que Wright, en sus primeros años de evolucionista, pensaba que la especiación no era un fenómeno únicamente de la selección natural, sino que la deriva génica jugaba un papel fundamental:

"... el aislamiento completo origina a una nueva especie que difiere fundamentalmente en respectos no adaptativos..." (1931, p. 158) y

"El aislamiento completo de una porción de una especie puede resultar relativamente rápido en diferenciación específica no necesariamente adaptativa". (1932, p. 363).

Afirmaciones parecidas aparecen a todo lo largo en su trabajo de esa época. Sin embargo, en libros y artículos recientes (1968-1978; 1981; 1982), Wright ha dejado de lado esas formulaciones no adaptativas y las ha cambiado por una visión más concordante con la síntesis moderna. Aun así, la suya no deja de ser una visión sumamente original y creo que mucho más completa que las versiones más ortodoxas.

LA SINTESIS MODERNA: DOBZHANSKY Y LA GENETICA

Dobzhansky, en su libro de 1937, *Genetics and the origin of species*, plantea que hay dos hechos que la teoría evolutiva pretende explicar: la diversidad del mundo vivo, y la discontinuidad entre las especies. En los primeros capítulos establece cuales son las bases genéticas de ésta diversidad, consecuentemente con una búsqueda de explicar el conjunto de la evolución en términos genéticos, incluso en un tiempo en el que la naturaleza de los genes era conocida sólo de forma muy rudimentaria (Dobzhansky definió en esa época a los genes como entidades particuladas -atomísticas- de estructura y composición desconocidas, que radican en arreglos lineales de los cromosomas).

A partir de la argumentación de sus primeros capítulos, las diferencias genéticas sustentan las diferencias entre organismos, poblaciones, especies, y así, de manera ascendente, hasta los fila. Dobzhansky concibe la diversidad como esencialmente continua.

Sin embargo no deja de reconocer que hay discontinuidades, ubicando dos fuentes: la naturaleza particulada de los genes y las mutaciones, y los mecanismos de aislamiento. Ambas fuentes pertenecen plenamente al campo de la genética, lo cual resulta consistente con sus afirmaciones en torno a la evolución en su conjunto: "Dado que la evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones, los mecanismos de la evolución son asunto de la genética de poblaciones" y "La evolución es, esencialmente, una modificación del equilibrio de Hardy y Weinberg" (1937).

Un problema central que preocupa a Dobzhansky es el mecanismo mediante el que una combinación armoniosa de genes puede transformarse en otra a través de combinaciones no armoniosas intermedias. Este planteamiento refleja una herencia directa del modelo de equilibrios intermitentes y de la imagen de topografía adaptativa de Wright, y consecuentemente con él, afirma que de las diversas combinaciones de fuerzas evolutivas, la propuesta por Wright como "diferenciación en numerosas colonias semiaisladas, es la condición mas favorable para la evolución progresiva..." (1937) Fig. 4f.

Extrapolando estas ideas al origen de las discontinuidades evolutivas entre las especies, Dobzhansky se da cuenta de que el origen de los mecanismos de aislamiento reproductivo no es explicable mediante la selección natural, sino que es un subproducto, en donde el mecanismo de balance de fuerzas de S. Wright juega un papel fundamental. La idea de que la endogamia y la deriva genética actúan en el establecimiento del aislamiento, y que no es directamente la selección natural la que lo provoca, contradice la idea fisheriana de que la selección natural es la fuerza directa y originalmente responsable del cambio evolutivo, en particular la idea de

que el aislamiento reproductivo en sí mismo es ventajoso para las especies (al impedir que se forme un conjunto inmenso de combinaciones de baja adecuación).

Es por esto que Dobzhansky (1937) busca acomodar la selección natural al mecanismo originario de las especies, si bien reconoce que el origen del aislamiento no es sino un subproducto (o "efecto"); y así desarrolla la llamada "teoría del refuerzo" (similar al efecto de Wallace), para argumentar que el aislamiento reproductivo, una vez iniciado como subproducto, se refuerza por la selección natural actuando directamente en contra de los híbridos de baja adecuación. Con esa teoría del refuerzo (simpatria secundaria) se pretende rescatar el papel de la selección natural en el origen de las especies, y consolidar el argumento de que el aislamiento reproductivo es una ventaja selectiva al impedir que se formen combinaciones poco armoniosas.

No obstante que el planteamiento de 1937 es pluralista en cuanto a las fuerzas que actúan, en cuanto a las entidades y en cuanto a los mecanismos involucrados, y es muy apegado a los trabajos previos de Wright, en la segunda edición de *Genetics and the origin of species*, (1941), se abandonan muchos de los planteamientos más abiertos y plurales. Se reduce mucho el significado que se le atribuye a la deriva genética y a las poblaciones estructuradas en demos. Se fortalece la concepción de que la selección natural es la fuerza cuasi omnipotente e incluso se abandona la noción de que los mecanismos de aislamiento son, en su origen, subproductos de la fisiología de las poblaciones, tendiendo ahora a afirmar que el aislamiento es en sí mismo originado por selección natural (Ideas resaltadas por Gould, 1983, y por Eldredge, 1985).

Es posible que este endurecimiento de la teoría en torno a la selección natural, y a costa de un enfoque más rico, se haya debido, entre otras cosas, a la publicación del trabajo del Goldschmidt *The material basis of evolution*, (1940), que constituía un franco desafío a la ortodoxia naciente. Un endurecimiento similar observamos en el trabajo de Simpson (1953), y en general, en los trabajos posteriores de la síntesis.

LA SINTESIS MODERNA: MAYR Y LA SISTEMATICA

En cuanto a las contribuciones que los sistemáticos hicieron a la síntesis moderna, Mayr afirma (1980) que deben considerarse los siguientes elementos:

El pensamiento poblacional (presente ya en Darwin); el énfasis en la inmensa variabilidad de las poblaciones; la gradualidad de la evolución; la observación de la naturaleza genética de la variación gradual; la idea de la especiación geográfica y todo el componente de la variación geográfica;

la constatación de la naturaleza adaptativa de la variación observada; la importancia de la selección natural en las poblaciones naturales y la afirmación de que los fenómenos macroevolutivos son explicables en términos de la evolución gradual.

En realidad todos estos elementos no son sino suposiciones, la mayor parte correspondientes a la genética, y que habían sido ya planteadas por Darwin y por genetistas como Wright y Dobzhansky.

El problema de la especie es central en la obra de Mayr. En 1942 en *Systematics and the origin of species*, en 1963 en *Animal species and evolution*, y en 1970 en *Population species and evolution*, en todos, inicia el libro con un capítulo dedicado a erradicar el pensamiento tipológico de los taxónomos y reivindicar el pensamiento poblacional. Califica de idealista a todo aquél que considere que la especie tiene una esencia diferente a la emanada de la variación poblacional. Me parece a mi que esto está muy enfocado en contra de Goldschmidt, para quien la variación poblacional no constituye la base de la diferencia entre las especies. Mayr afirma que la esencia de las especies es su naturaleza variable, e inmediatamente después se preocupa por el origen de las especies, desechando en los hechos cualquier otra posibilidad de especiación que no sea la alopátrica. Mayr trata de convencernos de que las diferencias fenotípicas intraespecíficas son de la misma naturaleza, de hecho son lo que constituyen, las diferencias entre las especies en un suave continuo.

Sin embargo, se da cuenta de que la variación intrapoblacional es continua, y la variación interespecífica es discontinua. Así mismo, se da cuenta de que la selección natural actuando sobre la variación intrapoblacional no es capaz de explicar las discontinuidades entre las especies. Al igual que Wright, propone un mecanismo no adaptativo para el origen de la especie. Introduce desde su posición de sistemático el concepto de la especiación por aislamiento geográfico, en el que el efecto del fundador (efecto de números poblacionales pequeños y endogamia, indirectamente heredado de Wright), juega un papel importante. Una vez más, un evento de tal importancia como el origen de una nueva especie, tiene su origen en un fenómeno necesaria y explícitamente no selectivo.

Entonces Mayr, por un lado, está tratando de mostrar que la variación existe, que es adaptativa, que la variación intraespecífica es de la misma naturaleza y carácter que la interespecífica. Ve así a las especies como efímeras colecciones de organismos entre la población y los géneros. Pero se da cuenta de que ésta extrapolación gradual de la variación es en sí un ataque a la cohesividad de la especie. Su concepción de discontinuidad espacial entre especies, de

delimitación, su reconocimiento de las discontinuidades, lo llevan a retomar el término de Goldschmidt: "Brechas sin puentes", y a desarrollar aún más su concepto de cohesividad de la especie, de armonía de los genotipos, etc.,

Llega a la conclusión de que la selección natural promueve la NO especiación, siendo el aislamiento geográfico quien sí la promueve. Esto no muestra que las diferencias entre las especies sean el pretendido cambio suave y continuo que explica la variación intrapoblacional, sino precisamente lo contrario.

En esta contradicción se muestra la "ontología variable" de las especies, que señala Eldredge (1985) respecto a la síntesis moderna: por un lado se ve a la especie como una entidad concreta, cuyo sistema reproductivo le da cohesividad; por el otro lado se le muestra como un continuo de organismos cambiantes, sin poder aislarla en el tiempo, sin fronteras, con una delimitación temporal meramente arbitraria. Esta ambigüedad, señalada en 1944 por Simpson, no puede ser resuelta por un planteamiento que ve a la evolución en su conjunto como el cambio selectivo de las frecuencias génicas en las poblaciones. Desde este punto de vista, la especie no tiene una existencia real, una ontología; no tiene propiedades emergentes, sino que se le concibe como una clase arbitraria.

Respecto a la concepción mayriana de la macroevolución, es interesante su cita de 1980, en la que pretende explicar en términos muy generales en qué consiste la síntesis evolutiva:

"El término 'síntesis evolutiva' fue introducido por Julian Huxley en 'Evolución: La Síntesis Moderna' (1942), para designar la aceptación general de dos conclusiones: la evolución gradual puede ser explicada en términos de pequeños cambios genéticos ("mutaciones") y recombinación, y el ordenamiento de esta variación por selección natural; y los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos de especiación y de macroevolución, pueden ser explicados en una manera que es consistente con los mecanismos genéticos conocidos."

Esta formulación general "consistente con los mecanismos genéticos conocidos" siempre puede ser cierta. En cualquier momento, en caso de que algunos mecanismos genéticos no mendelianos, como los propuestos por Dover (1982) o por Altukhov (1982, 1985) (ver capítulos siguientes), tuvieran corroboración como mecanismos evolutivos importantes, Mayr nos podría decir: "Es consistente con los mecanismos genéticos conocidos, joven, incluso esos...". Sin embargo, cuando Mayr cita a Rensh y a Dobzhansky explícitamente sobre "los mecanismos genéticos conocidos que deprivan a la macroevolución de gran parte de su antiguo velo", encontramos:

La pequeñez y frecuencia de las mutaciones; el efecto

pleiotrópico de los genes; la epistasis; la reversibilidad de la mutación; el crecimiento de órganos y estructuras individuales como función del crecimiento de todo el organismo; el aislamiento geográfico, el tamaño de la población y los accidentes de muestreo; la selección como factor evolutivo preponderante.

De aquí se desprende toda su concepción de la macroevolución, su extrapolación de los mecanismos genéticos de cambio intrapoblacional a la evolución en su conjunto. Así entiende y explica Mayr las "tendencias evolutivas", la evolución paralela, convergente, el origen de los taxa de categoría superior (órdenes, clases), la extinción, la especialización, etc.,

Mayr concluye su libro en 1942 diciendo: "El origen de nuevos taxa no es sino la extrapolación de la especiación; todos los procesos y fenómenos macroevolutivos y el origen de categorías superiores, puede ser trazado hasta la variación intraespecífica, aún cuando los primeros pasos de tal proceso sean usualmente minúsculos".

En esta generalización vemos, además, una vez más, que la especie tiene un significado contradictorio, cuando la integra a la evolución en conjunto. Habla del papel de la especiación en la macroevolución, y a la vez la reduce a la variación intraespecífica "por minúscula que ésta sea".

LA SINTESIS MODERNA: SIMPSON Y LA PALEONTOLOGIA

Otro de los autores considerado parte de los "arquitectos de la síntesis" es George Gaylord Simpson, quien pretende integrar la paleontología a la síntesis con su libro *Tempo and mode in evolution* (1944). Simpson pretendió integrar los datos obtenidos en el trabajo paleontológico con los del resto de las disciplinas relacionadas con la teoría de la evolución. De hecho, sostuvo que ninguna de las áreas de la biología, por sí misma, era capaz de abarcar plenamente el estudio de la evolución. A pesar de esta declarada convicción multidisciplinaria, el libro de Simpson está enfocado centralmente a integrar la paleontología con la genética. Sin embargo, había en esta obra algunos elementos que buscaban una relativa independencia, un papel propio para la paleontología en la construcción de la teoría de la evolución. Así, mientras Huxley afirmaba: "La paleontología es de tal naturaleza que sus datos, por sí mismos, no pueden arrojar luz alguna sobre la genética y la evolución... un estudio del curso de la evolución no puede ser decisivo respecto al método de la evolución" (1942). Simpson, desde el nombre de su libro, "el Tiempo y el Modo de la Evolución", pretende mostrarnos cómo es que de los patrones evolutivos, de las tasas y ritmos de evolución (el "curso" de la evolución de Huxley), se pueden inferir

cuestiones relacionadas con el modo (el 'método' de Huxley); es más, Simpson llega a afirmar que es sólo de ahí de donde se pueden entender los fenómenos evolutivos de gran escala.

Así, el primer capítulo de su libro (tasas de evolución) lo dedica a mostrarnos que las tasas de evolución, los ritmos evolutivos, no sólo pueden medirse, sino que de hecho se han medido dentro de parámetros científicamente aceptables. Simpson afirma que el problema de la rapidez de la evolución es un problema observacional fundamental.

En ese primer capítulo, nos muestra que su concepción de la evolución no es diferente a la de "cambios en las frecuencias génicas", aunque a lo largo de su libro se preocupa por entender los mecanismos que provocan esos cambios.

Esa concepción se muestra en afirmaciones tales como "la tasa de evolución debiera poder definirse idealmente como la acumulación de cambio genético por unidad de tiempo; no usamos tal definición por problemas prácticos".

Es por esos problemas prácticos, según Simpson, que definimos a la tasa de evolución con criterios morfológicos respecto a un parámetro establecido.

Respecto a las discontinuidades observadas en el registro fósil, Simpson no reconoce en un principio que sean discontinuidades reales en el tiempo entre una especie y otra, no ve sino acumulación gradual, expandida por millones de años, como la explicación de las discontinuidades "horizontales" (sincrónicas), entre las especies.

Simpson revisa a varios autores en sus conceptos de discontinuidad (Hugo de Vries, Spath, Mathews, Goldschmidt) para concluir que la discusión entre continuidad y discontinuidad entre las especies no es relevante. No cuestiona que haya discontinuidad, sino el significado de la base genética de ella. La variación interespecífica no le muestra otra cosa que variación intraespecífica acumulada.

Respecto a los "determinantes" de la evolución, Simpson centra su atención en los planteados por la genética anterior a él: variabilidad; tasa y carácter de la mutación; tiempo de generación; tamaño de la población; selección natural.

De estos determinantes, en los que mayor atención pone por resultar más importantes para sus planteamientos posteriores, son el tamaño de la población y la selección natural. Respecto a la variación, considera que su importancia es subordinada a otros determinantes. Considera que la variación importante es la que ocurre dentro de la población: "El grupo de apareamiento efectivo es la unidad esencial en la evolución" y "la acción de la selección natural en la variación intragrupal (poblacional) es esencialmente una fuerza originadora: produce nuevos grupos de organismos (poblaciones)"; mientras tanto, considera que la variación entre grupos no produce nada nuevo.

Respecto a la tasa de mutación, Simpson afirma: "La mayoría de las secuencias evolutivas (paleontológicas) son consistentes con tasas de mutación moderadas, y el tiempo y el modo de la evolución no están necesariamente o primariamente controlados por las tasas de mutación".

Respecto a la naturaleza de las mutaciones, Simpson deslinda tajantemente de las mutaciones sistémicas de Goldschmidt, considerando que las mutaciones minúsculas son las que tienen un papel significativo en la evolución.

No obstante, en el desarrollo de su concepción de la megaevolución, el origen de taxa mayores (familia, orden, etc.); en la elaboración de estructuras nuevas e importantes, de características conductuales, Simpson observa grandes discontinuidades que lo llevan a la formulación de su teoría de la evolución cuántica, con paralelo en su época sólo en la distinción que hace Goldschmidt entre micro y macroevolución.

Otro de los "determinantes" que traslada Simpson desde la genética hasta la paleontología, es el de la longitud de generación. Desde el punto de vista de la síntesis moderna (de hecho desde Fisher, 1929) y de Simpson en particular, sería de esperar que los organismos con tiempos de generación cortos evolucionaran más rápidamente que los que tienen tiempos de generación mayores. Sin embargo, al buscar consistencia entre la paleontología y la genética, Simpson encuentra una paradoja: organismos con tiempos de generación sumamente extensos (por ejemplo los elefantes) presentan tasas de evolución superiores a otros organismos con tiempos generacionales relativamente cortos (por ejemplo, zarigüeya).

Los dos factores restantes son, como dije antes, los determinantes más importantes para la evolución, según Simpson.

La selección natural es para Simpson y para la teoría sintética en su conjunto, la fuerza determinante por excelencia en el proceso evolutivo, que explica la adaptación, la direccionalidad, el cambio en las frecuencias génicas, el surgimiento de especies, etc., Para Simpson, más del 90% de los datos pertinentes de la paleontología muestran transformación filética dirigida por la selección natural.

Sin embargo, el postulado fundamental del libro de 1944, La evolución cuántica, niega el papel de la selección natural en el origen de los taxa superiores y de las novedades evolutivas, involucrando para éste origen una "fase inadaptativa" primaria. Es aquí donde radica la importancia que Simpson le confiere al tamaño de la población: para explicar esta fase inadaptativa de evolución cuántica, Simpson se aúna al planteamiento wrightiano, según el cual una población pequeña en la que ocurre endogamia y deriva genética, puede cambiar rápidamente en direcciones no adaptativas. En este contexto, cita a Wright:

"En poblaciones pequeñas, la selección es relativamente ineficiente en controlar el cambio de las frecuencias génicas. En estas condiciones, se pueden fijar incluso mutaciones desventajosas".

Es notable que mientras Wright se refería al cambio intrapoblacional (de combinaciones armoniosas entre los demos), Simpson estaba extrapolando su "topografía adaptativa" y aun su "equilibrio intermitente" al nivel del surgimiento de las grandes novedades evolutivas, de los grupos taxonomicos mayores.

En el capítulo III, llamado "Micro, Macro y Megaevolución", Simpson argumenta su convicción de que el origen de las especies no juega un papel importante en la evolución. Discute contra Goldschmidt, argumentando que la distinción entre micro y macroevolución no está justificada. En este capítulo brinda una gran cantidad de elementos para convencernos de la falta de plenitud del registro fósil. También es aquí donde insiste en que la macroevolución no se distingue de la microevolución de una manera importante, sólo de grado. Esto no puede ser de otro modo en su esquema, ya que el origen de especies nuevas no es sino la transformación filética gradual de una población en otra, y los mecanismos involucrados son exactamente los mismos que explican las mínúsculas discontinuidades que hay entre las poblaciones.

Pese a esta concepción explícitamente reductiva de la macroevolución a los fenómenos de la microevolución, Simpson observa discontinuidades importantes en el registro fósil, que deben ser explicadas no por imperfección de éste, sino por modos evolutivos diferentes. Así, niega que la macroevolución difiera de la microevolución, pero afirma que la evolución de gran escala, observable sólo por los paleontólogos, la "megaevolución", es un fenómeno real, de naturaleza distinta, que requiere explicación propia. El origen de nuevas especies no sería importante para la megaevolución, pero sí el de nuevas familias, órdenes, etc.

El capítulo IV: líneas de alta y baja tasa de evolución, está dedicado a mostrar que hay tasas muy bajas en la evolución, lo que él mismo llama evolución "braditélica", que explicaría la naturaleza minúscula de las discontinuidades entre las especies, lo cual a su vez utiliza como un argumento más a favor de que la micro y la macroevolución se distinguen por cuestiones de grado. En este mismo razonamiento debe haber algo que explique las grandes discontinuidades, la "megaevolución". Así, el abundar en las tasas bajas de cambio le lleva a concluir que las discontinuidades deben responder a un modo de evolución particular, cualitativamente distinto: su evolución cuántica. El tiempo involucrado corresponde a lo que Simpson llamo "taquitelia", evolución rápida. En otras palabras, el abundar en las tasas bajas de evolución es un argumento "en

negativo" para mostrar que las discontinuidades no pueden ser explicables en esos términos.

Simpson relaciona el tamaño de la población con el ritmo de la evolución. En este sentido, habla de que en poblaciones muy grandes, el cambio evolutivo será lento (braditelia); en poblaciones medianas, ocurrirá un seguimiento ambiental adaptativo, en un tiempo moderado (horotelia), y esto explicaría la transformación filética gradual (el 90 por ciento del cambio evolutivo observable en el registro fósil, según él). La extrapolación de éste cambio filético constituye, para Simpson, la explicación de las tendencias macroevolutivas (por "ortoselección").

En poblaciones pequeñas, lo más frecuente es que se llegue a una extinción, pero en algunas ocasiones, "una pequeña línea de descendencia puede sufrir una fase de diferenciación inadaptativa, y ocurrirá una fijación azarosa de mutaciones, entre varias de tales líneas inadaptativas, una o varias resultará pre-adaptativa; es decir, algunos de sus caracteres tenderán a ajustarlas a situaciones ecológicas particulares, diferentes a las ocupadas por sus ancestros inmediatos. Tales grupos estarán sujetos a una fuerte presión de selección y evolucionarán rápidamente en la dirección de la adaptación en su nueva situación". (Simpson, 1944)

De aquí pasa a la caracterización de sus tres modos de evolución: especiación, evolución filética y evolución cuántica.

Respecto a la especiación, que considera casi imposible de estudiar en el registro fósil, afirma que no permite un cambio de una "zona adaptativa" a otra nueva, no hace sino introducir una nueva línea de descendencia dentro de la misma dirección evolutiva. La evolución filética ("cambio direccional y sostenido en los caracteres promedio de la población"), corresponde al seguimiento ambiental, la hipótesis de la "reina roja" de Van Valen (1973), o bien al aumento en adecuación al estilo del Teorema Fundamental de la Selección Natural; y la "evolución cuántica": el cambio relativamente rápido de una población biótica en desequilibrio hacia un equilibrio diferente al de la condición ancestral. Considera que esta evolución cuántica es lo que permite la invasión de una nueva "zona adaptativa".

Según Eldredge (1985), la evolución cuántica es lo que Simpson identifica como la garantía de que el tiempo evolutivo observado en el registro fósil es capaz de explicar modos evolutivos imposibles de observar en áreas actualistas (genética, neontología). Es lo que garantiza a los paleontólogos un lugar propio en la teoría evolutiva, algo más que la mera consistencia de sus datos con los de la genética, algo que, sin la perspectiva de tiempo que brinda la paleontología, sería imposible de visualizar, y es nada menos que la explicación del origen de los taxa superiores,

de las verdaderas novedades evolutivas.

Sin embargo, Simpson abandona su noción de evolución cuántica, para ceder plenamente la paleontología a los genetistas como "una prueba más que no hace sino mostrar la consistencia de otras áreas respecto a los resultados obtenidos por la genética." En 1953, (The Major Features of Evolution), Simpson niega que la megaevolución sea de una naturaleza distinta de la microevolución, abandonando su fase in-adaptativa y con ella toda la evolución cuántica, incorporándose plenamente al pensamiento pan-seleccionista de la síntesis moderna de la teoría de la evolución.

LA SINTESIS MODERNA EN SUS VERSIONES RECIENTES

Hasta este momento, me he referido a autores y escritos correspondientes a la época del nacimiento de la síntesis, y antes de pasar a sacar conclusiones respecto a una caracterización de ésta, citaré algunos trabajos más recientes, con la intención de mostrar hacia dónde han tendido las ideas anteriormente expuestas.

Uno de los biólogos evolucionistas que en años más recientes se ha identificado con la síntesis moderna de la evolución -neodarwinismo, según sus palabras- es John Maynard Smith. En su ensayo El status del neo-darwinismo (1968), sostiene que el neodarwinismo consiste en la idea darwinista de que la evolución es el resultado de la selección natural, más la teoría weismanniana de la herencia -los cambios en el material heredable son independientes respecto a los que sufre el cuerpo, o soma- en particular en su forma mendeliana. Considera que la teoría ha sido frecuentemente formulada en términos tautológicos ("sobrevivencia del más apto"). Sostiene que la principal tarea de cualquier teoría de la evolución es explicar la "complejidad adaptativa"; el origen de la adaptación (aunque, según él mismo, no podemos definir el término de adaptación).

Maynard Smith reconoce que la síntesis reduce la evolución a una explicación en términos de tres propiedades:

Multiplicación (organísmica); herencia (weismanniana y mendeliana); variación (la emanada de la mutación y recombinación).

Sostiene que "... La teoría de la evolución afirma que estas propiedades son necesarias y suficientes para explicar la evolución de la vida en éste planeta hasta el momento actual."

Respecto al ritmo ("tempo") de la evolución y el papel de la paleontología en la explicación del modo, afirma: "...difícilmente podremos ser capaces de impugnar al neo-darwinismo mostrando, a partir de material fósil, que la evolución ha procedido demasiado rápidamente." Afirmación similar hace respecto a nuestra rudimentaria comprensión de

la epigénesis afirmando que el desarrollo en el conocimiento de ésta tampoco será capaz de impugnar al neo-darwinismo.

Maynard Smith afirma que las lagunas del neo-darwinismo se deben a la falta de teorías en los campos adyacentes de la epigénesis y la ecología. "Hasta tanto no dispongamos de una teoría de la epigénesis, no podremos decir cuántas sustituciones de genes se requieren para convertir una aleta en una pata, o el cerebro de un mono en un cerebro humano. No podemos saber, por consiguiente, cuántas generaciones de selección, y de qué intensidad se necesitaron para producir aquellos cambios." (1968; pp. 303-304)

Es interesante notar que la preocupación de la epigénesis gira en torno al problema de la cantidad de mutaciones que se requieren para un cambio grande (pez a reptil; primate a humano), y a la intensidad y duración de la selección actuando sobre estas variaciones.

Sin duda los problemas que menciona M. Smith forman parte de lo que los nuevos evolucionistas han de enfrentar como problemas abiertos en la teoría de la evolución.

En 1977, Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine, cuatro indiscutibles representantes del pensamiento sintetista, afirman en el capítulo "La naturaleza de la evolución" (de su libro Evolución, 1977) que: "Las tendencias modernas del conocimiento científico han puesto de manifiesto que muchos problemas básicos pueden comprenderse suponiendo únicamente que toda la organización biológica, llegando hasta el nivel de las moléculas, ha evolucionado como resultado de la selección natural que actúa sobre la variabilidad genética". Así, la selección natural actuando en el seno de las poblaciones, no sólo se usa para explicar el ajuste histórico de los organismos a sus entornos locales, sino también para explicar el origen de las especies y las discontinuidades entre éstas, los fenómenos macroevolutivos y en general el conjunto de la evolución.

Con lo hasta aquí expuesto se puede concluir este capítulo con una breve caracterización de la síntesis moderna.

Desde sus primeros años, la síntesis moderna se nucleó en torno a un pensamiento de transformación gradual y continua provocada por mecanismos relativamente simples fundamentalmente en dos niveles: el surgimiento azaroso de variación en el nivel de los genes, y la selección natural cambiando la composición de las frecuencias génicas en las poblaciones.

En las décadas de los 30's y los 40's, sin embargo, existía un ambiente de mayor pluralidad, en donde mecanismos distintos a la selección natural eran aceptables con significaciones importantes. Así Wright enfatiza la interacción entre fuerzas distintas a la selección natural (endogamia, deriva genética, estructura poblacional) y ésto es retomado inicialmente por los artífices de la síntesis.

Poco a poco van abandonando estas ideas y se van centrando casi exclusivamente en la selección natural.

Como consecuencia de este pensamiento seleccionista, se llega a un pan-adaptacionismo extremo, en el que prácticamente todo lo relacionado con los seres vivos tiene una explicación funcional y debe su origen a la selección natural (como critican Gould y Lewontin, 1981).

La síntesis moderna pretende explícitamente reducir los fenómenos evolutivos a sólo tres niveles: el de los genes, el de los organismos y el de las poblaciones. Dobzhansky et al afirman: "La evolución subespecífica y la transespecífica no constituyen fenómenos o procesos distintos: son dos aspectos de la misma serie de procesos y fenómenos; la principal diferencia radica en la forma como son atacados los problemas que les conciernen." (1977, p. 8)

Además de esos niveles, aparece en ocasiones el de la especie, pero de manera ambigua. Algunos autores, particularmente Mayr (1963) se preocupan por definirla como una entidad real (a diferencia de Darwin), con cohesividad. Se concibe a la especie como una entidad delimitada reproductivamente de otras similares; sin embargo, al concebir que la especie no tiene un origen propio, sino que es el proceso de cambio continuo de los elementos que la componen, (los organismos en las poblaciones) se cae en una caracterización de la especie como un continuo arbitrario, como una clase. Esta "ontología variable" del concepto de la especie es muy enfatizada por Eldredge (1985), quien también afirma que para avanzar en una construcción más completa y correcta de la teoría de la evolución es urgente aceptar que los mecanismos propuestos por la síntesis son necesarios más no plenamente correctos y menos aun suficientes para explicar la evolución en su conjunto.

Los elementos que se mencionan en los siguientes capítulos pretenden mostrar problemas no resueltos y tal vez no resolubles por la síntesis, en terrenos como la biología molecular, en la biología del desarrollo - epigénesis -, en el origen de la especie y en la macroevolución.

	Fisher 1924	Wright 1932	Dobzhansky 1937	Mayr 1942	Simpson 1944
Fuerza que enfatizan	selección natural migración deriva genética				
	* Pan. Selecciónista solo puntual. no la considera. siempre lleva a la extinción (no infinita)	* Génica organismos interdentica * Puntual cromosómica poliploidía * restringida importante en las esp. interdentica * fundamental para el cambio de amplitud de otro * Neofundación	* solo puntual. * Neofundación	* Cromosómica en plantas, puntual en animales * interés en la distribución de las especies * importante para el efecto del fundador.	* selección direccional por el cambio evolutivo. solo puntual. importante para la evolución conductiva
adaptación -	incrementa de manera exageradamente minúscula, pero inexorable. Todo el cambio ev. es adaptativo.	para que la ev. pueda ocurrir, la adaptación debe de cesar. Mucho cambio evolutivo es no adaptativo. no dirige la evolución	pan-adaptacionista.	idem.	considera importante el cambio no adaptativo y preadaptativo en su evolución cuantitativa. El resto del D es adaptativo.
especiación -	Solo ocurre cuando la S.N. opera en direcciones diferentes. Es un proceso sumamente lento.	fuertemente no adaptativa. las aberraciones cromosómicas, las poliploidías y la endogamia son importantes	el aislamiento: las especies surgen para evitar que se pierdan combinaciones armoniosas. Es lenta y por S.N. también puede haber revolución genética	alopátrica exclusivamente. el efecto del fundador es importante. Hay revoluciones genéticas, aunque es fundamental la S.N.	No permite sino cambiar de una raza adaptativa a otra casi igual. es lenta, y el cambio subyacente es de naturaleza minúscula.
macro-evolución -	No se la plantea.	la regla de Wright y su concepto de especiación sugieren que no es neofundacionista.	La macroev. no es sino micro evolución extrapolada. Al menos, eso debemos asumir.	el cambio intrapoblacional y continuo es suficiente para explicar el conjunto de la evolución (S.N).	le llama mega-evolución y es de naturaleza distinta a la microev. Es el origen rápido y no adaptativo de órdenes, etc. se da por ser cuantitativa.

capítulo II

**entidades, patrones y
procesos en el nivel
genético y epigénético**

INTRODUCCION. En esta parte pretendo describir algunas de las entidades, procesos y patrones que intervienen en el rango de niveles comprendidos bajo el concepto de biología molecular. Intento una descripción de las entidades con base en la búsqueda de una construcción ontológica, que muestre a algunos elementos genéticos en su nivel particular, como entidades históricas, espacio-temporalmente delimitadas, y con algo que podemos llamar 'cohesividad'. Parto del punto de vista de Hull (1981), Vrba (1980,1984), Eldredge (1985,1986), Gould (1980), etc, de que es necesario extender la teoría de la evolución de tal manera que comprenda cabalmente a todas las entidades que de alguna manera intervienen por sí mismas en el proceso de la evolución. Consecuentemente con esto, pretendo revisar algunos de los mecanismos -procesos- en los que intervienen las entidades en cada nivel molecular, algunas de las interacciones entre los niveles, y el posible impacto en una nueva conceptualización de la evolución, particularmente desde un punto de vista jerárquico.

INDIVIDUOS EN EL NIVEL MOLECULAR

En la concepción evolutiva reinante desde finales de la década de los treinta hasta los setentas, se esperaría que cada gen que juega un papel en la evolución se hubiera moldeado históricamente a partir de mutaciones puntuales con valor selectivo. de esta manera, cada molécula de proteína iría incrementando lenta y gradualmente su eficiencia bioquímica. El gen sería, desde este punto de vista, prácticamente la única unidad evolutiva del nivel molecular, y junto a los organismos, las poblaciones, y de manera ambigua las especies (cap I), sería una de las poquísimas entidades ontológicas asumidas.

El conocimiento reciente de la genética molecular muestra que hay un gran número de entidades en el nivel molecular, cuyo arreglo jerárquicamente anidado provee mecanismos de diversos niveles de complejidad, que explican, de una manera no esperada ni prevista por la síntesis moderna de la teoría de la evolución, una gran cantidad de eventos evolutivos importantes, no necesariamente resitringidos a la vieja trilogía mutación-recombinación-selección, y tampoco necesariamente gradual-continuos.

Dentro de este 'gran número de entidades' del nivel molecular, varias, a mi parecer, pueden y deben ser consideradas como individuos.

- codón
- secuencia no codificadora
- exón
- gen estructural
- cistron
- alelos

- familias multigénicas
- secuencias transponibles
- plásmidos
- transposones
- cromosomas
- genoma

Varias de estas entidades, y sin duda algunas otras importantes, juegan un papel propio en su nivel correspondiente. Los mecanismos que intervienen dentro de cada nivel, y las interacciones entre los niveles, constituyen una parte importante de la evolución en el nivel molecular, que a su vez, al interactuar con niveles de organización jerárquicamente superiores (organismos, demos, especies, taxa monofiléticos, por el lado genealógico, y células, organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, por el ecológico [cap VI]), provocan el proceso que conocemos como evolución biológica.

EL GEN COMO INDIVIDUO. El más obvio de estos individuos ha sido el gen estructural. En la concepción sintética es difícil concebirlo como un individuo, ya que las mutaciones puntuales que le ocurren indefinidamente a lo largo del tiempo, y que por minúsculas que parezcan tienen, según la síntesis, efectos considerables, los hacen una secuencia de bases continuamente transformable. Sin embargo, si tomamos en cuenta la conceptualización neutralista, la mayoría de las modificaciones que sufre un gen no provocan ningún sesgo direccional sostenido a lo largo del tiempo. No obstante, si sufre un cambio que altere el funcionamiento de la proteína para la que codifica, generalmente ese cambio va a ser dañino (la mayoría de las mutaciones no neutras son perjudiciales), en cuyo caso la selección constrictiva negativa impedirá que se expanda en la población.

Además de la selección constrictiva negativa, la propia topografía del gen y de su proteína le confieren cierta permanencia, cierta cohesividad, tanto funcional como estructural. En el caso de que sufra una mutación que resulte benéfica en determinadas condiciones, se estará formando un gen individual discreto.

También es el replicador más obvio. Para los sintetistas más reduccionistas (Dawkins 1976), es el único verdadero replicador. No tan obvio, pero también conocido, es el hecho de que un gen por lo general está delimitado espacialmente en el cromosoma, al estar separado de otros mediante secuencias no codificadoras, y estar estrechamente delimitado por un codón de inicio y uno de paro.

Un gen estaría delimitado, temporalmente, por el evento mutacional que le confirió la capacidad de codificar para una proteína particular; funcionalmente por la selección

constrictiva negativa; espacialmente por secuencias no codificadoras y codones de inicio y término, y configuracionalmente por restricciones en la topografía molecular. Estas son algunas propiedades que apuntan en la dirección de que los genes estructurales son, efectivamente, individuos. (Hull (1976, 1980), afirma que el primer requisito para que una entidad biológica funcione en el proceso de la selección natural es que sea un individuo, no un grupo o una clase). Además, como ya dije, el gen es claramente un replicador, al tener la capacidad de transferir su estructura considerablemente intacta en el proceso de la replicación del ADN.

Los genes no pueden ser, por sí mismos, seleccionados directamente, ya que ellos no interactúan directamente con el ambiente, sino que en todo caso, son sus productos (y su influencia en los niveles superiores) quienes lo hacen. La función de interactores no la realizan directamente los genes. Es la interacción diferencial de los productos de los genes con el ambiente (en un sentido muy amplio), uno de los procesos que define que algunos genes estén representados con mayor frecuencia que otros, es decir, que haya un 'proceso de distribución diferencial' (sorting) en el nivel genético. En este sentido, no puede hablarse de que los genes sean las entidades sobre las que actúa la selección natural. Son necesarios sus interactores, y estos corresponden a diversos niveles (desde moleculares hasta el de la comunidad).

CODONES. No obstante que los genes estructurales parecen ser los individuos genéticos más obvios, la situación es mucho más compleja. Un individuo no plenamente contemplado como tal, que se encuentra en un nivel genético más inclusivo que los pares de bases, pero menos que los genes estructurales, es el codón. Podría afirmarse que un codón no es sino un fragmento de tres bases, en una secuencia de ADN. Pero, además de codificar para una señal concreta (cualquiera de los 64 codones posibles lo hace), tiene una forma de funcionamiento que lo hace una entidad individual.

Por ejemplo, no es una cuestión aditiva, sino interactiva, el hecho de que la porción de cada base en el triplete juegue un papel diferente (desde la restricción estricta en la primera posición hasta la frecuente variación neutra en la tercera). El hecho de que algunos tRNA ocurran con mucho mayor frecuencia que otros que traducen para el mismo aminoácido, sugiere que hay algo más que diferencias neutras entre los codones redundantes. De ser así, habría que entender si el mecanismo que ha provocado estas diferencias es un mecanismo azaroso o direccional, y si es éste último, podría deberse a selección natural, o algún mecanismo intrínseco en el propio nivel molecular.

EXONES. A diferencia de lo esperado por muchos biólogos, que

miraron en la secuencia del ADN la base continua y gradual del cambio evolutivo por minúsculas mutaciones puntuales, hoy sabemos que los genes no son estructuras continuas, sino que se encuentran partidos en trozos (exones) separados por secuencias generalmente no codificadoras (intrones). Resulta interesante el hecho de que cada exón pueda codificar para un dominio particular de una proteína, lo cual tiene consecuencias evolutivas importantes.

El mismo exón, mediante mecanismos de recombinación y de transposición, puede estar presente en genes diferentes, incluso en cromosomas no homólogos; el funcionamiento de su dominio será modificado sinérgicamente por el gen particular en el que se encuentra. Cada exon está delimitado por secuencias no codificadoras características, además de estar separado de otros mediante intrones. En este sentido, el exón es una unidad estructural, informacional y funcional.

Un ejemplo interesante de la potencialidad evolutiva de la organización del material genético en exones individuales, lo proporciona el sistema de anticuerpos. Cada exón codifica un dominio estructural de la molécula de anticuerpo. Estos dominios se repiten homológamente en diferentes moléculas. La evolución de muchas moléculas diferentes con múltiples dominios puede ser explicada por la duplicación de exones primordiales y subsecuente divergencia, de una manera mucho más convincente que por mutaciones puntuales. Cada evento de combinación sinérgica nueva y útil de dos codones traerá consigo un cambio evolutivo importante.

Un exón puede quedar acomodado en diversos cromosomas, y esta posición no tiene, en principio, por que ser determinada (el 'crossing over' y la transposición no ocurren, por regla general, en sitios definidos, aunque si hay mecanismos moleculares que pueden determinar la posición de la inserción); en ese sentido, su distribución es, en su origen, azarosa. El "barajeo de exones" juega un papel análogo al de la mutación puntual, pero de orden superior.

Podría pensarse que lo anterior estaba plenamente contemplado al considerar a la recombinación como una fuente importante de variación. sin embargo, aquí no son nuevas combinaciones de genes, sino de sus subunidades, los exones, lo que se está tomando como los individuos.

Este "barajeo de exones" permite entender cómo es que sistemas genéticos extremadamente sofisticados pueden surgir mediante relativamente pocos eventos genéticos, y en períodos de tiempo también cortos. El exón mismo puede actuar como un individuo replicador, y el patrón de distribución que presente dependerá tanto de la selección natural como de mecanismos propios del nivel molecular.

Los exones funcionan como módulos de estructuras genéticas más complejas. Por todo lo anterior, podemos considerar a los exones como unidades individuales de un nivel superior al de

los codones, pero que se encuentran contenidos en individuos mayores.

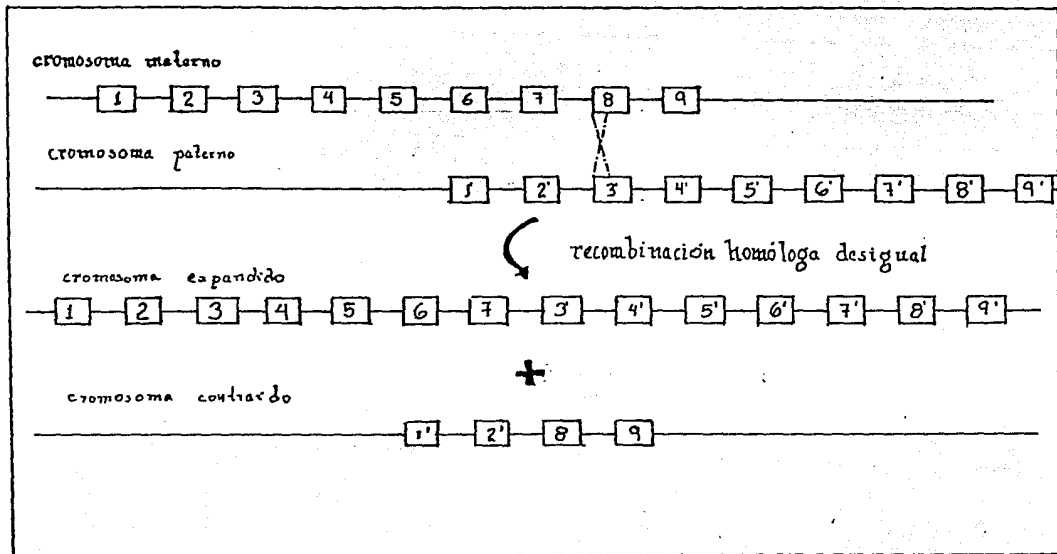
FAMILIAS MULTIGÉNICAS. El siguiente nivel sería el de los genes, del que ya hablé, por lo que me salto al de las familias multigénicas. En los eucariontes y en las llamadas Archaeobacterias, muchos genes se encuentran en grupos de múltiples copias. Cada familia de genes se forma por unidades homólogas en estructura, relacionadas en su función, y frecuentemente asociadas en un mismo cromosoma, en forma de tandem, aunque pueden presentarse también diseminadas en el cromosoma o incluso en diferentes cromosomas no homólogos.

Hay desde familias con unos cuantos miembros (como las hemoglobinas) hasta las de miles, e incluso de cientos de miles, como las de los genes ribosomales. Otra peculiaridad es que puede variar mucho el número de copias de un gen en la misma familia compartida entre especies cercanas. Por ejemplo, *Xenopus laevis* tiene veinticuatro mil copias del gen ribosomal 5s, mientras que otra especie del mismo género, *X. borealis*, tiene sólo seis mil. Existen mecanismos que explican la expansión de las familias multigénicas, como la recombinación homóloga desigual, que puede ocurrir rápidamente, en eventos de recombinación (Arnheim, 1983).

Como mencioné antes, en algunas familias los genes no son iguales, ni estructural ni funcionalmente. La hemoglobina está codificada por dos familias distintas (interesantemente agrupadas en cromosomas diferentes, lo que nos muestra una interacción en un nivel intermedio). Cada familia tiene variantes que se expresan en las diferentes edades. Las familias de la hemoglobina como un todo son unidades que se heredan, y que están presentes en muchas especies diferentes. Tanto los miembros de una familia como la propia familia, son individuos, en dos niveles, subsecuentes.

El ejemplo más extremo de heterogeneidad funcional de los miembros de las familias se da en los genes de anticuerpos, que proveen las bases para el enorme rango de especificidad en el sistema inmune.

Es de suponer que la selección natural favorecerá la heterogeneidad de los miembros en las familias cuya función se realiza precisamente mediante el mantenimiento de un amplio rango de variantes, como el sistema inmune. Se afirma que también en las familias muy homogéneas, como las que codifican para las histonas o para el ARN ribosomal, la selección natural ha favorecido la presencia de inmensas cantidades de copias idénticas, ya que de ésta manera se favorecería selectivamente una alta tasa de producción de proteínas que se requieren en grandes cantidades. De ésta manera, la familia multigénica, como un todo, sería la unidad



Modelo de recombinación homóloga desigual. Estos eventos pueden promover la expansión de una secuencia (particularmente un gen) de tal manera que se encuentre arreglada en tandem hasta miles de veces a lo largo de un cromosoma. Como la expansión y contracción se da al azar, puede llegar un momento en que alguna variante se fije y otra se elimine. Sería un proceso análogo al de la deriva genética, pero de un nivel inferior. En el caso en que la recombinación homóloga desigual se lleve a cabo de manera persistente en una sola dirección, se establece una homogeneización en las secuencias repetidas, de una manera determinista.

de evolución, más que un gen mendeliano particular (Hunkapiller et al, 1982).

El contenido informacional arreglado jerárquicamente en las familias multigénicas se puede expandir de manera impresionantísima, no por mutación y recombinación, sino por mecanismos combinatorios de niveles superiores. Un buen ejemplo para explicar la potencialidad de estos mecanismos de interacción son los anticuerpos.

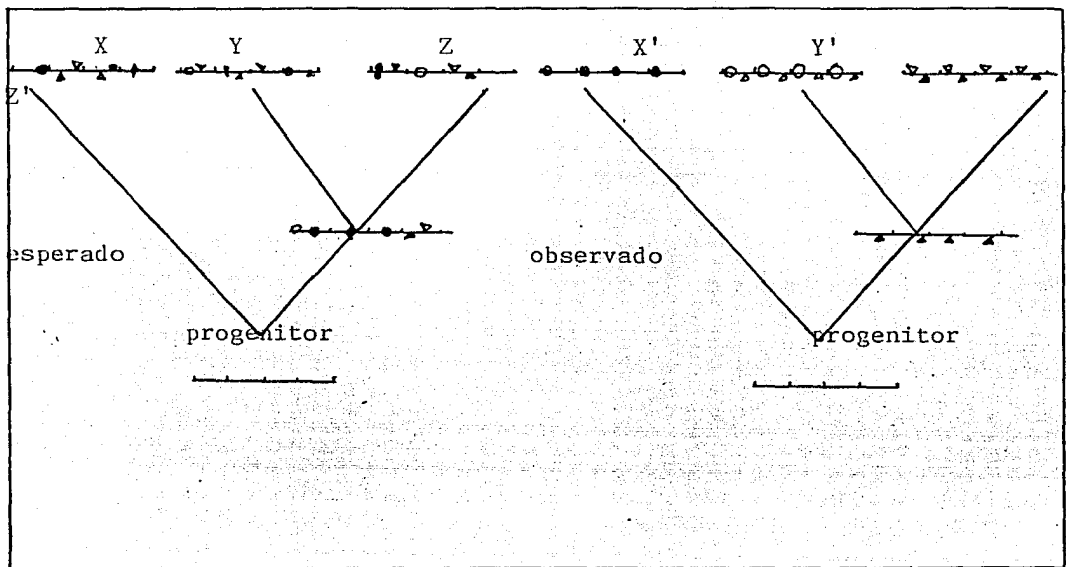
Mediante la combinación de elementos en el nivel de familias génicas, de dominios proteínicos y de proteínas diferentes, se pueden formar diez millones de anticuerpos diferentes, con la combinación de sólo tres familias de genes distintos. Por si esto fuera poco, una interacción de un nivel supe or aún, provoca una diversidad mayor: El sitio de unión del anticuerpo es flexible, pudiendo actuar con antígenos diversos. Esta flexibilidad depende de la interacción con el ambiente

EVOLUCION CONCERTADA DE LAS FAMILIAS MULTIGENICAS. Además de las propiedades mencionadas, hay otras que hacen que las familias multigénicas sean individuos particularmente importantes en la evolución: la llamada evolución coincidental o concertada (Dover, 1982). Es la tendencia que tienen los genes dentro de una misma familia genética a evolucionar en forma similar o coincidental. Se incluye dentro del grupo de fenómenos genéticos conocidos como "conducción molecular" (molecular drive), que en conjunto constituye un mecanismo claramente alternativo a los considerados por la síntesis moderna de la teoría de la evolución.

El patrón observado en los miembros de muchas familias y aún de secuencias no codificadoras repetidas, es de una homogeneidad inesperada, que por ciertas peculiaridades resulta incompatible con explicaciones tradicionales, como la deriva genética y la selección natural. Este patrón de homogeneidad se observa tanto en las secuencias dentro de un organismo, como entre los organismos de una misma especie. Por otro lado, una misma familia compartida por varias especies frecuentemente muestra una heterogeneidad entre las especies también muy paradójica.

Hay mecanismos tanto estocásticos como direccionales que pueden explicar la homogeneidad dentro de una familia genética, tanto en un mismo cromosoma como entre cromosomas, dando lugar a patrones de fijación no mendelianos persistentes. En la medida en que el incremento o la fijación de una variable en una familia se está llevando a cabo de manera simultánea en los organismos de la población, pueden surgir discontinuidades entre dos poblaciones, que se traducirán en eventos de especiación.

Dentro de los procesos estocásticos de fijación molecular



Representación esquemática de patrones esperados (a) y observados (b) de variación en familias multigénicas compartidas por las especies X, Y y Z. Si cada miembro es libre de evolucionar independientemente, el coeficiente de identidad entre cualesquiera dos miembros escogidos al azar dentro de la especie se esperará que sea similar a los escogidos entre especies diferentes. Los patrones observados revelan un alto grado de homogeneidad intraespecífica. Ni la deriva génica ni la selección natural por sí mismas son capaces de explicar estos patrones de homogeneidad intraespecífica de las familias multigénicas. (de Dover [1982] Molecular Drive: a cohesive mode of spp. evolution)

fig. 5

está el intercambio desigual entre cromosomas homólogos, la llamada "conversión genética" y la pérdida o ganancia por transposición (Dover, 1982).

Como vimos antes, cuando una recombinación desigual ocurre recurrentemente, tiene el efecto de expansión o contracción del número de copias de una familia, y puede llevar a la fijación azarosa de uno u otro miembro. Es muy difícil (aunque no imposible, según Arnheim, 1983), que por mecanismos de interacción desigual se llegaran a homogeneizar los miembros de una familia diseminados en varios cromosomas (Arnheim nos habla de intercambios y asociación entre cromosomas no homólogos, con efectos parecidos a los Robertsonianos). Se sugiere que la homogeneización de los miembros de una familia entre cromosomas no homólogos se lleva a cabo por conversión genética. Desde hace tiempo se ha observado una desviación del radio 2:2 esperado para los dos alelos de un locus en los gametos de un organismo heterocigoto (el locus T del ratón, cistron arg 4 de Saccaromyces cerevisiae). La desviación proviene de la reparación de una extensa región de ADN (hasta de varios Kb). Esta reparación puede ocurrir en una secuencia dentro de un mismo cromosoma, entre secuencias de dos cromosomas homólogos y aún entre no homólogos. La conversión genética no necesariamente ocurre en una dirección, sino que puede ocurrir que estocásticamente llegue a fijarse una de las variantes. Sin embargo, hay casos importantes en los que la reparación se lleva a cabo siempre en una misma dirección, en cuyo caso la fijación será determinista: Aa se convierte siempre o con mayor frecuencia en AA que en aa. Uno de los dos homocigotos desplazará al otro en muy poco tiempo.

La conversión genética direccional se ha observado en hongos, y en algunos casos hasta la mitad de los mutantes observados se llegan a alejar de la paridad, desde radios de 2:1 hasta de 100:1 en la dirección favorecida (Arnheim, 1983).

Otro mecanismo que explica la homogeneización direccional es la "transposición duplicativa", consistente en una duplicación de una secuencia y su ulterior movimiento entre cromosomas por transposición. Hay elementos transponibles que rompen sistemáticamente en un punto, y que pueden regular además su tasa de transposición.

Estos mecanismos de conversión molecular no azarosa aceleran hasta por cien la tasa de fijación de una variante, lo cual puede explicar varias paradojas de homogeneidad. Como este mecanismo no necesariamente implica deriva genética o selección natural, no hay un 'costo selectivo', ni tampoco se requiere de un Ne particular (la deriva genética ocurre con Ne muy pequeños). Es un proceso determinista de distribución diferencial independiente del ambiente y de la selección natural (aunque naturalmente interactúa con ellos).

La homogeneización de los miembros de una familia ocurre en tres niveles jerárquicos: en primer lugar, en el nivel cromosómico. Todos los miembros de una familia se homogeneizan, tanto en un cromosoma como entre todos los cromosomas en los que están presentes dentro de un organismo.

En segundo lugar, la homogeneización se da entre los cromosomas de todos los organismos sexualmente reproductivos de la población, $2n \times Ne$ (esto se refiere al 'acervo de cromosomas', en el que se da algo como la "panmixia" de cromosomas por la distribución azarosa en la meiosis y fusión de gametos).

El tercer nivel es el de la población de organismos diploides. El tiempo que toma la homogeneización entre los cromosomas de la familia es mayor que el tiempo en el que los cromosomas se mezclan (tiempo generacional), lo que implica que, en cualquier momento, siempre hay en cada uno de los organismos la misma tasa de variantes nuevos respecto a los viejos para cada familia particular que se está homogeneizando (Dover, 1983).

La composición de las secuencias en los cromosomas cambia sin que se incrementen las diferencias entre los organismos, sin aumentar la varianza. Una consecuencia muy importante es que, de esta manera, el intercambio intercromosómico de secuencias provee la potencialidad de impartir cohesividad a las poblaciones, particularmente durante periodos de cambio, y en un nivel superior, puede contribuir a la formación de una nueva especie. Este es un punto muy importante en el cap III, donde me referiré a la cohesividad de las especies. El impacto de la homogeneización en la macroevolución también es promisorio, se reduce la "monstruosidad de los monstruos", al darle al individuo variante una connotación poblacional.

Además, si una especie dentro de un taxa monofilético puede divergir persistentemente de otra en cuanto a los mecanismos de homogeneización, podríamos esperar que este mecanismo genético provocara diferentes tasas de especiación, lo que apunta en la dirección de un efecto macroevolutivo (sensu Vrba, 1980, 1984). En la parte de especiación veremos que Altukhov (1982, 1985) y Carson (1975) plantean cosas muy afines, en el terreno de los "loci monomórficos" y los "sistemas genéticos abiertos vs. sistemas genéticos cerrados", respectivamente.

ELEMENTOS GENÉTICOS TRANSPONIBLES. Otro de los mecanismos que promueven la evolución concertada es el de los elementos genéticos transponibles, que además tiene otras consecuencias poco esperadas y muy trascendentes para la evolución.

Los elementos genéticos transponibles son unidades de secuencia definida, capaces de cambiar de posición en un cromosoma, entre cromosomas, entre organismos, e incluso entre especies. Esta unidad de secuencia tiene la capacidad

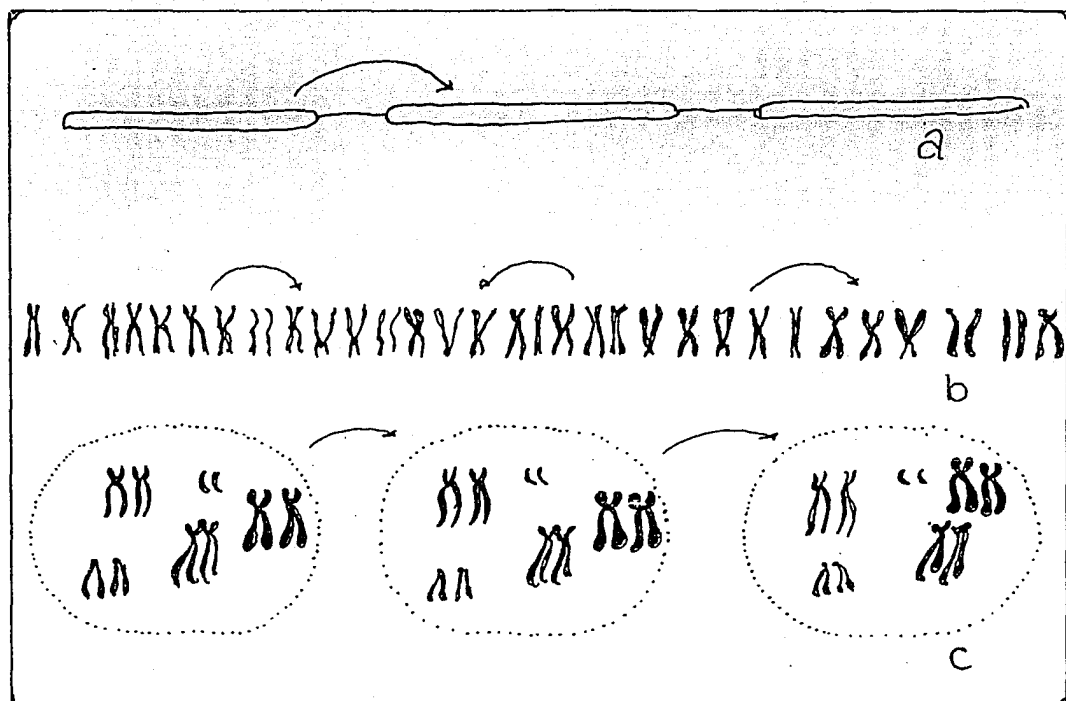


fig. 6

La homogeneización de las familias multigénicas se lleva a cabo en tres niveles jerárquicos. a) población de secuencias (puede darse dentro de un cromosoma o entre cromosomas). b) población de cromosomas compartidos por individuos de un grupo sexualmente reproductivo. Se puede hablar de un acervo de cromosomas de la población que se mezclan al azar como consecuencia de la meiosis y fusión azarosa de gametos. c) El tercer nivel es la población tradicional de organismos diploides de una población.

de replicar, de sufrir translocación y de asociarse con genes que promueven una interacción particular. Estas propiedades les confieren cierta autonomía; sin duda son buenos candidatos para ser considerados como individuos.

Estas unidades móviles tienen la capacidad de alterar desde muy poco hasta sustancialmente la estructura e información en diferentes niveles dentro del organismo, al rearrreglar la información genética. Algunas veces, este rearrreglo se da como respuesta a condiciones medioambientales particulares, promoviéndose un cambio en direcciones aptativas no precisamente por selección natural.

Cuando un elemento transponible se asocia íntimamente con una secuencia que tiene algún efecto en el fenotipo, se dice que se ha formado un transposón (Tn), como aquellos que transfieren la resistencia a los antibióticos en las bacterias. De esta manera, al incorporar genes involucrados con su propia replicación y expresión, surgen unidades más y más complejas.

El Tn 117 codifica para la resistencia a la eritromicina. Este transposón tiene, además de este gen, otro que actúa en la regulación represora del primero, y a la vez en la transposición. Así, la exposición a la eritromicina no sólo desreprime al gen de la resistencia, sino que a la vez facilita su duplicación y distribución por transposición. Los elementos genéticos transponibles tienen la capacidad de afectar su propio número de copias, lo que proporciona un mecanismo de distribución sesgada intrínseco de este nivel.

El papel que los elementos transponibles juegan en la regulación se descubrió al mismo tiempo que los elementos en sí mismos. Bárbara Mc Clintock (1952, 1959), desde la década de los 40's se dio cuenta de que el movimiento de esos elementos activa la expresión de muchos marcadores genéticos. En este sentido, pueden generar nuevos arreglos en un sólo evento genético, que puede convertirse en un evento evolutivo importante.

Por su capacidad de replicación, su relativa autonomía, y una propensión a asociarse con genes que promueven "interacción", los elementos genéticos transponibles son excelentes candidatos para la selección natural y otros procesos de distribución en su nivel, y a la vez tienen efectos causales importantes en los niveles superiores, incluida la especiación y la macroevolución (ésto lo veremos en los capítulos III, IV y V).

JERARQUIAS EN EL NIVEL MOLECULAR. Una de las conclusiones más interesantes que se desprende del conocimiento reciente de la biología genética y molecular es el hecho de que la información genética está ordenada en entidades de diferentes niveles jerárquicos. La interacción de éstas entidades y sus mecanismos particulares con los de diferentes niveles,

proporcionan las bases para un cambio evolutivo rápido y sustancial, basado no sólo en la selección natural, sino también en cambio direccional intrínseco y en fenómenos azarosos de niveles superiores al de la mutación. Además, varios de los elementos genéticos mencionados tienen la capacidad de conferir a las especies cohesividad, y de intervenir en el proceso de la especiación.

La selección natural actúa sobre individuos que intervengan en la replicación e interacción diferencial. Varios de los elementos genéticos mencionados actúan como replicadores en el proceso de la selección natural, y algunos también como interactores económicos (los transposones).

EPIGENESIS. Las interacciones y causalidades entre los diferentes niveles dificultan una separación tajante entre éstos. Eso de ninguna manera implica que los fenómenos de un nivel puedan reducirse al nivel inferior. En la siguiente parte, se asocian los fenómenos genéticos con los de la epigenesis, lo cual no puede entenderse como una reducción de la segunda a los primeros.

La forma de expresión de la información genética en el desarrollo se da de una manera nítidamente jerárquica; con implicaciones de niveles complejos que permiten cambios morfológicos "en paquete".

Para entender los procesos que intervienen en el despliegue de la información genética, en los "programas del desarrollo", ontogenético, es necesario visualizar fenómenos causales de varios niveles.

La expresión de la información durante el desarrollo se lleva a cabo de una manera jerárquica: "El proceso del desarrollo puede ser considerado como el despliegue de una jerarquía temporal que se traduce en una jerarquía espacial" (Ho y Saunders, 1979). Algunos biólogos sintetistas esperarían encontrar que cada parte de un organismo (o de cualquier entidad suborganísmica) estaría construida con base en la información contenida en un gen particular, y que la adición de los productos de muchos genes irían construyendo al organismo. Desde 1930 (Wright (1930,31,32) se ha criticado esta visión reductiva. Sin embargo, este punto de vista no ha sido plenamente superado del ambiente del pensamiento evolucionista. La mayoría de los biólogos aceptan hoy en día que la información 'reguladora' es al menos igual de importante que la información 'estructural'; Waddington (1968), Ho y Saunders (1979,1984) y otros han enfatizado el papel que juega el ambiente en el desarrollo.

Algunos fenómenos que nos muestran la forma jerárquica de la expresión de la información durante el desarrollo son los atavismos, las mutaciones homeóticas y la heterocronía, la bifurcación de los programas del desarrollo, la canalización, etc., todos íntimamente relacionados. A continuación mencionare algunas ideas en torno a estos procesos y patrones.

ATAVISMOS. Con cierta frecuencia se observa que un organismo nace con una serie de atributos inesperados. Gould (1983) nos habla de la existencia de caballos con varios dedos en cada pata, y de la capacidad del tejido epitelial de las aves para inducir al mesénquima de mamífero para formar "dientes de ave", entre otros ejemplos. Un evento (una mutación o una transposición en el nivel genético, o un inductor en el nivel molecular) puede provocar que todo un bloque de genes que informaban para la construcción de una parte compleja, y que durante mucho tiempo permanecieron "apagados", se enciendan nuevamente.

Los 'atavismos' muestran un potencial de información no expresada, que puede constituir la base de un cambio evolutivo rápido. En determinadas condiciones ambientales, puede desencadenarse la expresión de toda una porción "apagada" (este disparo no necesariamente ocurre al azar, sino que el ambiente puede jugar un papel activo). Esto eventualmente tendrá la capacidad de conferir una variación aptativa. Lo que me interesa resaltar aquí es que un atavismo es todo un bloque de información, regulado jerárquicamente por un "control". Los atavismos muestran además, que el cambio evolutivo que han sufrido muchas especies no se ha dado por una modificación gradual, sino por la supresión de bloques completos. Es claro que la tendencia macroevolutiva en la reducción del número de dedos no se ha llevado a cabo por una sustitución insensiblemente fina de alelos, sino por la desactivación de paquetes morfológicos completos, que se puede llevar a cabo por eventos de regulación jerárquica.

MUTACIONES HOMEÓTICAS. Hay un tipo de estos "bloques" que actúa claramente como un individuo. Se observa en las mutaciones homeóticas. Una mutación homeótica es una que provoca la sustitución de un órgano por otro del mismo origen ontogenético. Se conocen mutaciones homeóticas en muchos organismos, aunque están particularmente estudiadas en la *Drosophila*. De manera especial se han estudiado dos bloques homeóticos en *Drosophila*: el complejo bitórax (C-BX) y el complejo antenapedia (C-ANT) (Gould, 1983; Gehring, 1985). En el primer caso, interviene una familia de ocho genes en tandem. Una mutación de uno de estos genes puede provocar que el tercer segmento torácico se convierta en un segundo segmento torácico segundo; la mosca adulta desarrolla dos

pares de alas (su condición ancestral). Otra mutación en esa familia produce que el primer segmento abdominal se convierta en un tercer segmento torácico, por lo que aumenta el número de patas respecto al estado normal.

En realidad, los genes homeóticos no son estructurales, sino reguladores de nivel superior. Cada uno de los ocho genes se va activando secuencialmente, y va desencadenando la expresión de bloques completos de información. A su vez, los ocho genes están bajo el efecto de un regulador más inclusivo, que puede provocar que ninguno de estos se manifieste, con el resultado de que todos los segmentos posteriores al segundo torácico se desarrollan en segmentos iguales a éste. Una expresión tardía provoca efectos igualmente inesperados.

El otro complejo, el C-ANT, regula el desarrollo de los cinco segmentos anteriores. Hay una mutación que impide la expresión de todo este conjunto, provocando que los tres segmentos anteriores se desarrollen como el primer torácico.

Una mutación dominante en el complejo C-ANT, llamada antenapedia, provoca que salga una pata de un segundo segmento torácico en el lugar en el que debería ir una antena. Aparentemente lo que ocurre es que todo un bloque se activa en un lugar equivocado (aunque homólogo) y en un momento también incorrecto.

La lista de mutaciones homeóticas es grande, sobre todo en artrópodos, donde la segmentación permite ubicarlas con facilidad.

Es especulativo afirmar hasta qué punto una mutación homeótica puede resultar en una nueva especie, aunque hay evidencias que sugieren que las mutaciones homeóticas han jugado un papel importante en el origen de nuevos grupos taxonómicos, en particular de los dípteros (es claro que la condición ancestral era de dos pares de alas, y que la pérdida de un par pudo haberse llevado a cabo en un solo evento genético). Lo que es seguro es la forma jerárquica en que están organizados los genes que intervienen en la manifestación de cada parte. Dos familias de genes, una de ocho y otra de siete miembros, regulan el desarrollo de todos los segmentos bucales, torácicos y abdominales en estos insectos, y en muchos otros, incluso de órdenes diferentes.

Además de estos reguladores, existe un regulador de un nivel superior, algo como un 'cronogén', responsable de la activación de los homeóticos en el momento y lugar precisos. Se ha localizado (Gehring, 1985) una secuencia corta de ADN, de 130 Pb, en diferentes posiciones tanto en el complejo bitorax como en el antenapedia. A esta secuencia se le ha llamado "caja homeótica", (homeobox). Esta misma secuencia ha sido hallada en otros insectos y sorprendentemente también en vertebrados (anfibios y mamíferos, entre ellos Homo sapiens). Todos los organismos en que ha sido localizada la caja

homeótica pasan por una etapa de segmentación durante su desarrollo embrionario. El mismo Gehring (op cit) encontró que un gen que contiene a la caja homeótica está relacionado con la activación de los genes homeóticos en vertebrados. Este caso constituye un nivel superior de regulación, tal vez el llamado 'cronogen'.

Tenemos pues, tres niveles jerárquicos de control: el regulador de cada gen estructural, los reguladores homeóticos, que activan los bloques de genes estructurales, y los reguladores de un nivel superior, que activan a los reguladores homeóticos en el lugar y tiempo precisos. Una pequeña mutación en uno de los niveles superiores, puede tener un efecto en cascada en los niveles incluidos, como lo muestran las mutaciones homeóticas.

HETEROCRONIA. Otro elemento que nos muestra el papel de la regulación jerárquica en los procesos de la biología del desarrollo es la heterocronía. La heterocronía es la alteración en la temporización de la expresión ontogenética de una característica.

Según Gould (1977), la heterocronía constituye el modo dominante de evolución en muchos linajes importantes, incluido el humano. A su vez, Rensch (1971) afirma que "La mayor parte de los cambios filogenéticos surge por heterocronía". Se han postulado orígenes heterocronicos para la mayoría de los grandes grupos taxonómicos (Gould, 1977).

El interés de incluir este proceso aquí radica en el hecho de que con un evento de regulación pueden modificarse los patrones de temporización en la aparición de grandes bloques morfológicos y funcionales. Una modificación de ésta naturaleza puede alterar al conjunto del ritmo del desarrollo, con consecuencias evolutivas trascendentes (particularmente en el terreno de las estrategias ecológicas y las historias de vida).

Mediante la maduración sexual precóz y el truncamiento de la ontogenia ulterior, se puede alcanzar una estrategia de historia de vida favorecida en regímenes ecológicos de tipo "r", donde se favorece la reproducción temprana. Por otro lado, un retardo del desarrollo somático de algunos órganos se puede favorecer en ambientes de tipo "K", en donde la morfología ha de ajustarse a condiciones ecológicas de alta saturación y competitividad.

La edad en la que se inicia la reproducción es una característica sobresaliente de las especies, una aceleración en la tasa del desarrollo por heterocronía puede ser más importante que un incremento en la fecundidad (Mc Arthur y Wilson, 1967). No es mi intención entrar a discutir sobre la validez de la caracterización de las especies en torno a un continuo r-K, sino presentar un ejemplo de la posible trascendencia de un evento de regulación heterocronica.

Resumiendo, la alteración en la cronía del desarrollo permite: cambio evolutivo rápido y discontinuo; adaptación rápida a ambientes cambiantes; aislamiento reproductivo por diferencias en las cronías del desarrollo. Además, nos muestra el efecto de diferentes niveles de regulación y control en el desarrollo, de manera similar a lo mostrado por las mutaciones homeóticas y los atavismos.

CONSTRICCIONES EN EL DESARROLLO. Algunos de los fenómenos mencionados pueden constituir la base de lo que Waddington ha llamado PAISAJE EPIGENETICO, y que define así: "Hay sólo un número finito de resultantes posibles del proceso interactivo del desarrollo. Los productos finales del desarrollo, el tejido adulto, no parecen variar continuamente de un tipo a otro, sino que caen en relativamente pocos tipos considerablemente discontinuos. Esto implica que durante el desarrollo, hay una sucesión de 'puntos de ramificación' en cada uno de los cuales el curso del desarrollo se puede mover de uno a otro dentro de un número restringido de patrones alternativos" (Waddington, 1975).

Los fenotipos no se distribuyen continuamente en el espacio fenotípico, sino que hay restricciones que los limitan.

Alberch (1985) ha encontrado que tales patrones alternativos frecuentemente son similares para especies diferentes. En ese sentido, se observa una dinámica interna en el desarrollo, que impone canales, por los que los organismos de diferentes especies pueden sufrir los cambios en sus patrones de desarrollo, de una manera relativamente independiente a las mutaciones y a la selección natural, aunque ésta no deja de actuar en la permisividad de estas formas.

¿Qué significado evolutivo guardan estos canales discretos por los que puede "fluir" la morfología?

El hecho de que el espacio fenotípico sea discontinuo por restricciones morfogenéticas, impone ya de entrada una discontinuidad en la evolución. No puede entenderse una transición suave y gradual de un tipo a otro cuando tenemos evidencia de que la bifurcación en los patrones del desarrollo da lugar a bloques morfológicos discretos.

El cambio de una morfología a otra alternativa puede llevarse a cabo a partir de pocos eventos genéticos y en relativamente poco tiempo; seguramente mucho menos del que llevaría la sustitución gradual de alelos diferentes entre sí por mutaciones puntuales, para llevar desde un a forma hasta la nueva por selección natural.

Cada una de las alteraciones morfológicas que se desencadenan posteriormente a una bifurcación actúa como un paquete funcional y estructural. Como ha mostrado Alberch (op cit) con órganos epiteliales y con extremidades de anfibios,

hay un número muy restringido de estos paquetes, y se alcanzan por mecanismos intrínsecos de "fuerzas" celulares, ejercidas por los citoesqueletos y por las comunicaciones intercelulares durante el desarrollo.

Puede hablarse de un sesgo en la distribución de las frecuencias con las que aparece uno u otro patrón alternativo, y este sesgo puede deberse tanto a mecanismos azarosos como direccionales impuestos por la topografía del tejido, así como por la selección natural. En este sentido, Oster y Alberch (1980) establecen que "La embriologénesis puede parecer muy determinista en una escala macroscópica; sin embargo, en el nivel celular los eventos proceden en una forma más estocástica. Es sólo la conducta agregada lo que emerge como coordinación del conjunto. Un mejor término que 'programa de desarrollo' debiera ser 'sesgo en el desarrollo'...".

De esta manera, se establece que los programas de desarrollo actúan como un 'filtro' determinista al movimiento azaroso del nivel inferior; la dinámica inherente en el proceso del desarrollo imprime sesgos a la evolución morfológica, que no pueden entenderse sólo desde una perspectiva genética o poblacional, ya que el surgimiento de las novedades morfológicas que están sujetas a la selección natural no se da al azar, sino como hemos visto, canalizadamente. El proceso de fijación de los nuevos fenotipos puede estar sujeto a distribución en niveles superiores, particularmente por selección natural.

La integración de los mecanismos que intervienen en la construcción de un organismo, según hemos visto hasta aquí, se da de una manera ordenada jerárquicamente. En el nivel inferior está el genoma (con su propia jerarquía). Su organización y sus procesos son decisivos por lo que se refiere a la regulación de su expresión. Ese es el nivel afectado por la mutación y reordenamientos genéticos. Estos mecanismos de transformación se expresan en productos genéticos alterados, en el nivel proteico y subcelular. Estas moléculas estructurales interactúan de tal manera que construyen a las células, con sus propiedades emergentes características. Durante el desarrollo temprano, las células se diferencian en dos grandes grupos: epitelio y mesénquima. Cada tipo celular es capaz de participar en procesos celulares característicos. Por encima de esto, las células tienen capacidad de coordinar sus actividades dentro de grupos celulares grandes, conformando el desarrollo ontogenético. En este nivel actúan interacciones químicas y mecánicas no directamente genéticas. El despliegue de los tejidos resultantes en geometrías particulares es lo que constituye el 'programa del desarrollo'.

En este sentido, Oster y Alberch (1982) afirman: "...el programa del desarrollo no debe verse como un proceso lineal

de concatenación de causas, desde el genoma, hasta el genotipo; Mas bien, la morfología emerge como una consecuencia de un diálogo ascendentemente complejo entre poblaciones de células, caracterizadas por su geometría, y genomas celulares, caracterizados por sus estados de actividad genética. El resultado emergente de este diálogo es la morfología, o el fenotipo, sobre el que la selección natural actúa como un árbitro de su diseño adaptativo".

Podemos concluir que la construcción de un organismo en la ontogenia es una secuencia de procesos jerárquicamente ordenados, con dinámicas características que promueven distribuciones diferenciales tanto deterministas como estocásticas, en cada nivel jerárquico.

Esta forma "modular" en la que están ordenadas las entidades y procesos que construyen a los organismos, constituyen la base para cambios evolutivos discontinuos. Por todos los niveles encontramos procesos complejos que pueden dispararse con eventos relativamente simples. Un evento de regulación o bifurcación en cada uno de los niveles puede tener consecuencias notables.

Todo esto nos lleva a recordar a los "monstruos útiles" de Goldschmidt (1940). Sin embargo, pese a que Goldschmidt veía a la canalización y a los efectos "en cascada" como fenómenos con significado macroevolutivo (en lo cual estoy de acuerdo), la concepción de Goldschmidt y sus monstruos difiere de la aquí expresada en cuanto a que él consideraba que un sólo evento produciría todo un organismo, de una especie nueva. Lo que aquí se sostiene es que un cambio de naturaleza discontinua constituye un evento importante, que abre una nueva zona, y es con base en ésta característica clave, en torno a la cual han de construirse rasgos que permitan ajustar a sus portadores a ambientes particulares. Las discontinuidades provocadas por estos mecanismos sub-organísmicos no producen especies acabadas, con todos sus atributos adaptativos, sino que producen 'adaptaciones clave' (Gould, 1983), en torno a las cuales las especies desarrollan características que les permiten sobrevivir.

Una gran dificultad de los monstruos esperanzados de Goldschmidt, fue su conotación individual. No es que el no tuviera una concepción de la variación poblacional. Gran parte de su trabajo de 1940 se refiere a la descripción y análisis de éste tipo de variación. Lo que ocurre es que precisamente de este análisis, el concluía que las discontinuidades existentes entre las especies no podrían ser de la misma naturaleza que la variación intrapoblacional. Las discontinuidades tendrían que explicarse por eventos individuales, y resultaba difícil entender cómo es que un organismo resultante de un evento drástico pudiera abrirse paso solo.

Los mecanismos incluidos en la llamada "evolución

concertada* nos proporcionan una explicación que puede traducir a términos poblacionales el surgimiento de novedades relativamente discontinuas.

capítulo III

**las especies: su realidad,
su origen y su papel en
la evolución.**

INTRODUCCION

La aproximación jerárquica propuesta para la teoría de la evolución por Hull (1980), Gould (1980), Vrba (1980,1984), Eldredge (1985), entre otros, establece que es necesario expandir la teoría de tal manera que incluya cabalmente al conjunto de entidades ontológicas que intervienen en el proceso evolutivo. Esto se refiere de manera muy particular a la especie. También se postula la necesidad de comprender los procesos que ocurren dentro de cada nivel jerárquico, en su dinámica propia, así como en las causalidades respecto a los procesos de otros niveles. Se considera, en esta aproximación, el proceso que origina nuevas especies como un fenómeno de naturaleza diferente a los que ocurren en otros niveles (particularmente diferente al cambio intrapoblacional) y se le confiere una gran importancia evolutiva.

Desde este punto de vista, pretendo discutir la proposición de que las especies sean consideradas como entidades cohesivas, espacio-temporalmente delimitadas, y con ciertas propiedades inherentes a ese nivel, es decir, como entidades individuales. También pretendo revisar y proponer algunas ideas en cuanto al significado de la existencia misma de las especies, y finalmente, a la forma en que una especie produce otras, es decir, al proceso de especiación, contemplado a la luz de una concepción pretendidamente ontológica de la especie. El papel que desde este punto de vista juegan las especies en la macroevolución se desarrolla en el siguiente capítulo.

LAS ESPECIES COMO ENTIDADES INDIVIDUALES. Sin duda resulta ya un lugar común afirmar que Darwin (1859) no pudo haberse planteado el problema del origen de las especies al no ver a éstas sino como entidades abstractas, arbitrariamente definidas, continuos efímeros de organismos sin una delimitación en el tiempo. Las primeras formulaciones de la síntesis moderna avanzaron respecto a la concepción de la especie, al concebirla como una unidad real, aislada reproductivamente de otras entidades similares.

Dobzhansky (1937) y Mayr (1942) se interesaron por el problema de la discontinuidad entre las especies. En 1942 Mayr estableció formalmente el 'concepto biológico de especie', cuyo principal elemento, el criterio reproductivo, había venido siendo sugerido desde hacia tiempo (Ray, Romanes, Jordan). Según este concepto, las especies son consideradas como "grupos de poblaciones naturales real o potencialmente entrecruzables, y que están reproductivamente aisladas de otros grupos similares (Mayr, 1942). De tal manera que la reproducción sexual les confiere a las especies cierta cohesión; permite que los organismos que pertenecen a

la especie "compartan" un acervo genético común. Es el flujo genético, mantenido por la reproducción sexual, el que provoca esta cohesividad reproductiva.

Endler (1977) ha encontrado, mediante observaciones de la diferenciación en saltamontes sujetos a diferentes regímenes de flujo genético, que éste no es una fuerza tan cohesiva como se había supuesto, ya que se puede alcanzar una diferenciación considerable en presencia de flujo genético, y también puede no ocurrir diferenciación perceptible incluso en ausencia total de flujo genético. Esto puede significar bien que las especies no son entidades tan cohesivas, o bien que el flujo genético no es la única fuente de cohesión en ese nivel. Creo que ambas cosas son ciertas, y sin embargo creo que el flujo genético sigue siendo una fuerza cohesiva importante.

Se habla de cohesión de una entidad biológica haciendo referencia a un patrón de permanencia, provocado por mecanismos que proveen una resistencia al cambio. Una entidad cohesiva es una entidad amortiguada, en la que los elementos que la conforman se mantienen unidos por algunas fuerzas de enlace. Se dice que las moléculas del agua son más cohesivas que las de otros líquidos, porque están más fuertemente enlazadas, y se requiere de mayor energía para despegarlas. Las moléculas de un gas presentan una cohesión mucho menor.

En general, puede decirse que una entidad cohesiva es aquella en la que la interacción de sus componentes promueve una permanencia, una resistencia al cambio.

Al interior de la especie, el compartir un acervo genético común provoca que haya una resistencia al cambio, un relativo estado de equilibrio, y también un apego a una variación dentro del rango del propio acervo. Este es un aspecto 'positivo' de la cohesión conferida a la especie por el mantenimiento de intercambio genético. Por otro lado, el hecho de que una especie esté separada, escindida de otras por la imposibilidad de intercambiar material genético, hace que estas dos entidades no se fusionen; el aislamiento genético las mantiene como entidades discretas. Esto constituye el aspecto 'negativo', una consecuencia de delimitación, de frontera, entre las especies. La unidad hacia adentro y la delimitación hacia afuera son los dos aspectos de la cohesividad conferida a las especies por el intercambio genético.

El concepto biológico de especie es generalmente aceptado, aunque algunos autores (Gould, 1980, Eldredge, 1985) consideran algunos problemas. El primero se refiere a que la demarcación espacial de las especies está bien concebida bajo el concepto biológico de las especies, pero la delimitación temporal es arbitraria. Es una 'ontología variable', una ambigüedad. Estos autores exigen que las especies sean concebidas como entidades reales, delimitadas en el espacio y

en el tiempo, y debido a su cohesividad y a su delimitación, las especies deben ser consideradas como verdaderos individuos. Esto permite estudiar a esta entidad y al papel que juega en la evolución en su naturaleza y dinámica propias.

La delimitación temporal estaría conferida por procesos históricos característicos de cada especie: El evento de especiación particular que le dio origen; su historia de existencia (relativamente estática) y su extinción. Desde este punto de vista, el origen de la especie es un evento de naturaleza particular, con una dinámica propia, que lo distingue del cambio poblacional (Gould [1980] habla de un "rompimiento de Goldschmidt", que se interpone entre los mecanismos que provocan el cambio intrapoblacional y los procesos que ocurren en el evento de especiación). De tal manera, que la especie está delimitada espacialmente respecto a otras especies por una incapacidad de intercambiar material genético, y temporalmente, por un evento histórico de origen y otro de final.

Esta delimitación temporal es difícil de aceptar si se parte de la idea de que la especie se transforma de manera inexorable e imperceptible en el tiempo. La transformación "filética" (o anagenética) de una especie en otra realmente no nos proporciona un evento de origen de la especie, y nos hemos de conformar con una delimitación arbitraria. Pero son muchos los elementos, tanto en el terreno de la genética de poblaciones, como en el de la genética molecular, y aún en el registro fósil, que apuntan en la dirección de que el evento de especiación es algo diferente a un inexorable proceso de cambio continuo; es realmente un evento particular.

Esta idea de que las especies son unidades evolutivas cohesivas y con un papel propio que jugar en el origen de las discontinuidades y de la diversidad se esboza en algunos de los autores sintetistas. Por ejemplo, Mayr (1963) establece que: "Sin especiación no habría diversificación del mundo orgánico, ni radiación adaptativa, y muy poco progreso evolutivo. La especie es pues, la piedra angular de la evolución".

En general, la síntesis ve al origen de la especie como el fenómeno de cambio poblacional y no más. Wright (1982) establece que la 'única diferencia' entre el cambio que ocurre continuamente en las poblaciones y aquel que ocurre durante la formación de una nueva especie es que éste último provoca aislamiento reproductivo... la 'mínima' diferencia radica ni más ni menos en el hecho de que el cambio poblacional no produce nada realmente nuevo, sino en todo caso, un ajuste al ambiente, mientras que la especiación produce "la piedra angular de la evolución"; produce a las especies.

Curiosamente, Mayr (1982) establece que "El pensamiento de

la síntesis moderna es enteramente compatible con una concepción de tasas aceleradas de cambio durante e inmediatamente después de la especiación, y con subsecuentes periodos de estasis evolutiva", y que inmediatamente después pase a afirmar que la especiación es un fenómeno enteramente igual al cambio intrapoblacional.

Es evidente la dificultad que tienen los sintetistas para ubicar fenómenos que ocurren en diferentes niveles, tratando de reducir siempre a niveles relativamente más simples.

En relación a la cohesión, son generalizados en los autores sintetistas los conceptos de "armonía del genotipo", los "complejos adaptativos" o los "síndromes adaptativos", la "coadaptación", el "balance interno", etc. etc. Se supone que los organismos son conjuntos de atributos coadaptados, y que un cambio en una característica por lo general tenderá a romper esas coadaptaciones. Por ejemplo, Mayr (1963) establece que "El fenotipo es el producto de las interacciones armoniosas de todos los genes. El genotipo es un 'equipo fisiológico', en el que cada gen hace una contribución máxima a la adecuación mediante la elaboración de su 'producto genético'...El proceso mediante el que los genes que colaboran armoniosamente se acumulan en el acervo genético se llama 'coadaptación'; el resultado de este proceso es un 'balance interno'...un complejo genético adaptado". De esta manera, se afirma que la coadaptación de los genes armoniosos provoca una resistencia al cambio.

Se habla de una estrecha dependencia de todos los genes en el acervo genético de la especie. Todos los organismos que lo comparten, o todas las combinaciones orgánicas de los genes que se encuentran en el acervo genético de la especie, estarán 'coadaptadas'. La cohesión resultante es un atributo de la especie.

Tenemos pues, hasta el momento, tres fuentes muy relacionadas que confieren cohesión a las especies: el aislamiento reproductivo respecto a otras especies; el intercambio genético al interior de la especie; y el carácter 'coadaptado' del acervo genético.

Con la afirmación de que esta cohesión les confiere a las especies una resistencia al cambio, Mayr está brindando una explicación de la estasis observada en el registro fósil, tan enfatizada por el Equilibrio Puntuado (ver cap IV); y una aproximación a la idea de que las especies son entidades delimitadas en el tiempo, ya que una vez que se establece el 'complejo coadaptado', este se resiste a cambiar a lo largo del tiempo.

La biología del desarrollo proporciona otra fuente de cohesión de las especies: la restricción en los patrones del desarrollo. El número de patrones de desarrollo alternativos es limitado a un conjunto discontinuo y pequeño de posibilidades morfológicas (cap II), de tal manera que si

una especie se encuentra en una alternativa, el paso a otra no es un proceso gradual, sino que necesariamente implica una discontinuidad. Esta constrictión, sobre la que actúa la "selección constrictiva negativa", es otra fuente de cohesividad de las especies, que las hace resistentes al cambio y que las presenta como entidades discretas, separadas de otras similares por patrones discontinuos de desarrollo.

Por otro lado, el sistema epigenético tiene la capacidad, según Ho y Saunders (1984), de hacer que ciertas mutaciones en genes reguladores con efectos drásticos en el desarrollo, 'tengan sentido', mediante el cambio del patrón del desarrollo a un patrón alternativo. Esta capacidad del sistema epigenético conferirá una fuente más de cohesión intrínseca, durante el desarrollo.

Esta cohesión, con fuertes bases genéticas, nos plantea la necesidad de hablar de las especies como entidades que se resisten al cambio, sugiriéndonos que la estasis o poco cambio evolutivo (morfológico) durante periodos de tiempo largos pueden concordar o acoplarse con el planteamiento del equilibrio puntuado (Gould y Eldredge 1977, Stanley 1979, etc) sobre patrones macroevolutivos observados (ver sig. cap.). De esta manera, el criterio de delimitación temporal de las especies no es una cuestión arbitraria (como ocurría con las ideas de la síntesis moderna), sino un hecho, en donde un "complejo coadaptado" permanece en el tiempo, "resistiéndose" al cambio.

Si bien las restricciones que se incluyen en la biología del desarrollo determinan en gran medida la cohesión de las especies, también es importante recordar que cuando ocurre un cambio en estas pautas de desarrollo, estos cambios pueden tener repercusiones notables en el fenotipo, originando la posibilidad de la formación de fenotipos diferentes a los originales, siendo estos cambios relativamente rápidos y con un significado evolutivo marcado (ver cap II). Nuevamente este evento concuerda con los planteamientos hechos en torno al equilibrio puntuado.

En el nivel molecular, merecen atención especial las ideas de Altukhov (1982, 1985) y Carson (1975), y relacionar en esta parte lo expuesto en el cap II sobre la evolución concertada (Dover, 1982), ya que a pesar de ser procesos del nivel molecular, las consecuencias biológicas para la cohesión de las especies resulta muy sugestiva.

Altukhov ha interpretado en términos evolutivos sus resultados recientes en la genética bioquímica de poblaciones y en la genética comparada, formulando una hipótesis significativa en cuanto a la cohesividad de las especies:

"Las especies estructuradas en demos son genéticamente estables... la especiación ocurre por cambios saltatorios en las partes monomórficas del genoma... las especies difieren en los loci monomórficos, en donde no reflejan una transición gradual de poblaciones a nuevas especies, sino discontinuidades cualitativas". En otras palabras, la parte monomórfica del genoma de cualquier especie, nos la presenta como un individuo. Al mismo tiempo nos señala que una especie, aún estructurada en demos, es una entidad en equilibrio genético.

Carson (1975) establece algo muy acorde con los monomorfismos de Altukhov. Según él, existen dos tipos de sistemas de variabilidad genética: uno abierto, y el otro cerrado. El sistema abierto posee los loci cuyos efectos no son estrictamente restrictivos en cuanto a la viabilidad. El sistema cerrado está constituido por bloques de genes que tienen efectos tan fuertes en la viabilidad que cualquier rearrreglo resulta ser letal. Es particularmente importante para el argumento de la cohesividad el hecho de que tales bloques de los sistemas cerrados son intraespecíficamente homogéneos, pero varían entre una especie y otra.

Una fundamentación molecular muy importante es la formulada por Dover (1982, ver cap II): la conducción molecular, que produce evolución concertada.

La conducción molecular maximiza la cohesividad genómica y fenotípica de la especie, a la vez que maximiza las discontinuidades entre las especies (Dover, 1982).

UNA NOTA SOBRE NEUTRALISMO. Podría pensarse que la teoría neutra de la evolución molecular contradice el planteamiento de que las especies son entidades cohesivas. Si existe una tasa constante de sustitución molecular, como sostiene esta teoría, entonces parece que las especies no son sino entidades efímeras, nubes, como dice Dawkins. Sin embargo, es importante recordar la frase de Kimura (1981): "La selección constrictiva negativa juega un papel fundamental en la explicación neutralista". Podemos ver una estrecha relación entre las moléculas 'neutras' y el sistema abierto de Carson, o los polimorfismos de Altukhov, y entre las moléculas sujetas a 'selección constrictiva negativa', y los sistemas cerrados y los loci monomórficos.

En general podemos afirmar que hay procesos tanto negativos (constricción en diferentes niveles) como positivos (direccionalidad en el cambio molecular, patrones alternativos en el desarrollo, y tal vez selección direccional actuando sobre 'complejos armoniosos'), que provocan que las especies sean entidades cohesivas, resistentes al cambio.

¿POR QUE EXISTEN LAS ESPECIES? Esta pregunta se ha respondido

de diversas maneras. Hay quienes consideran que existen porque nuestra teoría las requiere (Dawkins 1976, Popper 1968). Pero hay también quienes las consideran entidades reales, independientemente de nuestra percepción, y que proponen diferentes respuestas 'materialistas' (en contraposición a la respuesta que no considera a las especies sino como ideas).

Dobzhansky (1937) responde a esa pregunta diciendo que es necesario que haya aislamiento reproductivo. No hay que olvidar que Dobzhansky retoma la imagen de la topografía adaptativa de Wright, extrapolándola a las discontinuidades entre las especies. Según Dobzhansky, una especie se encuentra en un pico de alta adecuación. De no haber aislamiento reproductivo, las combinaciones armoniosas, que tanto le han costado, se destruirían, al formarse híbridos de baja adecuación. Entonces, el aislamiento reproductivo sería una ventaja y evolucionaría por selección natural (disruptiva). Evidentemente, la explicación que da Dobzhansky es plenamente adaptativa: se favorece el mantenimiento de las combinaciones armoniosas.

Para Mayr (1963), en cambio, el aislamiento reproductivo es algo que se alcanza como un 'subproducto' de la evolución de las poblaciones alopátricas en direcciones generalmente adaptativas diferentes. La existencia de la especie, en sí misma, no es concebida por Mayr, en su origen, como una ventaja adaptativa, sino como un subproducto, relativamente azaroso. "Las especies, en un sentido evolutivo, son como las mutaciones... cada especie es un experimento biológico (Mayr, 1963). Mayr acepta que el contacto secundario puede 'reforzar' el aislamiento reproductivo, mediante el desplazamiento de caracteres, pero no considera que la selección natural juegue un papel indispensable en cuanto a la conformación original del aislamiento reproductivo. Pese a todo esto, Mayr responde a la pregunta ¿Por qué existen las especies? diciendo: "No hay otro mecanismo que prevenga de la destrucción de las combinaciones genéticas... el aislamiento reproductivo de las especies es un elemento protector en contra del rompimiento de los sistemas genéticos coadaptados, bien integrados".

Entonces, a fin de cuentas, tanto para Dobzhansky como para Mayr las especies existen (o persisten) porque la selección natural favorece al aislamiento reproductivo por mantener la armonía de los acervos genéticos.

Paterson (1979, 1981) se aproxima por el lado opuesto. Según él, las especies están aisladas unas de otras como consecuencia de una necesidad persistente de los organismos sexuales de reconocerse entre sí. De esta manera surgen complejos adaptativos reproductivos que permiten el reconocimiento para el apareamiento, los que Paterson llama SMRS, por sus siglas en inglés (Specific Mate Recognition

System). Un rompimiento de tales complejos adaptativos, por el establecimiento accidental de un aislamiento geográfico, tendrá como 'efecto' (sensu Vrba, 1980), la formación de una nueva especie, con su propio SMRS. Tal sistema de reconocimiento sería una fuente 'positiva' de cohesividad de la especie, a la vez que habría surgido accidentalmente.

Entonces, desde este punto de vista, el surgimiento de la especie sería una consecuencia de que los organismos con reproducción sexual se vean en la necesidad de reconocerse para reproducirse. El perder esta capacidad para reconocerse tendría como efecto la formación de una nueva especie.

Mientras que para Mayr y Dobzhansky la especie existe 'para algo' (evitar el desmoronamiento de los complejos armoniosos), para Paterson existe 'por algo' (porque siempre que haya organismos que requieran encontrarse para reproducirse, desarrollarán sistemas de reconocimiento, 'adaptaciones reproductivas', lo que provocará que surjan entidades permanentes, cohesivas).

Nos encontramos con el problema del sexo. Si las especies son resultado de que los organismos se reproduzcan sexualmente, entonces, lo importante es responder ¿por qué hay sexo? ¿por qué es prevaleciente?

La respuesta de la síntesis moderna es que el sexo es una ventaja, ya que confiere variabilidad (y consecuente 'plasticidad') a las especies. Entonces, el sexo ha evolucionado por selección natural para conferir variabilidad.

Este punto de vista ha sido severamente cuestionado (Williams, 1966, Lewontin, 1975, Maynard Smith, 1978), ya que la selección natural no favorecerá algo que provoque un beneficio 'a futuro'; la variación resulta útil no en el organismo que se está reproduciendo sexualmente, sino en el grupo, ante un eventual cambio de ambiente. Pese a que se han señalado múltiples dificultades para la aceptación general de la selección de grupo, no deja de ser la explicación que dan muchos autores a la prevalencia del sexo.

Eldredge (1985) sostiene que para entender el problema del sexo, son necesarias dos premisas: erradicar la idea de que todo lo que existe lo hace en beneficio de algo o alguien, y en segundo lugar, separar el problema del origen del sexo respecto a la persistencia y predominancia de éste.

En cuanto a la primera premisa, propone como un ejemplo la prevalencia de la reproducción, tanto sexual como asexual. La reproducción no 'beneficia' a nadie. Incluso se puede afirmar que siempre se lleva a cabo con un costo. Simplemente la reproducción prevalece, porque independientemente de la habilidad para subsistir, aquellas entidades que no se reprodujeron, no están. Entonces, no es que la reproducción sea un beneficio para nadie; simplemente produce entidades estables, organismos. Lo mismo para el sexo. Los grupos de

organismos que tienen la propiedad de sufrir una división reduccional (meiosis) y de reestablecer su ploidía original, serán susceptibles de formar entidades cohesivas novedosas. La razón por la que vemos que el sexo es prevaleciente es porque las líneas sexuales se reproducen más rápido y producen entidades más cohesivas que las líneas asexuales. Una línea asexual (un clon), sólo puede producir un nuevo linaje cada vez que ocurra una mutación favorable y esta tenga éxito (la inmensa mayoría de las mutaciones ni son favorables ni prevalecen). En cambio, una especie produce muchas nuevas especies porque recombina el material genético de muchas maneras. Entonces no podemos afirmar que el sexo sea una ventaja. Simplemente surgen y permanecen más entidades cuando se reproducen sexualmente que cuando no lo hacen.

Esto no implica absolutamente nada respecto al origen del sexo, como tampoco el hecho de que los organismos que vemos sean los que pertenecen a grupos que se reproducen explica nada respecto al origen de la reproducción. Solo se hace referencia a la razón por la que son prevalecientes, tanto la reproducción como el sexo.

Tampoco se niega la idea de que la sexualidad confiere variabilidad. Es un efecto 'colateral', según Eldredge (1985), el hecho de que las especies sean más capaces de diversificar y de resistir a la extinción que las líneas asexuales; por eso hay más especies que líneas asexuales.

PROPIEDADES EMERGENTES DE LAS ESPECIES. Las especies, además de ser entidades cohesivas, espaciotemporalmente delimitadas, poseen atributos que no se desprenden de la suma de las propiedades de los individuos que las conforman, sino de su organización y de su interacción. Se dice que éstas son propiedades emergentes, que surgen en cada nivel jerárquico, en este caso, en el nivel de la especie. Sin embargo, percibir, definir, delimitar, explicar las propiedades emergentes de las especies ha resultado una tarea difícil, tal vez necesariamente abstracta.

Mencionaré algunas de las propiedades que han sido propuestas como emergentes en el nivel de las especies:

- tamaño efectivo característico de las poblaciones de una especie (Vrba y Eldredge, 1984).
- la naturaleza de la periferia de la especie (Vrba 1984)
- la separación genética y espacial que guardan entre sí las poblaciones de la especie. (Vrba, 1984)
- Paterson (1980) sugiere que los SMRS son un atributo emergente de las especies.
- Stanley (1979) propone a la reproducción sexual.
- las frecuencias genéticas características en las poblaciones de la especie.
- las estrategias reproductivas y las historias de vida.

Varias de estas propiedades tienen un significado aditivo,

a la vez que tienen un impacto propio en la especie. Pese a que en algunos casos son relativamente 'organísmicas' o poblacionales, el significado que tienen en el nivel de la especie se presenta como una emergencia, ya que es diferente al papel que juegan en otros niveles.

PROCESOS DE ESPECIACION. Una vez que hemos establecido una formulación de las especies como entidades históricas espacio-temporalmente delimitadas, cohesivas y con emergencia de propiedades, veremos más detenidamente el proceso que las produce, el fenómeno evolutivo conocido como especiación.

Si las especies son construcciones arbitrarias, 'nominalistas', no se puede hablar de que la especiación sea un proceso real. Pero si las especies son entidades ontológicas reales, entonces la especiación es un fenómeno interesante. El fenómeno de la especiación, según White (1978) debe ser estudiado en un nivel superior al de la población, en el nivel en el que las barreras reproductivas son importantes, en el de las especies biológicas.

Para Mayr (1963), la especiación es un proceso central en la diversificación del mundo vivo. Según él, "la especiación invita a la experimentación evolutiva, crea nuevas unidades de evolución, particularmente aquellas que son importantes para la macroevolución".

Bush (1982) también está de acuerdo en que la diversidad biológica del planeta proviene de la especiación, a la que define como "el rompimiento de una especie en dos, cada una de las cuales constituye un sistema genético cerrado, libre de fluir en su propio destino evolutivo."

Simpson (1944) concibe al evento de especiación como el surgimiento de un nuevo linaje dentro de una misma zona adaptativa, mientras que le confiere a la 'evolución cuántica' la capacidad de producir grandes discontinuidades y novedades evolutivas. En realidad, el evento cuántico de Simpson, que pasa por un periodo de cambio azaroso abrupto, no es sino un evento de especiación, aunque la especie que se esta formando es en tal magnitud discontinua, que alcanza un rango taxonómico grande. Este tipo de eventos de especiación es lo que constituye la principal fuente de cambio evolutivo para Simpson (en 1944).

En general, la mayoría de los estudiosos de la evolución están de acuerdo en que la especiación es el origen de la diversidad. Nadie piensa que todos y cada uno de los eventos de especiación produzca algo verdaderamente novedoso, pero lo inverso sí: las novedades evolutivas, las discontinuidades entre las especies y la diversidad biológica tienen su origen en eventos de especiación.

Sin embargo, el problema de la especiación resulta aún difícil de estudiar, de caracterizar e incluso de definir. Una dificultad proviene del hecho de que la especiación, en la inmensa mayoría de los casos, no se puede ver; se tiene que inferir. Por otro lado, como apunta Bush (1975) hay dificultad también en el hecho de que cada evento de especiación representa una serie única de eventos evolutivos.

Hay acuerdo entre los evolucionistas en cuanto a que el evento de especiación involucra necesariamente la interrupción del flujo genético, es decir, implica el 'aislamiento genético'. Esto es obvio desde la adopción del concepto biológico de especie, la mayoría de los autores están de acuerdo en que la especiación es sinónimo de rompimiento en el flujo de genes.

A mi modo de ver, el modelo de especiación más consistente con la teoría sintética de la evolución no es, como pudiera pensarse, el de la especiación alopátrica. Si ha de ser la selección natural la fuerza que de manera gradual defina el rumbo de la evolución, la especiación simpátrica (del tipo del efecto de Wallace) es una forma más coherente. En la especiación simpátrica, el aislamiento reproductivo se alcanza por la selección natural actuando en contra de los híbridos de baja adecuación; o tal vez sea más correcto decir, un poco siguiendo a Paterson (1980), que la selección natural favorece a aquellos organismos que tengan la capacidad de reconocerse para un apareamiento exitoso. En este caso, el surgimiento de la especie es en sí mismo un proceso gradual, adaptativo, dirigido por la selección natural.

Sin embargo, este modelo de especiación no es el dominante en la teoría sintética, sobre todo porque se considera muy tortuoso el camino que una mutación favorable suficientemente significativa como para constituir una opción alternativa tendría que recorrer, para abrirse paso en una población en la que los heterocigotos son penados por la selección natural. Generalmente esto sólo sería posible mediante un cambio relativamente discontinuo. En cambio, un modelo no adaptativo, en donde el aislamiento reproductivo surge sólo como un subproducto del aislamiento geográfico, el modelo alopátrico de Mayr (1942, 1963) es la explicación más aceptada en la teoría sintética. Hasta la fecha nadie ha cuestionado que las poblaciones pequeñas, periféricamente aisladas, sean excelentes candidatos para sufrir especiación. En todo caso, se ha cuestionado si es la única forma válida de especiación. En este sentido, Futuyma (1979) afirma: "Los cambios evolutivos en poblaciones pequeñas y aisladas pueden ser excepcionalmente rápidos; la mayor parte del cambio evolutivo puede llevarse a cabo en tales poblaciones durante el proceso de especiación".

Nadie ha puesto en duda tampoco que la especiación

'estasiopátrica' (aquella que ocurre irrespectivamente de la distribución geográfica) juegue un papel preponderante en la especiación en plantas, principalmente por la producción de poliploides viables.

Sin embargo, no es suficiente establecer que la especiación puede darse en alopatria o en estasiopatria; es necesario revisar más a fondo que ocurre en la especiación.

Existe una inmensa confusión en cuanto a los criterios asumidos para clasificar los "modos" de especiación (Escalante, 1987) En algunos casos se hace referencia al papel que juega la distribución geográfica; en otros casos, la referencia es respecto a los sistemas genéticos involucrados; en otros más, es el papel de la selección natural el que se enfatiza, y aún en otros, el tiempo en el que se lleva a cabo la especiación.

En realidad, no es que todos estos modos sean excluyentes, sino que se pone énfasis en problemas diferentes. Escalante ha propuesto un criterio de clasificación de los modelos de especiación basado en primer lugar en si el establecimiento del aislamiento reproductivo se lleva a cabo como resultado de la adaptación de los organismos a ambientes diferentes, o si se hace de manera azarosa respecto al proceso adaptativo. Yo creo que la distinción debiera hacerse en si el aislamiento reproductivo mismo se lleva a cabo como resultado de la selección natural actuando a su favor, o si ocurre como efecto colateral de otros procesos. En la propuesta de Escalante (cit), lo que importa es si los organismos se están o no adaptando a nuevos ambientes. En el caso de que esto ocurriera en poblaciones alopátricas, no se podría decir que el aislamiento reproductivo se estableció porque la selección natural lo favoreciera. Lo importante para la formación de la especie no es cómo se están adaptando las poblaciones, sino cómo está surgiendo el aislamiento reproductivo, qué fenómeno está ocurriendo en el nivel de la especie.

Y en este sentido, son diversos los procesos que ocurren en diferentes niveles, en el periodo en el que se lleva a cabo el evento de especiación. Entonces, el problema de clasificar a los modos de especiación, consistiría en el de caracterizar los procesos que ocurren en cada nivel en ese evento.

Véamos primeramente el nivel genético. Muchos evolucionistas, desde hace tiempo, se han dado cuenta de que para romper el flujo genético se requiere de algo más drástico que las mutaciones puntuales en genes estructurales (Wright, 1930; Goldschmidt, 1940).

En cuanto a eventos cromosómicos involucrados en la especiación, (enfatizados por Wright en 1930), White establece que "arriba del 90 y tal vez hasta el 98 por ciento de todos los eventos de especiación, están acompañados por cambios en el cariotipo, y en la mayoría de los casos, los

rearrreglos cromosómicos han jugado un papel principal en el inicio de la divergencia".

En ese mismo sentido, Wright (1982) señala que las inversiones pericéntricas y las translocaciones pueden jugar un papel importante en la especiación, al reducir hasta en un cincuenta por ciento la fecundidad de los heterocigotos.

Mayr (1982) piensa que las 'reconstrucciones cromosómicas' no son indispensables, aunque sí pueden llevar al establecimiento del aislamiento reproductivo.

Asociado al rearrreglo cromosómico, están los 'rearrreglos rápidos del genoma', que juegan un papel central en la especiación peripátrica mayriana, así como en la 'especiación cuántica' de Dobzhansky (1974) y Grant (1971). También Templeton (1980, 1981) señala que puede haber especiación por transformaciones genéticas rápidas.

Otro evento genético relacionado con la especiación son las mutaciones en genes reguladores. Stanley (1979) establece que la especiación cuántica puede llevarse a cabo por una mutación en un gen regulador. Stanley asocia este tipo de mutaciones con las sistémicas de Goldschmidt, en el sentido de que pueden influir fuertemente en el curso del desarrollo (de hecho, autores más ortodoxos, como Dobzhansky et al, 1977, se dan cuenta de esto).

Un tipo de modificaciones genéticas que puede incluir varios de los procesos mencionados son aquellas que ocurren sobre el sistema cerrado de variación (Carson, 1975). Una modificación en este sistema romperá una fuente de cohesividad y unidad de la especie, y en orden de prevalecer, ha de constituirse en un nuevo sistema cerrado. Según Carson, el sistema cerrado de variabilidad sólo puede alterarse mediante una revolución genética, asociada a una "hecatombe" que afecte fuertemente el tamaño de la población.

La dificultad para aceptar que una modificación fuerte pudiera jugar un papel importante en el proceso de la especiación radica en que la selección natural contra los heterocigotos formados sería muy difícil de superar (Wright, 1982).

El planteamiento de la conducción molecular (cap II), provee un mecanismo que reduce la monstruosidad de los monstruos, minimizando la varianza de la población en momentos en que ocurren cambios considerables. Este proceso de conducción molecular puede impartir cohesión genética a grandes poblaciones panmíticas, durante y después de un periodo de cambio (Dover, 1982).

En cuanto al mecanismo de conducción molecular mediante el que se puede establecer una nueva especie, Dover (1982) propone que "si la homogeneización cromosómica está teniendo lugar a tasas más lentas respecto a la tasa en la que los cromosomas constituyen una población azarosa (tiempo generacional), habrá un cambio concertado en los patrones de

variación en la población en el grado de monstruosidad. Si está ocurriendo un cambio concertado, todos los organismos se modificarán como un sólo individuo".

La especiación por conducción molecular sería un evento 'accidental' en el que los mecanismos, tanto azarosos como deterministas en el nivel molecular, estarían promoviendo el establecimiento de una entidad cohesiva, independientemente del tamaño de la población, de la selección natural y de la deriva génica.

Por último, Dover señala que un cambio cohesivo en el fenotipo de la especie mediante conducción molecular, puede ser un evento raro respecto a la constancia del fenotipo, lo cual constituye un paralelaje interesante con el equilibrio puntuado.

Wright (1982) acepta que la conducción meiótica puede ser la forma de superar la dificultad para el establecimiento de un arreglo cromosómico.

La relación entre los loci monomórficos de Altukhov (1982, 1985) y la especiación merece atención especial. Altukhov (op cit) afirma que la especiación no es un proceso gradual de cambio expresado en términos de la dinámica de las frecuencias genéticas, sino un fenómeno cualitativamente diferente, relacionado con un rearrreglo rápido de la parte del genoma marcada por los loci monomórficos, funcionalmente más importantes.

Altukhov (1982) ha realizado observaciones en salmones y experimentación con *Drosophila*, y ha llegado a la conclusión de que una población estructurada en demas, a diferencia de lo postulado por Wright, es una entidad estable; una vez que se alcanza un equilibrio en las frecuencias génicas, éstas permanecen sin cambio. En otras palabras, la estructura de la población sería para Altukhov una fuente de cohesividad de la especie. Es precisamente lo opuesto a la idea de que el aislamiento parcial en islas periféricas es una premisa para la especiación. ¿Cómo es que un sistema que maximiza la cohesión puede provocar a la vez el origen de una nueva especie? Altukhov afirma que hay que poner atención no sólo en los polimorfismos estables, que han sido atendidos por la mayoría de los estudiosos de la especiación, sino sobre todo en los loci monomórficos, que realmente varían entre especies pero no dentro de una misma especie.

Una vez más, el planteamiento de la teoría neutra de la evolución molecular no contradice sino que refuerza este punto de vista. El polimorfismo, según los neutralistas, puede ser neutro. El monomorfismo muestra restricciones funcionales tajantes. El cambio de un locus monomórfico a otro implicará necesariamente un rompimiento de la cohesividad.

Por otro lado, Altukhov encuentra que el monomorfismo frecuentemente no es un fenómeno poblacional, sino que

caracteriza a la especie entera. Hace explícito que la parte monomórfica de la especie puede ser plenamente considerada como un individuo.

Otra forma (realmente otro aspecto del mismo problema) en la que las modificaciones genéticas pueden incidir en la formación de nuevas especies, es mediante la modificación de los patrones del desarrollo.

Eldredge y Gould (1977) y Stanley (1979) ponen atención particular en el papel que pueden jugar algunos eventos en el desarrollo ontogenético, parecidos a las mutaciones sistémicas de Goldschmidt, en la producción de alometrias y heterocronías. La paedomorfosis y la hiper morfosis, según ellos, pueden jugar un papel muy importante en la especiación. Una mutación en un gen homeótico puede provocar también una discontinuidad que eventualmente puede traducirse en una nueva especie.

Es sorprendente la manera como se concatenan en una forma jerárquica los postulados recientes de diferentes campos de la biología en el proceso de la especiación. En nuestra visión actual de este proceso, confluyen los pensamientos clásicos de aislamiento reproductivo y especiación alopátrica, con planteamientos más actuales que incluyen: una caracterización de la especie como un individuo; se integra el concepto de Goldschmidt de cambios drásticos; las restricciones y las variaciones neutras que establece la teoría neutra; la homogeneización por evolución concertada; los sistemas genéticos abiertos y los loci polimórficos, y los sistemas genéticos cerrados y los loci monomórficos. También concatenan los avances en cuanto a nuestra comprensión de la regulación en el desarrollo o sus vías alternativas. Por si todo esto fuera poco, lo planteado es impresionantemente consistente con el equilibrio puntuado, el cual se refiere al tiempo geológico: cohesividad que provoca estasis, cambio puntual provocado por el rompimiento de la cohesividad en el evento de la especiación, fenómenos en diferentes niveles jerárquicos, etc.

Sin embargo, la relación directa entre los mecanismos genéticos que subyacen en la especiación y el equilibrio puntuado, es poca, ya que, como dice Gould (1982), el equilibrio puntuado no depende del mecanismo genético involucrado en la especiación. Mayr (1982) se da cuenta de que "la forma en que se lleva a cabo la especiación es irrelevante para el equilibrio puntuado". El equilibrio puntuado se refiere al despliegue de los eventos de especiación respecto a la existencia de las especies en el tiempo geológico. El hecho de que todo lo expuesto en este capítulo muestre que el origen de una nueva especie no es un cambio gradual-continuo, dirigido por la selección natural, sino que es un evento de naturaleza distinta, correspondiente

caracteriza a la especie entera. Hace explícito que la parte monomórfica de la especie puede ser plenamente considerada como un individuo.

Otra forma (realmente otro aspecto del mismo problema) en la que las modificaciones genéticas pueden incidir en la formación de nuevas especies, es mediante la modificación de los patrones del desarrollo.

Eldredge y Gould (1977) y Stanley (1979) ponen atención particular en el papel que pueden jugar algunos eventos en el desarrollo ontogenético, parecidos a las mutaciones sistémicas de Goldschmidt, en la producción de alometrias y heterocronías. La paedomorfosis y la hiper morfosis, según ellos, pueden jugar un papel muy importante en la especiación. Una mutación en un gen homeótico puede provocar también una discontinuidad que eventualmente puede traducirse en una nueva especie.

Es sorprendente la manera como se concatenan en una forma jerárquica los postulados recientes de diferentes campos de la biología en el proceso de la especiación. En nuestra visión actual de este proceso, confluyen los pensamientos clásicos de aislamiento reproductivo y especiación alopátrica, con planteamientos más actuales que incluyen: una caracterización de la especie como un individuo; se integra el concepto de Goldschmidt de cambios drásticos; las restricciones y las variaciones neutras que establece la teoría neutra; la homogeneización por evolución concertada; los sistemas genéticos abiertos y los loci polimórficos, y los sistemas genéticos cerrados y los loci monomórficos. También concatenan los avances en cuanto a nuestra comprensión de la regulación en el desarrollo o sus vías alternativas. Por si todo esto fuera poco, lo planteado es impresionantemente consistente con el equilibrio puntuado, el cual se refiere al tiempo geológico: cohesividad que provoca estasis, cambio puntual provocado por el rompimiento de la cohesividad en el evento de la especiación, fenómenos en diferentes niveles jerárquicos, etc.

Sin embargo, la relación directa entre los mecanismos genéticos que subyacen en la especiación y el equilibrio puntuado, es poca, ya que, como dice Gould (1982), el equilibrio puntuado no depende del mecanismo genético involucrado en la especiación. Mayr (1982) se da cuenta de que "la forma en que se lleva a cabo la especiación es irrelevante para el equilibrio puntuado". El equilibrio puntuado se refiere al despliegue de los eventos de especiación respecto a la existencia de las especies en el tiempo geológico. El hecho de que todo lo expuesto en este capítulo muestre que el origen de una nueva especie no es un cambio gradual-continuo, dirigido por la selección natural, sino que es un evento de naturaleza distinta, correspondiente

al nivel de la especie, y en el que la selección natural no juega un papel central, no viene sino a reforzar el pensamiento puntualista, sin ser un requisito para el equilibrio puntuado.

Si todo esto es cierto, los fenómenos macroevolutivos no pueden ser estudiados a la luz del cambio intrapoblacional, ya que se interpone entre ellos una entidad de un nivel distinto: la especie. El conjunto de fenómenos macroevolutivos ha de ser estudiado como un problema con vida propia, y no como una extrapolación del cambio intrapoblacional. Estas ideas se desarrollan a lo largo del siguiente capítulo.

Para terminar, presento un resumen de los niveles en los que ocurre la especiación:

- secuencias de ADN.
 - modificación en genes estructurales
 - modificación en genes reguladores
 - alteración de cromosomas en la meiosis
 - modificación en los sistemas cerrados y los loci monomórficos
 - modificación de la expresión en bloques completos (heterocronía, homeosis, etc.)
- y en cuanto a los mecanismos para la fijación:
- homogeneización por evolución concertada
 - aislamiento instantáneo
 - deriva genética, selección natural.

Un sólo evento de especiación involucra muchos de éstos procesos en todos los niveles. Lo que surge de la interacción de todos éstos elementos es una emergencia en un nivel superior: una entidad cohesiva, una especie.

capítulo IV

**distribución diferencial
de entidades por encima
del nivel de especie**

INTRODUCCION. El gradualismo ha sido una de las concepciones debatidas en torno al pensamiento evolucionista, al menos desde la publicación, en 1859, del Origen de las Especies. Autores no plenamente ideantificados con el pensamiento darwinista (y en ocasiones explícitamente contrapuestos a éste), como D'Arcy Thompson, Bateson, Hugo de Vries, Goldschmidt, etc, por mencionar sólo a los más renombrados, se han opuesto a la idea de que el conjunto de la evolución no es sino la transformación lenta, gradual y continua, de las poblaciones a lo largo del tiempo. Pero no solo esos autores no-darwinistas han cuestionado el gradualismo extremo. También entusiastas y destacados defensores del darwinismo, y del neo-darwinismo, como T.H. Huxley y J.G. Simpson han procalamado la importancia del cambio no gradual, han rechazado la tesis lineana "NATURA NON FACIT SALTUM", proclamando la importancia del cambio no gradual.

EL MODELO MACROEVOLUTIVO DEL EQUILIBRIO PUNTUADO. En los últimos quince años, particularmente a partir de la publicación de los paleontólogos Eldredge y Gould (1972), se ha desarrollado un modelo y una forma de pensamiento en torno a la macroevolución que dista mucho del modelo gradual-continuo del neodarwinismo. El modelo se basa originalmente en el reconocimiento de que el registro fósil no muestra el cambio gradual esperado por el darwinismo 'ortodoxo', sino más bien grandes discontinuidades. Estos patrones discontinuos eran conocidos desde Charles Lyell, quien los interpretó en un esquema idealista, como demostración de eventos divinos. Darwin negó que tales discontinuidades fueran fenómenos evolutivamente reales, y sostuvo que deberían ser atribuidos a la falta de plenitud del registro fósil. El darwinismo, al igual que el neodarwinismo, esperaría encontrar que de existir un registro fósil completo, veríamos el sinnúmero de minúsculas variaciones que unirían a las formas discontinuas encontradas. Los rompimientos no serían, desde este punto de vista, sino artefactos debidos a una expresión parcial de la historia de la vida, sesgada por una imperfección tanto en lo conservado en el registro fósil, como en lo conocido por los paleontólogos.

Al aceptar al registro fósil como suficientemente completo para observar directamente cuestiones fundamentales de los tiempos evolutivos (como lo hizo Simpson en 1944), e inferir los modos evolutivos, Gould y Eldredge (1972, 1977), postulan que el cambio evolutivo no se lleva a cabo de manera gradual y continua en el tiempo, sino que se concentra en episodios relativamente bruscos, asociados a los eventos de especiación, y que durante el resto de la existencia de las especies, éstas cambian poco, y no lo hacen de manera direccional, sino que a lo más oscilan en torno a una media.

Gould y Eldredge (op cit) han venido planteando que esta estasis observada debe de dejar de considerarse como una ausencia de datos, para incorporarla como una información de suma importancia para la teoría evolutiva.

A este patrón de cambio geológicamente instantáneo y de posterior estasis evolutiva, lo han llamado 'equilibrio puntuado'. Gould (1982) dice que "... el equilibrio puntuado establece, hablando del modo, que el cambio evolutivo significativo surge en coincidencia con eventos de especiación ramificadora, y no primariamente a través de la transformación in toto de los linajes (anagénesis clásica). Mantiene, respecto al tiempo, que en la escala de tiempo geológico los eventos de ramificación son instantáneos, y que, siguiendo a este origen rápido, muchas especies fluctúan sólo medianamente en morfología durante un periodo de estasis que usualmente se prolonga por varios millones de años".

A esta formulación se le ha contrapuesto la afirmación de que una escala de tiempo geológico puede resultar engañosa, ya que en el tiempo ecológico "un instante" geológico puede significar miles de generaciones. Sin embargo, esto no resulta un argumento convincente. Si una especie vive diez millones de años, con poco cambio, y el cambio evolutivo importante ocurre en cien mil años (uno por ciento), esto es un tiempo realmente corto.

El planteamiento del equilibrio puntuado no requiere de mecanismos de cambio genético que pudieran provocar una gran transformación espontánea, a diferencia de lo que muchas personas piensan. Si tal cambio rápido (en una o pocas generaciones) puede o no ocurrir, o si es frecuente, es otro problema, tal vez no menos interesante, pero que no atañe más que a manera de reafirmación, al planteamiento del equilibrio puntuado. En tanto planteamiento del despliegue del cambio evolutivo en el tiempo, su validación tampoco depende de si se encuentran o no ejemplos de cambio "anagenético", sino de la frecuencia relativa de su ocurrencia. Y en este sentido, hay vastas evidencias de que gran parte del cambio evolutivo no se ha llevado a través de tasas lentas y constantes: en relativamente poco tiempo, del Precámbrico al Cámbrico, aparecen prácticamente todos los Phyla de metazoarios conocidos. En la transición del Devónico al Carbonífero, aparecen las plantas leñosas, en cerca de diez millones de años, del Jurásico al Cretácico, aparecen prácticamente todas las angiospermas, y del paleoceno al eoceno aparecen más de treinta (la inmensa mayoría) de los órdenes de mamíferos que conocemos.

Los ejemplos mencionados se refieren a grandes grupos (de familia para arriba), pero en el caso de las especies esto es aún más claro: una especie puede seguirse sin cambio evolutivo importante por varios millones de años en el registro fósil, y en transiciones relativamente rápidas,

encontramos discontinuidades morfológicas importantes (Stanley 1979) (se ha esgrimido como una crítica al equilibrio puntuado el hecho de que en el registro fósil no pueden reconocerse a las especies con el mismo criterio reproductivo con el que las definen los "neontólogos", sin embargo, lo que resulta verdaderamente interesante en la evolución son las novedades evolutivas, el origen de la diversidad, y de las no siempre bien llamadas adaptaciones, todo lo cual está muy asociado, entre otras cosas, al cambio morfológico).

Después de negar rotundamente que la naturaleza del cambio evolutivo pudiera ser episódica, los autores de la síntesis moderna pasaron a afirmar que en todo caso tal cambio episódico sería muy raro, para posteriormente decir que el planteamiento del equilibrio puntuado estaba ya integrado en la síntesis moderna, de manera temprana, en los trabajos de Simpson (1944), particularmente en su teoría de la 'evolución cuántica'. Sin embargo, en ese planteamiento Simpson niega, a diferencia del equilibrio puntuado, que la especiación juegue un papel importante, y afirma que más del 90% de los datos pertinentes de la paleontología muestran una evolución por transformación filética gradual. La especiación, desde el punto de vista de Simpson, no puede ni siquiera cambiar a un linaje de una zona adaptativa a otra nueva, sino que en todo caso lo único que hace es aumentar el número de especies dentro de una misma zona adaptativa. La "evolución cuántica" de Simpson es, en efecto, una manera puntualista de pensar, e incluso una manera no reduccionista de lo que él llama la megaevolución a la microevolución. Sin embargo, en el modelo de Simpson prevalece el modo evolutivo de transformación filética gradual en direcciones adaptativas. El cambio rápido pasa por una etapa "no adaptativa", luego una etapa "pre adaptativa" y finalmente se incorpora al cauce de la evolución filética, en la etapa "adaptativa" (de seguimiento ambiental). En el planteamiento del equilibrio puntuado, la especiación ocurre en un evento particular diferente al cambio intrapoblacional, incluso se habla de que hay un "rompimiento de Goldschmidt (Gould, 1980) según el cual el origen de cada especie es una discontinuidad con bases diferentes al puro cambio intrapoblacional, y es esencialmente no-adaptativo.

Hay también quienes afirman que el equilibrio puntuado no es sino el regreso del saltacionismo de Hugo de Vries y de Goldschmidt (1940). Como ha quedado apuntado antes, el equilibrio puntuado no es un planteamiento respecto a la naturaleza del cambio genético (aunque existan fundamentos en ese terreno [ver cap III]), sino al despliegue del cambio evolutivo en el tiempo geológico. Sin embargo, en la medida en que ciertos mecanismos de cambio rápido en diferentes niveles se comprueban, hay mayor corroboración para el

pensamiento puntual en general. El pensamiento de de Vries contemplaba el surgimiento de organismos nuevos, con los atributos adaptativos de una nueva especie, acabados, mediante una sola o pocas macromutaciones. Eso es realmente lo que el equilibrio puntuado no es. En cambio, en Goldschmidt (1940), existía la idea de que una mutación que tuviera influencia en el desarrollo ontogenético temprano, con efectos "en cascada", podría constituir un cambio importante en torno al cual posteriormente se pudieran ir incorporando modificaciones "adaptativas", que permitieran al "monstruo" dejar de serlo. Además, hablaba de mecanismos de canalización y epigénesis, que explicarían la presencia de los monstruos en términos más poblacionales. La posibilidad de algo semejante no ha sido plenamente descartada, sino más bien se ha avanzado en direcciones paralelas: Las mutaciones homeóticas, el papel de la heterocronía, los sistemas genéticos jerárquicamente anidados, los genes saltarines, los creodos de Waddington (1968) y sus rutas del desarrollo, la asimilación genética, el papel de las mutaciones en genes reguladores, etc., son temas actuales que señalan por ahí. Particularmente las teorías de "homogeneización", "evolución concertada", y "conducción molecular", etc., explican mucho acerca de la no monstruosidad de tales monstruos, al reducir la varianza en periodos de cambio poblacional (en el cap II se desarrolla la explicación acerca de estos mecanismos).

La "estasis" evolutiva ha sido aceptada por autores sintetistas como Ayala y Stebbins (1981), y ha tratado de ser incorporada al torrente del pensamiento sintetista bajo la explicación de que es lo esperado cuando la selección normalizadora actúa por varios millones de años. Sin embargo, es muy difícil imaginar que en tantas especies, en tantos lugares y durante tantos millones de años, hayan prevalecido circunstancias ambientales tan homogéneas como para haber mantenido tantas líneas con tan poco cambio evolutivo. Por otro lado, se ha aducido la ausencia de preservación de la complejidad morfológica para explicar la estasis como un artefacto. El equilibrio puntuado no sostiene que no haya cambio en absoluto dentro de la historia de vida de la especie, sino que el patrón estructural permanece esencialmente inalterado. Cambios en la 'sintonía fina' de la complejidad morfológica no son de ninguna manera incompatibles con el razonamiento puntualista. Más aún, si razonamientos como el de la teoría neutra para el nivel intrapoblacional son válidos, gran parte del cambio en la historia de vida de la especie no tendría ningún componente vectorial, y esto explicaría la "fluctuación en torno a una media estable" observada.

La canalización, la teoría neutra de la evolución molecular, los sistemas genéticos abiertos contra los sistemas genéticos cerrados, la homogeneización, el énfasis

en los monomorfismos de Altukhov, etc., son mecanismos no selectivos que tienden a explicar la estasis en términos del amortiguamiento y la cohesividad de las especies (ver cap II).

El planteamiento del equilibrio puntuado establece que las especies tienen un origen concreto, en el evento de especiación en el que se forman, una historia de vida, en la que fluctúan poco, en torno a una media estable, y un final, su extinción, no una transformación continua e insensible en otra especie. También establece que las especies son entidades cohesivas, que tienen propiedades emergentes, que las hacen ser no simples adiciones de los organismos que las componen, sino complejos funcionales por sí mismas. Todos estos atributos de las especies nos las presentan como verdaderos individuos, y esto tiene gran trascendencia para la teoría evolutiva en su conjunto.

LAS TENDENCIAS MACROEVOLUTIVAS A LA LUZ DE LOS PLANTEAMIENTOS ACTUALES. El planteamiento de que la evolución no se lleva a cabo de manera direccional y continua, sino en episodios, nos lleva a una paradoja interesante. Al no haber un componente filético en la historia de las especies, se pierde uno de los planteamientos más importantes que la síntesis moderna ofrece a los paleontólogos: la explicación de las conocidas (y mal llamadas) tendencias evolutivas (características sostenidas en un linaje a lo largo del tiempo), que la síntesis explica, según el término de Simpson (1944), por "ortoselección", que no es sino la idea del "seguimiento ambiental"; las poblaciones se transforman continuamente en direcciones selectivas sostenidas a lo largo del tiempo.

Ante tal situación, y por supuesto partiendo de una concepción no reduccionista, los puntualistas proponen que la direccionalidad de las tendencias no tiene que explicarse necesariamente por selección direccional actuando en el seno de las poblaciones, sino que pueden ocurrir eventos de orden superior, particularmente el éxito diferencial de las especies (tasas diferenciales de especiación y extinción), que explicarían las tendencias evolutivas (siguiendo a Vrba y Eldredge [1984], usaré el término "distribución diferencial de entidades" [sorting] para referirme a procesos de muerte y/o nacimiento diferencial entre individuos de cualquier nivel). Si de todas las especies que surgen dentro de un grupo monofilético, algunas subsisten durante más tiempo que otras, o bien especian con mayor frecuencia que otras, esto provocará un patrón sesgado, un árbol inclinado hacia un lado, de tal manera que en tiempos posteriores se observará mayor frecuencia de unas especies, lo cual será interpretado como una "tendencia macroevolutiva". Uno de los puntos más debatidos en el seno del planteamiento puntual es la naturaleza de esta "distribución" en el nivel de las especies.

Una posibilidad podría ser la de que los eventos de especiación ocurrieran en una sola dirección. El resultado de esto efectivamente sería un patrón sesgado en la dirección de la tendencia. Como ejemplo de causas diferentes a la ortoselección pudiera ser válida, pero no parece tener una aceptación general, porque se acepta la idea planteada por Sewall Wright, de que la dirección de cada evento de especiación es azarosa respecto a la dirección de la tendencia evolutiva, es decir, que en realidad las especies pueden surgir en cualquier dirección, de manera análoga a como ocurren las mutaciones en el nivel de los genes. Este planteamiento se conoce como la 'regla de Wright' (Gould, 1980).

Descartada la idea de una "presión de especiación" para explicar las tendencias evolutivas como fenómeno de orden superior, se acudió al término de "selección de especies", aplicado por Stanley en 1975 al éxito diferencial de las especies.

Se ha desarrollado un debate interesante respecto a la frecuencia e incluso respecto a la posibilidad de que ocurra la selección de especies, y respecto a lo que realmente es y sus implicaciones.

Stanley utiliza el término para referirse a cualquier cosa que promueva el que unas especies queden más representadas que otras, es decir, a cualquier forma de "distribución diferencial" en el nivel de las especies. Vrba (1984) cuestiona la validez de este uso del término partiendo de un análisis de lo que es la selección natural.

Para Vrba (1984), afirmar que la selección natural no es sino un patrón observado, y no un mecanismo que provoca tal patrón, no nos lleva sino a una descripción tautológica, de nulo contenido predictivo.

Parte de que para superar tal tautología, es necesario hablar del proceso que provoca tal patrón. Siguiendo a Hull (1980), asume que para que pueda llevarse a cabo, esta debe de actuar sobre entidades de tipo "individuo" y no de tipo "clase"; es decir, las entidades en cuestión no deben ser agrupaciones aditivas de individuos de un nivel inferior, sino que deben de poseer cierta autonomía, cohesividad, coherencia, que les da no la aditividad lineal de sus componentes, sino su interacción. Además, éstos individuos tienen que estar delimitados espacio-temporalmente, tener un origen concreto, una historia de vida y un fin. Para Hull, sólo los individuos, no los grupos ni las clases, pueden ser entidades "seleccionables", pero no todos los individuos. Sólo aquellos que además de serlo por poseer coherencia, cohesividad y emergencia de propiedades, presenten la capacidad de interactuar con el ambiente (que sean "interactores"), y la capacidad de transferir su estructura (replicadores) podrán actuar en el proceso de la selección

natural.

Así, Vrba (1984) define a la selección natural como la "interacción entre las variantes emergentes y heredables con el ambiente, que causa diferencias en las tasas de natalidad y/o mortalidad entre los individuos variantes dentro de un individuo mayor".

Hay causas distintas a la selección natural que provocan sesgos (distribución diferencial) en las tasas de nacimiento y mortalidad. Por ejemplo, la deriva genética y la evolución concertada. Si nos conformamos con la definición de Futuyma (1979) "La selección natural ES el éxito diferencial, y no más", no podemos distinguir entre aquellos mecanismos causales deterministas, como la selección natural, y otros mecanismos, como los mencionados líneas más arriba. Además esta formulación carece de valor predictivo al no ser sino una descripción del patrón observado. No cabe duda de que el alcance de una definición de la selección como proceso es mucho mayor que cuando se queda como una mera descripción. Definir a la selección natural en términos de la medida relativa del éxito diferencial (adecuación) es caer en la vieja tautología (selección natural implica adecuación; adecuación implica selección natural). Para superar tal tautología, Vrba (op cit) sugiere que se invoquen los mecanismos causales que provocan el éxito diferencial.

De esta manera, Vrba (idem) exige que el concepto de selección de especies se restrinja a los casos en los que los componentes mencionados estén presentes: que exista la variación emergente en el nivel de la especie, que esta variación promueva una interacción diferencial con el ambiente, y que, como resultado de esta interacción diferencial, haya un éxito diferencial en la reproducción y/o en la longevidad de la especie. Este éxito debe ser consistente con la variación en el tiempo, es decir, debe haber capacidad de transferir la estructura, de replicar: debe haber heredabilidad.

Vrba (1984) define a la selección de especies de la siguiente manera: "La selección de especies es la interacción entre caracteres variables emergentes y heredables, con el ambiente, que causa diferencias en las tasas de especiación y/o extinción entre las especies variantes dentro de un grupo monofilético".

Esta formulación es muy diferente, mucho más restrictiva y precisa que la "selección de especies" de Stanley (1975, 1979), en la que no se conciben a las especies ni como replicadores ni como interactores, donde no se visualizan los procesos involucrados, sino que se concibe como un mero patrón de distribución, etc.

Sin embargo, Vrba (1984) ubica diversos problemas para el funcionamiento de la selección de especies. No se cuestiona que existan propiedades emergentes en el nivel de las

especies, aunque cuesta trabajo ubicar cuales pudieran ser éstas. Como mencione en el cap III, Eldredge y Vrba (1984) y Vrba (1984) sugieren las siguientes: Separación espacial y genética entre las poblaciones; naturaleza periférica de la especie; tamaño característico de las poblaciones que conforman a la especie. Tales características pueden ser realmente atributos emergentes en el nivel de la especie, o bien pueden ser, como establece Cracraft (1985), reguladas por factores extrínsecos.

Pese a esto, el hecho de que la especie parezca tener propiedades "individuales" y ser una entidad cohesiva siguen sugiriendo que debe haber emergencia en el nivel de las especies. Sin embargo, siguiendo a Hull (1980), no basta que las entidades que intervienen en el proceso de la selección natural sean individuos, sino que además debe haber herencia y variación en el nivel emergente. ¿Qué podríamos entender por herencia del tamaño característico de las poblaciones en la especie? ¿Que en las especies del grupo monofilético en cuestión existiera un mecanismo que regulara el tamaño característico de las poblaciones, y que estuviera sujeto a variación?. Si es difícil ubicar las propiedades emergentes del nivel de la especie, mas difícil resulta entender los mecanismos o las reglas de la herencia en ese nivel. Podríamos hacer una analogía con la situación en la que se encontraba Darwin al desconocer los mecanismos de la herencia y no obstante haber formulado una teoría esencialmente correcta del cambio selectivo intrapoblacional. Lo importante por el momento no es proponer un mecanismo acabado que explique la causalidad determinista en el nivel de la especie para entender los patrones de especiación y extinción diferenciales observados. Mas bien, estamos en un plano más abstracto, que nos permita hacer aproximaciones generales, establecer mecanismos "neutros" que puedan actuar en diferentes niveles.

HIPOTESIS DEL EFECTO. Ante la dificultad de encontrar mecanismos o reglas concretas o aun el significado de lo que querría decir 'heredabilidad en el nivel de las especies', Vrba (1980) ha propuesto otro mecanismo que provocaría "distribución diferencial" en el nivel de las especies, y que tiene su causa en propiedades del nivel del organismo. Esta propuesta se conoce con el nombre de 'hipótesis del efecto'.

Según esta hipótesis, la diferencialidad en las tasas de especiación y extinción en el nivel de las especies podría ser explicada por propiedades de los organismos, y proporciona como ejemplo el caso de las especies estenotópicas (especialistas) y las euritópicas (generalistas ecológicos). Afirma que por la distribución restringida, el flujo de genes reducido y el tamaño poblacional reducido (implicando deriva génica, endogamia y otras cosas), las

poblaciones estenotópicas tenderán a especiar con mayor frecuencia que las euritópicas, provocando una distribución sesgada en el nivel de la especie, sin ser la selección de especies la fuerza causal.

Independientemente de la validez de hablar en general de especialistas y generalistas ecológicos, se está proponiendo un modelo de cómo las condiciones en un nivel pueden provocar efectos importantes en los niveles superiores. Cracraft (1982) afirma que este planteamiento del efecto de Vrba haría reductible la macroevolución a la microevolución. A mi me parece que no es así. La selección natural y la deriva génica actuando en el nivel de la población no causan directamente las tasas de especiación diferenciales, y los consecuentes patrones macroevolutivos, sino que éstos ocurren como un efecto que pasa a ser una propiedad de un nivel superior, el de las especies. La heredabilidad de la estenotopía y la euritopía no se da en el nivel de la especie, sino de los organismos, pero el efecto de las tasas de especiación diferenciales, que corresponde al nivel de la especie, se adquiere en este proceso, como efecto, en el nivel de la especie. Tenemos que lo que explica la distribución diferencial de las especies no es la selección natural actuando sobre los organismos, sino una consecuencia de ésta sobre la especie. Las tasas diferenciales de especiación no ocurrirán como un atributo de los organismos, sino que serán estrictamente una propiedad emergente en el nivel de la especie. Sin embargo, la heredabilidad es entendible en el nivel de los organismos, y la hipótesis del efecto es por tanto alternativa a la selección de especies.

Lo que estudiaríamos de acuerdo con la hipótesis del efecto no sería como es que las transformaciones anagenéticas dentro de la especie explican las tendencias evolutivas; nos mantendríamos dentro de la explicación de cómo es que la distribución sesgada en el nivel de las especies las explican, lo cual niega la afirmación de Cracraft de que los fenómenos macroevolutivos quedarían reducidos al cambio intrapoblacional. En lugar de negar que la macroevolución sea un asunto de naturaleza propia, lo que hace la hipótesis del efecto es proporcionar un mecanismo alternativo al de la selección de especies para explicar la distribución sesgada en el nivel de las especies como fuente del cambio en los grupos monofiléticos.

Un tercer mecanismo lo propone Cracraft (1985), y es el de que la distribución sesgada en el nivel de las especies dentro de un grupo monofilético puede responder a factores extrínsecos, como cambios en la complejidad ambiental a la cual el grupo de especies está expuesto. Estos cambios determinarían la frecuencia en que las poblaciones encontrarán barreras geográficas, geológicas o climáticas, resultando en un aislamiento y posterior diferenciación.

En cualquiera de los casos, los fenómenos de la macroevolución parecen tener mecanismos propios, aunque análogos a los de otros niveles, que explican la distribución de las entidades correspondientes a este nivel.

capítulo V

**hacia una teoría
jerárquica de la evolución**

LAS JERARQUIAS BIOLÓGICAS Y LA EVOLUCIÓN

A lo largo de los capítulos de éste trabajo he tratado de mostrar el punto de vista de que la evolución es un proceso complejo, en el que entidades anidadas en diferentes niveles jerárquicos interactúan de tal manera que se origina y se distribuye variación y diversidad en el mundo vivo.

ENTIDADES: INDIVIDUOS Y CLASES. Uno de los temas en los que más énfasis se ha puesto en ésta década en el pensamiento evolucionista es en el de las entidades que intervienen en el proceso evolutivo. En la síntesis moderna, las únicas entidades 'reales' (ontológicas) consideradas son los genes, los organismos y las poblaciones. A partir de los planteamientos de Hull (1980), Gould y Eldredge (1977), Vrba (1980, 1984), Eldredge (1985, 1986), etc., se ha puesto en evidencia la necesidad de expandir la teoría de la evolución de tal manera que se tome en cuenta cabalmente a cada una de las entidades reales que intervienen en la evolución, el papel propio que juegan, y su naturaleza ontológica. Así, se hace una distinción crucial entre aquellas entidades que tienen un origen concreto, una historia y un final, que presentan una cohesión, cohesión que provoca que sean entidades con cierta permanencia, y que de alguna manera están delimitadas respecto a otras entidades similares (a éste tipo de entidades se les considera individuos), en contraposición a aquellas entidades mas bien arbitrariamente definidas, no reales, a las que frecuentemente se les ha llamado 'clases', cuyos miembros pertenecen a ellas por el hecho de compartir algunos atributos, por lo general designados arbitrariamente. Las clases, obviamente, no juegan ningún papel por sí mismas en el proceso evolutivo, en la medida en que no son entidades ontológicas reales, sino por lo general construcciones mentales. Los individuos, por el otro lado, son entidades constituídas por elementos cuya interacción les confiere cierta permanencia y cohesividad real, y que a su vez interactúan con otros individuos en diferentes procesos.

EMERGENCIA DE CARACTERES. Un atributo fundamental en la naturaleza es la organización. La organización de entidades en un nivel necesaria e inevitablemente provoca entidades de un nivel superior. La interacción entre partículas subatómicas forma átomos, y aunque hay quienes piensan que el átomo no es sino la adición de las propiedades de sus partículas, aquí partimos de que la interacción de las partículas provoca una entidad no aditiva, sino emergente, en el nivel de los átomos.

Lo mismo para moléculas, biomoléculas, genes, células, proteínas, tejidos, órganos, organismos, poblaciones, especies, taxa monofiléticos, comunidades, ecosistemas.

Fenómenos equivalentes a la epistasis y la pleiotropía ocurren en todos los niveles, y provocan que las entidades superiores no sean una cuestión de adición, sino de interacción de constituyentes.

Consecuentemente, los individuos que intervienen en la evolución poseen además de la delimitación espacial y temporal, y de cohesión, algunas propiedades que son composiciones no aditivas de sus elementos incluidos, sino que emergen en el nivel en cuestión.

El organismo es el individuo más obvio, es el individuo paradigmático. Su delimitación espacio-temporal es incuestionable, así como su cohesividad (conferida por cosas tan diversas como las membranas que lo recubren y los procesos de homeostasis).

La pleiotropía, la epistasis, la regulación genética, los programas del desarrollo, etc. son procesos que ocurren en niveles jerárquicamente incluidos en el organismo, que hacen que éste no sea simplemente una suma de genes, como la conceptualización temprana de la genética de poblaciones asumía (Fisher, 1929; Haldane 1924, 1931).

Sin embargo, los organismos no son los únicos individuos que intervienen en la evolución. Como vimos en los capítulos anteriores, muchas otras entidades son individuos, y como tales intervienen activamente en la evolución. Se ha puesto interés particular en visualizar a las especies como individuos, sobre todo por los patrones evolutivos observados en el registro fósil, en donde hay una aparente contradicción entre la estasis y el cambio súbito, por un lado, y las tendencias macroevolutivas por otro. Sin embargo, las fuerzas cohesivas se debilitan conforme se asciende en los niveles de la jerarquía. Un sistema elevado, como una especie, tiene menos propiedades emergentes y es menos cohesiva que un organismo. Esto no niega que las especies y otras entidades por encima del organismo sean entidades ontológicas individuales, y que intervengan activamente en el proceso de la evolución.

No solo es importante ubicar cabalmente cuales son las entidades. También es fundamental comprender los procesos particulares que ocurren en cada nivel, y cómo es que estos procesos influyen en el resto de los niveles.

Los procesos más generales que intervienen en la evolución son el de la generación original de la variación y el de la 'distribución diferencial' (sorting) de esta variación. En la síntesis moderna, estos procesos se reducen a un nivel cada uno: la mutación puntual y recombinación en el nivel genético, y la tría por selección natural en el de las poblaciones. En la teoría jerárquica naciente, la introducción y distribución de la variación son procesos que ocurren en y entre todos los niveles jerárquicos.

De cada proceso particular de los muchos que se llevan a

cabo en cada nivel, los que tienen un impacto evolutivo general son aquellos que producen o sesgan la variación. Entre los procesos que originan variación no sólo está la mutación y la recombinación; como vimos en el capítulo II y III, son muchos los individuos en el nivel genético, epigenético y aún en el específico que intervienen en la producción de novedades (una mutación homeótica, un evento de heterocronía, una bifurcación en el desarrollo, otras formas de modificación 'en paquete', etc.), en el nivel de las especies, un evento de especiación puede ser el origen de una novedad evolutiva. En general, el origen de la novedad no se restringe a minúsculas mutaciones puntuales, sino que los eventos de regualción jerárquica en los diferentes niveles juegan un papel principal.

Tal vez lo que resulta más restrictivo en cuanto a los mecanismos propuestos por la síntesis no es cuanto se refiere al origen de la variación, sino a su 'éxito', a su distribución diferencial. La síntesis moderna considera en este sentido a la selección natural como la fuerza evolutiva, y confiere a la deriva genética un papel muy secundario. Estas dos fuerzas son concebidas como los agentes que alteran las frecuencias genéticas en las poblaciones. Sin embargo, para la evolución no basta el cambio en las frecuencias genicas, ni tampoco basta que el sesgo se lleve a cabo en las poblaciones (aunque estos procesos son sumamente importantes para la 'sintonía fina' de los organismos a sus ambientes). La transposición, la conducción molecular, la recombinación genética desigual, las constricciones en el desarrollo, la canalización por influencia del ambiente, el 'efecto macroevolutivo', la selección de especies, etc., son procesos que promueven una distribución diferencial en diferentes niveles jerárquicos.

La distribución diferencial puede deberse a mecanismos azarosos (deriva genética, recombinación desigual, 'deriva de especies', etc.), o a mecanismos deterministas (evolución concertada, selección natural, selección de especies, etc.). Una teoría de la evolución completa ha de tomar en cuenta los procesos en el nivel en el que ocurren.

LA JERARQUIA GENEALOGICA Y LA JERARQUIA ECOLOGICA.

Simon (1962, citado en Vrba y Eldredge, 1984), afirma que "la jerarquía es uno de los esquemas estructurales centrales que usa la arquitectura de la complejidad". Como hemos visto, la organización jerárquica permite cambios relativamente rápidos, así como surgimiento de entidades cohesivas de niveles cada vez mas inclusivos, a partir de modificaciones 'modulares', en los niveles incluidos.

Las entidades jerárquicas que intervienen en la evolución se pueden agrupar en dos grandes jerarquías, dependiendo del

papel que desempeñan. Hay una serie de individuos en niveles anidados que intervienen en el mantenimiento y flujo de la información, mediante la replicación. Estas entidades, en sí mismas jerárquicamente anidadas, constituyen lo que Vrba y Eldredge (1984) han llamado la jerarquía genealógica. A ésta jerarquía pertenecen los genes, con toda su organización jerárquica (ver cap II), los organismos, las líneas asexuales, las especies y los taxa monofiléticos.

En la caracterización que hace Hull (1980) de los individuos que intervienen en la evolución, se establece, siguiendo a Dawkins (1976), que una entidad fundamental en la evolución son los replicadores: entidades que transfieren su estructura de manera considerablemente intacta. Para Dawkins, los únicos replicadores son los genes. Para Eldredge y Vrba, la replicación se lleva a cabo en los individuos de los niveles de la jerarquía genealógica, incluidos los genes, los cromosomas, los organismos, los demos y las especies.

Es evidente la organización jerárquica de los individuos que intervienen en la transferencia de la información: Todos los genes que ocurren en el tiempo en los linajes genéticos dentro de cada organismo son parte de ese organismo individual; los organismos que transcurren en el tiempo con relaciones de ancestría descendencia mantenidas por la reproducción sexual son parte de una especie. A esta jerarquía extendida en el tiempo es a la que Eldredge y Vrba (1984) llaman jerarquía genealógica.

La jerarquía genealógica no es infinita. Por abajo esta truncada por los pares de bases, que constituyen el nivel inferior involucrado en la replicación biológica. Los taxa monofiléticos son el nivel jerárquico más elevado. Si la vida es monofilética, toda ella consiste por definición en el taxa monofilético más inclusivo.

Sin embargo, la última entidad que se reproduce son las especies; los taxa monofiléticos no producen más de sí mismos; en todo caso, una especie del taxón produce nuevas especies, tal vez de un taxón monofilético nuevo, pero no es el taxón monofilético en sí el que se replica. Se considera el 'techo' de la jerarquía genealógica: los taxa monofiléticos existen como individuos porque las especies, al replicarse (al especiar), provocan que surjan éstas entidades estables.

A medida que se asciende en la jerarquía genealógica, la heredabilidad y la fidelidad en la replicación se van volviendo más difusas, al igual que ocurre con las propiedades emergentes. Si aumentamos a esto la dificultad de percibir los fenómenos que se despliegan en dimensiones diferentes a la de los organismos, entenderemos por qué resulta tan complicado caracterizar fenómenos evolutivos que ocurren en el nivel de las especies.

Además de los replicadores, Hull establece que debe haber

interactores, entidades que intervengan en la economía de la naturaleza, de tal manera que resulte una replicación diferencial. Para Vrba y Eldredge, los interactores están organizados en una jerarquía de entidades que intervienen en el mantenimiento, flujo e intercambio de la energía: la jerarquía ecológica. La interacción entre las entidades de la jerarquía genealógica con las de la jerarquía ecológica constituyen el proceso de la evolución. Un problema central en la teoría de la evolución es avanzar en la comprensión de las interfases entre las entidades de cada una de estas dos jerarquías.

Las funciones energéticas e informacionales se van separando conforme se asciende en las jerarquías. En niveles inferiores, ambas se realizan en entidades incluidas en el organismo, frecuentemente a través de éste. Por encima del organismo, estas funciones se presentan separadas, en entidades individuales diferentes. Las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas son entidades más inclusivas que el organismo, en la jerarquía ecológica, mientras que los demos, las especies y los taxa monofiléticos lo son en la jerarquía genealógica.

En la jerarquía genealógica, el proceso que confiere cohesión a los individuos de un nivel es la reproducción, los nacimientos y las muertes en el nivel inferior. En la jerarquía ecológica, las interacciones económicas de un nivel son lo que confiere cohesividad en el nivel superior.

VARIACION DE CARACTERES EN LA JERARQUIA GENEALOGICA. Además de organización e interacción en cada nivel, existe en todo momento variación entre los individuos de ese nivel, dentro de un individuo mayor. Es importante entender qué es lo que provoca la variación entre los individuos de cada nivel, y en este sentido hay que ubicar las causas en el propio nivel (nivel focal), así como las causas que desde niveles inferiores o superiores provocan variación en el nivel focal (causalidad ascendente y descendente, respectivamente [Vrba y Eldredge, 1984]).

Entre las causas que provocan un patrón de variación en el nivel focal esta la selección natural de individuos en ese nivel. Siguiendo a Hull (1980) y Vrba (1984), para que ocurra una distribución diferencial de la variación por selección natural es necesario que los individuos presenten propiedades emergentes y heredables que les permitan interactuar de manera distinta con el ambiente respecto a la forma en que interactúan otros individuos similares en el mismo nivel, y como resultado de esta interacción diferencial, ocurra una tasa de natalidad y/o mortalidad diferencial entre los individuos variantes. Esta formulación restringe el concepto de selección natural de tal manera que se refiere estrictamente a un proceso direccional de distribución, no a

una descripción de un patrón observado.

La formulación de la selección natural en términos de un patrón de éxito en las tasas de sobrevivencia y reproducción, como en Cracraft (1982), carece de poder predictivo, y no es sino una tautología (ver cap IV), mientras que una formulación en términos del proceso, hace de la selección natural algo demostrable, y permite que podamos hacer formulaciones predictivas de la adecuación diferencial en ambientes específicos (Vrba 1984). Además de la selección natural, puede haber otras causas de distribución diferencial en el nivel focal. La expansión de secuencias repetidas de ADN no codificador (cap II), dentro de un cierto rango, constituye otra forma de distribución diferencial en el nivel focal.

CAUSALIDAD ASCENDENTE- No siempre la variación en un nivel es causada directamente por los procesos que ocurren en ese nivel. Frecuentemente la variación no es sino un efecto de los procesos que están ocurriendo en otros niveles. Un ADN no codificador puede aumentar su frecuencia y tener un efecto en los organismos, las poblaciones y las especies. Tal ADN puede insertarse alterando la función de un gen, lo que puede provocar que surja variación emergente en el nivel del organismo, provocando que haya una selección entre organismos. Esta es una forma de causalidad ascendente.

Otra forma de causalidad ascendente, que se ha debatido recientemente, y que puede tener mucho significado en la macroevolución es la 'hipótesis del efecto macroevolutivo', de Vrba (1980, 1984) (cap IV). Según esta hipótesis, algunas propiedades de los organismos (estenotopía vs. euritopía, vagilidad, etc.), pueden provocar tasas diferenciales de especiación entre especies dentro de un grupo monofilético, con implicaciones importantes en las tendencias evolutivas. Este es un claro ejemplo de causalidad ascendente.

Un nivel intermedio, el de la biología del desarrollo, es también una fuente importante de causalidad ascendente. Como han mostrado Oster y Alberch (1982), Ho y Saunders (1979), etc, existe un número restringido de patrones alternativos al desarrollo. No todo lo imaginable puede surgir en los fenotipos, sino que hay una fuerte restricción en el desarrollo. Esta restricción y la canalización por vías alternativas, reduce la variación sobre la que puede actuar la selección natural en un individuo mayor.

Por último, una causalidad ascendente muy interesante es la conducción molecular (cap II). Mecanismos de reparación y de replicación desigual, así como de transposición, pueden provocar sesgos en las frecuencias de características y de genes tanto en el nivel poblacional como en el de la especie, y en casos particulares, pueden incluso jugar un papel crucial en la formación de una nueva especie.

CAUSALIDAD DESCENDENTE. La extinción de un demo o de una especie provoca casi siempre la desaparición instantánea de los individuos incluidos. Esta es una forma simple de causalidad descendente. Hay otras formas menos evidentes, aunque seguramente más importantes. Oster y Alberch (1982) (ver cap II), han sugerido que los procesos en la epigénesis pueden producir sesgos en la introducción de la variación en niveles inferiores, evitando que se formen las bases genéticas y celulares que de otro modo originarían variantes en esos niveles.

Otra forma de causalidad descendente puede ser la selección de grupo, cuando se favorece un tamaño de población pequeño. En este caso, hay una influencia descendente en la distribución de los fenotipos.

El efecto que produce una causalidad ascendente o descendente 'entra' en el nivel particular como una 'emergencia', como una propiedad que emerge de la interacción de las partes, pero que tiene un significado diferente en el nivel en el que se introduce. La reparación en el nivel del ADN significa algo en ese nivel, y otra cosa muy distinta en el de la especie, a la cual puede estar replicando. Una estrategia ecológica especialista puede significar algo en cuanto a la interacción entre los organismos y su ambiente, pero significa algo muy distinto en el nivel de la especie: un efecto emergente de tasas diferenciales de especiación (cap IV). Las causalidades entre niveles provocan emergencia en cada nivel. Este es un hecho que impide que los fenómenos se reduzcan a unos cuantos niveles, independientemente de los niveles originalmente causales.

DISTRIBUCION DIFERENCIAL E INTERACCIONES ENTRE LOS INDIVIDUOS DE AMBAS JERARQUIAS. Las poblaciones interactúan, las especies evolucionan; en general, los individuos de la jerarquía ecológica intervienen en las relaciones 'económicas' (de mantenimiento y transferencia de energía), y como resultado, se da un sesgo en las tasas de natalidad y/o mortalidad de los individuos de la jerarquía genealógica. Estos, a su vez, mediante esta replicación diferencial, proveen a la jerarquía ecológica con una nueva dotación de individuos, diferente a la anterior por el proceso en dos pasos: interacción diferencial-replicación diferencial.

Este proceso de interacción, económico-informativo ocurre en todos los niveles. Un virus es un individuo genealógico, un excelente replicador. La información que contiene le permite interactuar con una célula, introduciendo su propia información, de tal manera que la célula, al interactuar económicamente con su ambiente, le proporciona la energía para que el virus se replique. En este caso, el individuo está escindido del organismo, en un nivel 'inferior'.

Algo similar ocurre con un transposón (cap II). Este

consiste al menos de una secuencia de inserción y un gen estructural, con su regulador. Por un proceso de replicación y transposición continuo, puede aumentar muchísimo su representación en el genoma. Esto constituye una distribución diferencial dentro de la jerarquía genealógica; pero en el caso (explicado en el cap II), de que la replicación y la transposición aumenten ante una 'necesidad' (como cuando la presencia de un antibiótico 'enciende' al regulador que interviene en la transposición y en la transcripción), entonces la distribución diferencial se debe claramente a un mecanismo de interacción entre las funciones 'ecológicas' de un nivel superior, y las de replicación.

Veamos ahora otro ejemplo en el que interviene la causalidad ascendente dentro de una jerarquía y la interacción entre jerarquías. Una secuencia de ADN no codificador puede aumentar su frecuencia en el genoma (hasta cientos de miles de veces) por una recombinación desigual (Dover 1982), sin que intervengan factores 'económicos'. Al llegar a ser un verdadero costo (energético) para el organismo, la selección natural negativa actuará en contra de los organismos que portan una cantidad demasiado elevada de este ADN. Esto ha sido planteado por Gould (1983) y por Dover (1982). La tasa de incremento de este ADN no codificador provoca, mediante causalidad ascendente, un efecto en el nivel del organismo, y puede extenderse incluso hasta la extinción de la especie. Mediante la interacción económica, la selección natural actuando sobre los organismos pone una cota superior a la cantidad de ADN repetido.

Un mecanismo de replicación desigual puede provocar que se forme una familia multigénica. Esto es independiente respecto a las funciones ecológicas. En un momento dado, las proteínas que se forman por estos genes se necesitan en gran cantidad. Habrá un 'beneficio' selectivo en aquellas familias que hayan sufrido una expansión, ya que su producto económico estará siendo utilizado en una alta tasa (algo como lo que ocurre con las histonas y los ARN ribosomales). Una vez más, las interacciones ecológicas favorecen una tasa de replicación diferencial.

Según Eldredge (1985), por encima del organismo, las funciones del mantenimiento y flujo de la información y de la interacción ecológica ocurren en entidades escindidas. Las poblaciones llevan a cabo la interacción ecológica, los demos se encargan de la transferencia de la información replicativa. Tanto la población como el demo están constituidos por organismos; en el caso de que haya panmixia, las funciones ecológicas e informacionales confluyen, y la población concuerda con el demo. Sin embargo, las funciones ecológicas siguen siendo diferentes a las de la replicación.

Es la interacción entre las jerarquías lo que conocemos como evolución. Los individuos genealógicos tienen

consiste al menos de una secuencia de inserción y un gen estructural, con su regulador. Por un proceso de replicación y transposición continuo, puede aumentar muchísimo su representación en el genoma. Esto constituye una distribución diferencial dentro de la jerarquía genealógica; pero en el caso (explicado en el cap II), de que la replicación y la transposición aumenten ante una 'necesidad' (como cuando la presencia de un antibiótico 'enciende' al regulador que interviene en la transposición y en la transcripción), entonces la distribución diferencial se debe claramente a un mecanismo de interacción entre las funciones 'ecológicas' de un nivel superior, y las de replicación.

Veamos ahora otro ejemplo en el que interviene la causalidad ascendente dentro de una jerarquía y la interacción entre jerarquías. Una secuencia de ADN no codificador puede aumentar su frecuencia en el genoma (hasta cientos de miles de veces) por una recombinación desigual (Dover 1982), sin que intervengan factores 'económicos'. Al llegar a ser un verdadero costo (energético) para el organismo, la selección natural negativa actuara en contra de los organismos que portan una cantidad demasiado elevada de este ADN. Esto ha sido planteado por Gould (1983) y por Dover (1982). La tasa de incremento de este ADN no codificador provoca, mediante causalidad ascendente, un efecto en el nivel del organismo, y puede extenderse incluso hasta la extinción de la especie. Mediante la interacción económica, la selección natural actuando sobre los organismos pone una cota superior a la cantidad de ADN repetido.

Un mecanismo de replicación desigual puede provocar que se forme una familia multigénica. Esto en independencia respecto a las funciones ecológicas. En un momento dado, las proteínas que se forman por estos genes se necesitan en gran cantidad. Habrá un 'beneficio' selectivo en aquellas familias que hayan sufrido una expansión, ya que su producto económico estará siendo utilizado en una alta tasa (algo como lo que ocurre con las histonas y los ARN ribosomales). Una vez más, las interacciones ecológicas favorecen una tasa de replicación diferencial.

Según Eldredge (1985), por encima del organismo, las funciones del mantenimiento y flujo de la información y de la interacción ecológica ocurren en entidades escindidas. Las poblaciones llevan a cabo la interacción ecológica, los demos se encargan de la transferencia de la información replicativa. Tanto la población como el demo están constituidos por organismos; en el caso de que haya panmixia, las funciones ecológicas e informacionales confluyen, y la población concuerda con el demo. Sin embargo, las funciones ecológicas siguen siendo diferentes a las de la replicación.

Es la interacción entre las jerarquías lo que conocemos como evolución. Los individuos genealógicos tienen

al funcionamiento, cierta coherencia y permanencia.

Como resultado de la interacción diferencial que se lleva a cabo entre los gremios ecológicos, los individuos genealógicos involucrados (las especies) se replican de manera diferencial, y se lleva a cabo lo que conocemos como COEVOLUCION DIFUSA.

Las historias de vida y la coevolución son aspectos integrativos de la interacción jerárquica entre los individuos genealógicos y los ecológicos. Queda abierta la discusión más plena de cómo es que se dan estas interacciones, pero sin duda es un par de problemas interesantes mas que se pueden abordar con esta concepción jerárquica de la evolución.

LA EVOLUCION DE LAS PROPIEDADES EMERGENTES DE LOS SISTEMAS COMPLEJOS. Una forma de entrarle a este problema es considerando algunos ejemplos. En el momento en que una célula procarionte fotosintética invade el citoplasma de otra célula, se establece una 'simbiosis' (sensu Margulis 1970); y el resultado no es la suma de las funciones, sino que de esa interacción y otras similares, surge lo que hoy llamamos un eucarionte.

Una cosa similar ocurre cuando un organismo invade a otro, combinando el material genético, lo que le puede conferir una protección de la información. Esta interacción provoca una emergencia en un nivel superior: la reproducción sexual. El origen de un sistema pluricelular en el que un número mayor a una célula se incluye dentro de una membrana, o en el momento en que se da una división de funciones, como en las colonias primitivas similares a volvox, no son problemas tampoco de adición de componentes, sino de interacción. Estos ejemplos nos muestran que la emergencia de propiedades resultante de la interacción en niveles inferiores va proporcionando la materia prima para el surgimiento de sistemas emergentes nuevos.

Para terminar solo quiero resaltar que hay atributos de los individuos de diferentes niveles, que no se desprenden de la adición de sus componentes, sino de una compleja interacción de mecanismos de diversos niveles, y que de la comprensión de esos mecanismos e interacciones dependerá en gran medida nuestra comprensión de la evolución.

nacimientos, y generan individuos ecológicos. Los individuos ecológicos interactúan con el ambiente; como resultado de esa interacción, algunos individuos genealógicos tienen más nacimientos, o menos muertes que otros. Surgen diferencias en las tasas de natalidad y mortalidad, y consecuentemente tasas diferenciales de distribución.

HISTORIAS DE VIDA. Una forma más integral de concebir el problema de la interacción entre las jerarquías, es ubicar lo que llamamos 'historias de vida'. En la historia de vida de una especie, se condensan procesos de la jerarquía genealógica, con los de la ecológica. La parte claramente genealógica de las historias de vida de una especie son las 'estrategias reproductivas', la 'asignación de recursos' a la reproducción, la 'biología reproductiva', los sistemas de apareamiento, etc. Estos atributos están más relacionados con la replicación que con la interacción económica. El papel inactivo como miembros de un 'gremio' ecológico, la naturaleza 'generalista' o 'especialista', su vagilidad, su papel trófico, sus relaciones de competencia, depredación, etc., son elementos de la jerarquía ecológica, en diferentes niveles jerárquicos. La interacción de estas funciones es algo como un 'paquete potencial', la historia de vida de una especie. La historia de vida a la que refiero no es a la de los individuos particulares (aunque muestra también una interacción jerárquica en un nivel inferior, muy interesante), sino a la de las especies. En determinadas condiciones, cada organismo puede desarrollar un 'canal' particular (sensu Waddington 1968). Puede presentarse toda una fase del desarrollo, o estar ausente. Puede haber diferentes frecuencias génicas en equilibrio en la población, también tamaños característicos de las poblaciones en condiciones concretas (sin embargo se duda que existan tales mecanismos de regulación), etc. Puede haber muchas manifestaciones concretas de la historia de vida potencial en la especie. Muchos de los atributos no tienen sentido por separado, en organismos individuales, sino como un todo organizado. Lo que emerge de la organización de todos estos elementos de las jerarquías genealógicas y ecológicas es la historia de vida en el nivel de la especie. Si tal cosa realmente existe, y es realmente emergente en el nivel de la especie, es un buen candidato, muy 'individual', incluso tal vez heredable, para el proceso de distribución estrictamente selectivo en el nivel de las especies.

GREMIOS. Una entidad que no ha sido integrada en la concepción jerárquica son los 'gremios ecológicos'. Realmente no es un individuo, porque no se puede delimitar espacio-temporalmente, y porque los elementos que lo componen pertenecen a él más bien por tener algo en común (su significado ecológico, sus interacciones). Aun así, cada gremio interactúa con otros con cierta cohesividad en cuanto

glosario

GLOSARIO

ADAPTACION caracter originado por la seleccion natural para la funcion que realiza

APTACION termino inclusivo para cualquier caracter sujeto a seleccion natural, independientemente de como evoluciono.

BARAJEO DE EXONES mecanismo de transferencia e intercambio de exones entre diferentes genes.

CLASE entidad cuyos componentes pertenecen a ella por compartir algunos atributos en comun, arbitrariamente delimitados. No son entidades ontologicas, ni estan espaciotemporalmente delimitadas.

CONDUCCION MOLECULAR La fijacion de variantes en una poblacion como consecuencia de procesos direccionales y estocasticos de transformacion de miembros de familias geneticas.

DISTRIBUCION, DISTRIBUCION DIFERENCIAL procesos de nacimiento y muerte diferencial entre individuos.

ESPECIE individuo genealogico cuya permanencia y cohesion provienen de las relaciones de ancestria-descendencia mantenidas mediante la reproduccion sexual de organismos

ESTASIS patron en la historia de una especie, en la que esta no sufre cambio direccional considerable.

EVOLUCION CONCERTADA mecanismo de homogeneizacion de las secuencias dentro de una familia genetica, en una especie.

EXAPTACION una aptacion cuyo origen no es atribuible a la seleccion natural actuando en la funcion que realiza

EXON porcion de un gene, que codifica para un peptido o un dominio, y que esta separada de otros por intrones

FAMILIA MULTIGENICA grupos de genes repetidos

HETEROCRONIA alteracion en el tiempo de expresion de una caracteristica o paquete estructural durante el desarrollo ontogenetico

HIPOTESIS DEL EFECTO determinacion incidental de evolucion

interespecifica por diferencias entre linajes (de organismos con reproduccion sexual) en los caracteres de los organismos y sus genomas.

INDIVIDUOS entidades ontologicas, espaciotemporalmente delimitadas, con permanencia y generalmente con propiedades aditivas y emergentes.

INDIVIDUOS GENEALOGICOS entidades tales como genes, organismos y especies, no solo espaciotemporalmente delimitados, sino nacimientos y muertes, y dan lugar a otros individuos del mismo tipo.

INTERACTOR entidad que interactua directamente como un todo cohesivo con su ambiente, de tal manera que resulta una replicacion diferencial

INTRON secuencia dentro de un gene que es eliminada del ARN maduro, y por tanto no codifica.

REPLICADOR individuo que produce mas individuos del mismo tipo, mediante la transmision relativamente fiel de su informacion.

SELECCION DE ESPECIES interaccion entre caracteres emergentes y heredables variantes y el ambiente, que causa diferencias en las tasas de especiacion y/o extincion entre las especies dentro de un taxon monofiletico.

SELECCION NATURAL proceso de interaccion entre variacion emergente y heredable de caracteres, y el ambiente, variacion que causa diferencias en las tasas de natalidad y/o mortalidad de los individuos variantes dentro de un individuo mayor.

TAXON MONOFILETICO grupo de dos o mas especies que descienden de una especie ancestral.

TRANSPOSON elemento genetico movil asociado a un gene fenotipicamente reconocible

bibliografía

Alberch, P. 1980 Ontogenesis and morphological diversification
Am. Zool. 20:653-667

Altukhov, Y.P. 1982, Biochemical Population genetics and Speciation
Evolution, 36 (6), pp. 1163-1181.

Altukhov, Y.P., 1985, Two kinds of genetic variability and the problem of speciation
Evolution, 39(1), pp. 223-226.

Arnheim, N. 1983. Concerted Evolution of Multigene Families
En: Evolution of Genes and Proteins. Ed. por Nei y Kohen.
Sinauer.

Bush G.L. 1975. Modes of Animal Speciation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 6:3343-364

Carson, 1983. Chromosomal sequences and interisland colonizations in Hawaiian Drosophila. Genetics 103:465-482.

Cracraft, J 1982. A non-equilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. Sist. Zool. 31:348-356

Dawkins, R. 1976. The Selfish Gene. Oxford University Press, New York.

Dobzhansky, T. 1937 Genetics and the Origin of the Species. Columbia Univ. Press; New York.

Dobzhansky, Th., F.J. Ayala, G.L. Stebbins, y W. Valentine. 1977. Evolucion. Ed por 'Ciencias por una Educacion Popular'

Dover, G.A. 1982 Molecular Drive: a cohesive mode of species evolution.
Nature 299:111-117

Eldredge, N. 1985 The Unfinished Syntesis. Oxford Univ. Press. New York.

Eldredge, N. 1986. Progress in evolution?
New Scientist, June.

Eldredge, N. y S.J Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En T.M. Shopf, ed. Models in Paleobiology, 82-115. Freeman

Endler, J.A. 1977. Geographic variation, speciation and clines. Princ. Univ. Press.

Escalante, G.A.M. 1986. La especiación: caos en la teoría evolutiva (en prensa)

Fisher, R.A. 1930 The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, England

Futuyma, D.J. 1979 Evolutionary Biology. Sunderland, Mass.: Sinauer

Goldschmidt, R., 1940. The material basis of Evolution. Yale Univ. Press.

Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard Univ Press

Gould, S.J. 1980 is a new and general theory of evolution emerging? J.M. Smith, editor.

Gould, S.J., 1981. The ultimate parasite What happens to bodies if genes act for themselves? Natural History

Gould, S.J., 1982. Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory Science Vol. 216.

Gould, S.J., 1982. The Meaning of Punctuated Equilibrium and its Role in Validating a Hierarchical Approach to Macroevolution. Sinauer

Gould, S.J., and Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 3:115-51

Hammond, P.M. 1981, Speciation in the face of gene flow-sympatric-parapatric speciation Greenwood P.H. ed., Museum Cambridge University Press (Natural History).

Ho, M.W. & Saunders, P.T., 1979. Beyond neo-Darwinism -An Epigenetic Approach to Evolution J. theor. Biol. 78, 573-591.

Ho, M.W. & Saunders, P.T., Adaptation and Natural Selection: Mechanism and Teleology

Ho, M.W., Saunders, P. and Fox, S. 1986. A new paradigm for evolution. New Scientist 27, February.

- Hull, D.L. 1980. Individuality and selection. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 11:311-32.
- Kimura, M. 1981 The neutral theory as a basis for understanding the mechanism of evolution and variation at the molecular level. En *Molecular Evolution, Protein Polimorphism and the Neutral Theory*. M. Kimura ed. pp 3-56
- Lewontin, R.C., 1970. The Units of Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol. 1, 1970.
- Maynard Smith, J. 1968 El Status del Neo Darwinismo. En *Hacia una Biologia teorica*. Alianza Universidad, Mexico.
- Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge:Cambridge University Press.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of Species*. Reprint ed. New York:Columbia University Press, 1982.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge:Belknap (Harvard University Press).
- McClintock, B. 1952. Chromosome organization and gene expresion. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16:13-47
- McClintock, B. 1957. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 21:197-216
- Oster, G. and P. Alberch. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution* 36:444-59.
- Paterson, H.E.H. 1980. A comment on "mate recognition systems". *Evolution* 34:330-31.
- Shubin, N.H. & Alberch, P., 1986. *A Morphogenetic Approach to the Origin and Basic Organization of the Tetrapod Limb*.
- Provine, W.B. 1983 The development or Wright's theory of evolution. en *Dimensiones del Darwinismo*, M. Grene Ed.43-70 Cambridge Univ. Press.
- Provine, W.B. 1986 *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. The University of Chicago Press.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Reprint ed. New York:Columbia University Press.

Simpson, G.G. 1953. The Major Features of Evolution. Columbia Univ. Press.

Stanley, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. Proc. Nat. Acad. Sci. 72:646-50

Stanley, S.M. 1979. Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco: W.H. Freeman.

Vrba, E.S. 1980. Evolution, Species and Fossils: how does life evolve?
S. Afr. J. Sci. 76:61-84.

Vrba, E. S. 1984. What is species selection?
Syst. Zool. 33:318-28.

Vrba, E. S., 1984, Patterns in the Fossil Record and Evolutionary Processes
En Beyond Neo-Darwinism, Saunders ed. pp. 115-142, Academic Press, London.

Vrba E. S. and N. Eldredge. 1984. Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. Paleobiology 10:146-71.

Waddington, C.H., 1968. Paradigma para un Proceso Evolutivo. En Hacia una Biología Teórica. Ed. C.H. Waddington Alianza Universidad.

White, M.J.D. 1978. Modes of Speciation. San Francisco:W.H. Freeman.

Williams G.C. 1966. Adaptation and Natural Selection. Princeton Univ. Press.

Wilson, E.O. & W.H. Bossert. 1971 A primer of population biology. Sinauer.

Wright, S. 1930 Review of The genetical theory of natural selection, by R.A. Fisher. Journal of Heredity 21:349-356

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16:97-159.

Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics. 1:356-66.

Wright, S. 1968-1977. Evolution and the genetics of populations (4 volumenes). Univ. of Chicago Press.

Wright, S. 1980. Genic and Organismic Selection
Evolution, Vol. 34, No. 5.

Wright, S. 1982. Character change, speciation, and the
higher taxa.
Evolution, 36(3), pp. 427-443.