

## LA SELECCIÓN NATURAL: "ME REPLICO, LUEGO EXISTO"

Antonio Barbadilla

Departamento de Genética y Microbiología. Universidad Autónoma de Barcelona  
08193 Bellaterra (Barcelona). — antonio.b@cc.uab.es

### Resumen

Propuesta hace 140 años por Charles Darwin, la selección natural es el concepto central de la teoría de la evolución biológica. A pesar de ello, la idea de la selección sigue siendo incomprendida por un gran número de científicos y pensadores. Es hora de asimilar en toda su extensión "la grandeza de esa visión de la vida" que Darwin exhortó a descubrir. La selección natural es el proceso que se da entre entidades con variación, multiplicación y herencia; y un resultado intrínseco de esta dinámica es la producción de órganos, estructuras y conductas que están diseñados para la supervivencia y la reproducción. Los estudios de selección en acción en la naturaleza son imprescindibles para entender como la selección natural tiene lugar en el día a día de las poblaciones naturales.

**Palabras clave:** selección natural, adaptación, eficacia biológica, componentes de selección, selección sexual.

### Natural selection: "I replicate myself therefore I am"

#### Abstract

Introduced by Charles Darwin 140 years ago, natural selection is the core concept in evolutionary theory. However, it is still an underappreciated idea by scientists and philosophers. It is time to grasp in its whole extension "the grandeur in this view of life" that Darwin exhorted to discover. Natural selection is a process that involves variation, multiplication and inheritance, and the intrinsic result of this dynamics is the production of organs, structures and behaviours designed for survival and reproduction. Studies of selection in action are essential to inform us on the status of natural selection in natural populations at one particular moment in time.

**Key words:** natural selection, adaptation, fitness, selection components, sexual selection.

Hemos llegado al momento crucial de la historia de la Biología en que la misma religión es objeto de explicación de las ciencias naturales

Edward O. Wilson

## INTRODUCCIÓN

Somos lo que somos gracias a un proceso biológico que llamamos Selección Natural. La teoría de la evolución biológica por selección natural expuesta por primera vez por Charles Darwin (1859) es probablemente la idea más revolucionaria de la historia del pensamiento humano. Sorprendentemente, y a pesar de la importancia crucial que tiene para la comprensión de nosotros mismos como especie y de cualquier otra especie biológica, muy pocos seres humanos entienden realmente, o conocen siquiera, el mecanismo natural que nos ha creado. Nunca un concepto aparentemente tan simple fue tan difícil de comprender. Es como si la selección natural, al crear una especie inteligente como la nuestra, escondiera al mismo tiempo la lógica biológica elemental que hay detrás de su operación. Pero sospecho que la razón última por la que la selección natural no forma parte del bagaje cultural de toda la humanidad se debe a una resistencia activa hacia ella, pues la idea de la selección natural como fuente creadora del mundo natural nos obliga a despertar de sueños milenarios. El

conocimiento sobre la selección natural no es neutro como pueda serlo el que un electrón tenga carga negativa o que haya una o cuatro fuerzas fundamentales. Detrás de la selección natural hay una visión del mundo que sacude lo más hondo de nuestras creencias y mitos recibidos culturalmente. La selección natural es revolucionaria porque nos dice que no somos especiales, porque nos pone en nuestro lugar en el orden de las cosas, de la naturaleza. Nadie mejor que Monod (1970) ha expresado ese impacto emocional que significa descubrir nuestra "soledad total, nuestra radical foraneidad, en un Universo sordo a nuestra música, indiferente a nuestras esperanzas, a nuestros sufrimientos y a nuestros crímenes."

En este artículo se expondrán los conceptos básicos de la teoría de la selección natural, situándolos en el contexto de la teoría neodarvinista de la evolución. También se hablará de la descripción y medida de la selección en las poblaciones naturales, ilustrándolo con un organismo modelo que ha sido estudiado por nuestro grupo de investigación.

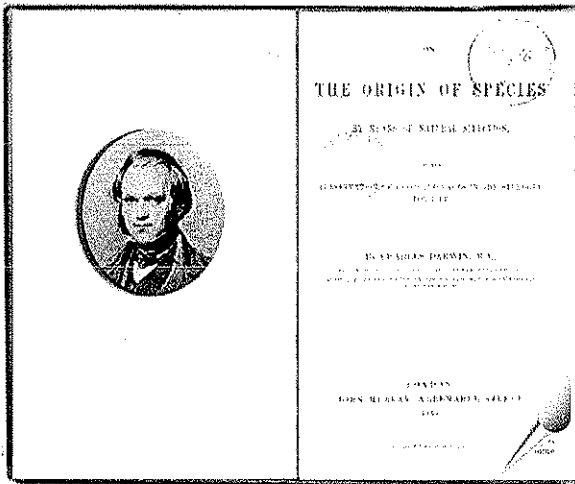


Fig. 1.- El naturalista británico Charles Darwin (1809-82) introdujo en su libro *El origen de las especies* (1859) dos ideas revolucionarias: la evolución biológica y la selección natural.

## EVOLUCIÓN Y SELECCIÓN NATURAL

Evolución y selección natural son términos que suelen aparecer juntos, pero ambos conceptos ni son sinónimos ni están *a priori* necesariamente ligados. Las especies que ahora pueblan la Tierra proceden de otras especies distintas que existieron en el pasado, a través de un proceso de descendencia con modificación. La **evolución biológica** es el proceso histórico de transformación de unas especies en otras especies descendientes, e incluye la extinción de la gran mayoría de las especies que han existido. Una de las ideas más románticas contenidas en la evolución de la vida es que dos organismos vivos cualesquiera, por diferentes que sean, comparten un antecesor común en algún momento del pasado. Nosotros y cualquier chimpancé actual compartimos un antepasado hace algo así como 5 millones de años. También tenemos un antecesor común con cualquiera de las bacterias hoy existentes, aunque el tiempo a este antecesor se remonte en este caso a más de 3000 millones de años. Ahora bien, la idea de evolución por sí sola es un concepto abierto, es una descripción mecánica de cambio que no dice nada acerca del motor o la fuerza creadora que subyace a la transformación. Así, en principio, la evolución puede estar dirigida por leyes immanentes de la materia, o por una divinidad creadora, o por fuerzas ciegas, etc.

Podemos acotar el ámbito de los posibles mecanismos evolutivos al considerar las producciones de la evolución biológica. La complejidad es inherente a lo vivo. Cada organismo presenta estructuras o comportamientos altamente improbables que le permiten autoensamblarse y perpetuarse fuera del equilibrio termodinámico, y no puede explicarse por unión al azar de sus moléculas constituyentes. Esta complejidad característica de los organismos vivos se manifiesta en forma de adaptaciones y son, sin duda, el aspecto que más nos fascina cuando estudiamos cualquier especie. La habilidad que muestran las arañas cuando tejen su tela, la conducta rígidamente jerarquizada de una sociedad de hormigas, el camuflaje en forma y color de muchas especies con su medio, la delicada complejidad de un ojo,... Órganos, estructuras, conductas, suelen estar diseñados para la supervivencia y la reproducción. Pero ¿cómo se producen? Darwin introdujo precisamente el mecanismo de la selección natural para explicar las adaptaciones complejas y características de los seres vivos. Consideremos la aportación de Darwin en el contexto de la biología del

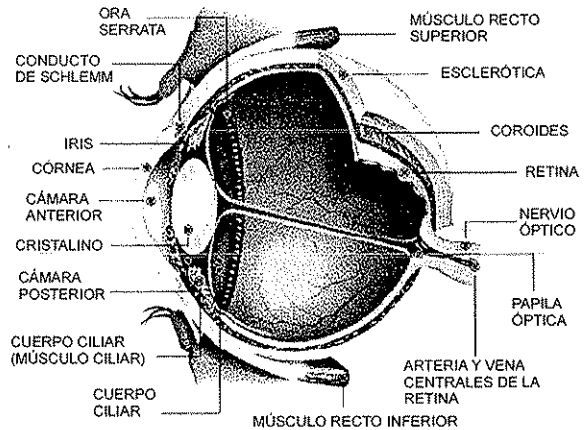


Fig. 2.- El gran reto de Darwin era explicar las complejas adaptaciones de los organismos vivos, como el diseño funcional de un ojo, por mecanismos naturales. La solución de Darwin fue proponer el mecanismo de la selección natural.

siglo XIX. En 1802 el teólogo W. Paley publicó la obra *Teología natural*, en la que argüía que el diseño funcional de los organismos evidenciaba la existencia de un creador omnisciente. Según él, el ojo humano, con su delicado diseño, constituía una prueba concluyente de la existencia de Dios. Para los naturalistas que querían explicar los fenómenos biológicos por procesos naturales, explicar la adaptación, la maravillosa adecuación de los organismos a su ambiente, constituía el problema fundamental. El argumento del diseño de Paley tenía una gran influencia en los naturalistas del XIX, a pesar de que esta visión intervencionista violaba flagrantemente el concepto de naturaleza que se había establecido con el desarrollo de la física en los siglos XVI y XVII. Los fenómenos del Universo, según esta nueva concepción, eran explicables por procesos naturales. La naturaleza, *per se*, era un objeto lícito para preguntar y contestar científicamente. Con el *Origen* de Darwin se introdujo esta revolución en la Biología. Lo verdaderamente revolucionario en Darwin fue el proponer un mecanismo natural para explicar la génesis, diversidad y adaptación de los organismos (Fig. 1 y 2).

Para imponer su teoría de la evolución y de la selección natural, Darwin tuvo que introducir una nueva forma de entender la variación en la naturaleza, el **pensamiento poblacional** (Mayr, 1976). En el tiempo de Darwin las especies se consideraban entidades fijas e inmutables; representaban a un tipo platónico, la idea perfecta de la mente de su creador. Las diferencias en la forma, en la conducta, o en la fisiología de los organismos de una especie no eran más que imperfecciones, errores en la materialización de la idea de la especie. En contraste con esta visión esencialista dominante, la variación individual, lejos de ser trivial, era para Darwin la piedra angular de la evolución. La variación en el seno de las poblaciones de las especies es lo único real, es la materia prima de la evolución, a partir de la que se va a crear toda la diversidad biológica (Fig. 3). Son las diferencias existentes entre los organismos de una especie las que, al amplificarse en el espacio y en el tiempo, producirán nuevas poblaciones, nuevas especies, y por extensión, toda la diversidad biológica.

Desde el pensamiento poblacional la evolución se entiende como un proceso estadístico de transformación de las variantes genéticas de una población. El adjetivo genético aquí no es superfluo, ya que es sólo el material genético lo que transmiten los organismos a sus descendientes. Bajo esta perspectiva, la selección natural es tan sólo uno de los factores

de evolución, pues otros factores, tales como la deriva genética al azar, la migración entre poblaciones, o la mutación genética, pueden también producir cambios genéticos en las poblaciones. Sin embargo, la selección natural es el único proceso conocido que permite explicar las adaptaciones de los organismos, y por eso ocupa una posición central en la Biología Evolutiva.

### LOS PRINCIPIOS DE LA SELECCIÓN NATURAL

En esencia, la **selección natural** es reproducción diferencial de unas variantes genéticas respecto a otras. Podemos definirla más rigurosamente como el proceso que se da en una población de entidades biológicas cuando se cumplen las tres condiciones siguientes (Lewontin, 1970): (1) **variación fenotípica** entre los individuos de una población, es decir, los distintos individuos de una población difieren en sus caracteres observables -su fenotipo- presentando diferencias en su morfología, fisiología o conducta, (2) **eficacia biológica diferencial** asociada a la variación, o sea, ciertos fenotipos o variantes están asociados a una mayor descendencia y/o una mayor supervivencia, y (3) **la herencia de la variación**, que requiere que la variación fenotípica se deba, al menos en parte, a una variación genética subyacente que permita la transmisión de los fenotipos seleccionados a la siguiente generación. Si en una población de organismos se dan estas tres condiciones, entonces se sigue necesariamente un cambio en la composición genética de la población por selección natural. La selección es, por lo tanto, el proceso que resulta de las tres premisas citadas. Y esto es lógicamente cierto tanto en éste como en cualquier otro mundo imaginable.

Consideremos un ejemplo típico para ilustrar las tres condiciones definidas. Supongamos que una población de polillas está formada por individuos que son de color oscuro o de color claro. Como hay dos variantes para el carácter color, se cumple nuestra primera condición de variación fenotípica. Al seguir a ambos tipos de polilla a lo largo de su vida, vemos que en promedio las formas oscuras dejan más descendientes que las claras. Éste es el segundo principio, una variante (la forma oscura en nuestro ejemplo) está asociada a un mayor éxito reproductor que la otra variante. Pero esta ventaja de la forma oscura no tendría ninguna trascendencia evolutiva si la variante oscura no fuese hereditaria, o sea, si el ser oscuro o blanco dependiera enteramente de factores ambientales, pues si así fuese los descendientes de individuos oscuros no tendrían mayor probabilidad de ser oscuros que los descendientes de individuos claros. Luego es necesario añadir el principio de la herencia de la variación. Si el color oscuro está determinado por una variante génica (o alelo), mientras que el color claro lo está por otro alelo distinto del mismo gen, el que las formas oscuras dejen más descendientes significa que el alelo oscuro aumentará su representación en la población de la siguiente generación, y por tanto la selección natural aumentará la proporción de formas oscuras. Resumiendo, la selección natural es un proceso dinámico que se da en entidades con variación, multiplicación y herencia. Hay selección natural cuando unas variantes genéticas se multiplican más que otras, y el resultado de dicha selección es el aumento en la proporción de las variantes que más se multiplican. Este enunciado es tan obvio como el decir que si hay diferencias en velocidad entre distintos objetos móviles, unos llegarán más lejos que otros, y sin embargo pocos captan que aquí radica el secreto de la existencia biológica. ¿Por qué en esta población hay más polillas oscuras que claras? Porque se han multiplicado más que las claras. ¿Por qué nosotros, y no el hombre de Neandertal, ocupamos la Tierra? Porque nos



Fig. 3.- Bajo la visión darwiniana, la variación es la única realidad de las especies. No hay un color de piel en la especie humana ideal o arquetípica. Cada individuo con su variación característica es un elemento esencial de nuestra especie.

reproducimos más que ellos. ¿Por qué la mayoría de los insectos tiene dos alas funcionales para el vuelo en lugar de cuatro? Porque los insectos poseedores de dos alas se perpetuaron más que los de cuatro. **Me replico, luego existo** (en mí, o en mi descendencia), ésta es la máxima darwiniana a la que ha de referirse en última instancia toda adaptación biológica, la visión del mundo desde el prisma de la selección natural. La razón de ser en la biosfera es la reproducción diferencial, y nada más.

### LA SELECCIÓN NATURAL EXPLICA LAS ADAPTACIONES

En la sección previa nos ha quedado todavía una pregunta clave que contestar. ¿Por qué unas variantes dejan más descendientes o sobreviven más que otras? La respuesta a esta cuestión explica el porqué de las adaptaciones. Sigamos con el ejemplo de las polillas, que muchos lectores habrán reconocido que corresponde a un caso clásico de selección: el del melanismo industrial de la geometra del abedul, *Biston betularia*. En fecha tan temprana como 1848, durante la revolución industrial en Inglaterra, los naturalistas notaron que en áreas industriales contaminadas, contrariamente a lo que pasaba en zonas no industriales, las formas oscuras predominaban sobre las claras. ¿Por qué las variantes oscuras dejan más descendientes que las claras? En cuanto analizamos un poco el nicho ecológico de esta especie nos percatamos de que son muchas las interacciones de todo tipo que pueden determinar la eficacia biológica de una polilla. La capacidad de capturar alimento, la evitación de depredadores, el éxito en el apareamiento de los machos, la fecundidad de las hembras, etc., pueden ser algunos de los factores. Quizá las hembras de color oscuro sean más fecundas que las claras. Parece poco probable, sin embargo, que haya una relación entre el grado de pigmentación del cuerpo y el número de huevos que pueda dejar una hembra. Quizá los machos oscuros tengan más éxito en el apareamiento que los claros. Es posible. Un hecho significativo es que el hollín de las fábricas mata los líquenes

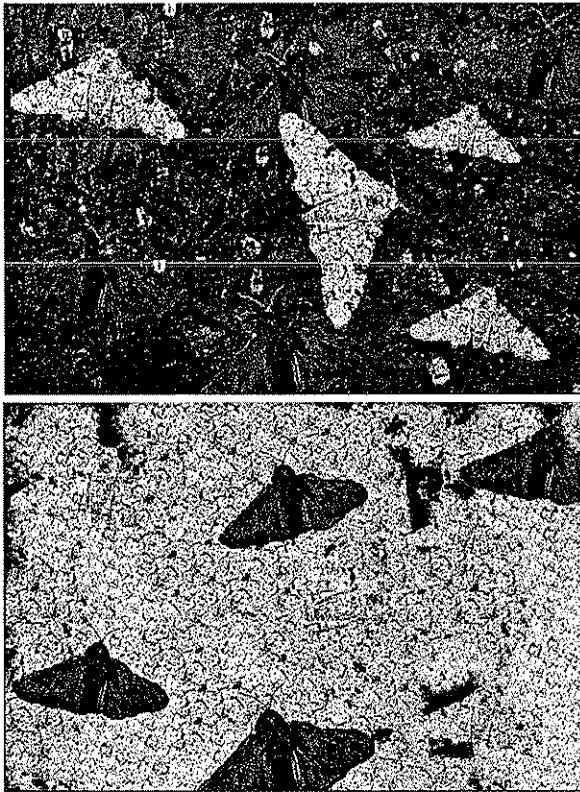


Fig. 4. - El melanismo industrial en la polilla *Biston betularia* muestra claramente el carácter contingente de las adaptaciones. El hollín procedente de las fábricas mata a los líquenes grisáceos-claros que habitan en la corteza de los robles, donde estas polillas pasan gran parte de su tiempo, y la ennegrece. (Superior) Las formas oscuras (o melánicas) son menos conspicuas a los depredadores en estas áreas y por eso son favorecidas por la selección. (Inferior) En las zonas no contaminadas las formas claras son las miméticas y, por lo tanto, las favorecidas por la selección. No existe *a priori* un fenotipo, una forma clara u oscura, óptimo. Tenemos que acudir al contexto ecológico de cada especie o población para conocer la causa de una adaptación.

grisáceos-claros que habitan sobre la corteza de los árboles, donde estas polillas pasan gran parte de su tiempo, y la ennegrece. Esta evidencia nos sugiere que quizá las formas oscuras son menos conspicuas en el medio en que se desenvuelven (la corteza de los árboles) que las claras, de modo que los depredadores (aves) capturan preferentemente a éstas últimas. Siguiendo este razonamiento, el británico H. B. D. Kettlewell (1973) llevó a cabo una serie de experimentos que demostraron que las formas oscuras se camuflan mejor de las aves depredadoras que la claras en la corteza de los árboles, siendo favorecidas por la selección. Por lo tanto, el color oscuro es una **adaptación** porque sus portadores sobreviven más —son depredados menos— que los de color claro. Las adaptaciones, esas propiedades de los organismos que tanto suelen fascinarnos, son aquellas características que aumentan su frecuencia en la población por su efecto directo sobre la supervivencia o el número de descendientes de los individuos que la poseen. Las adaptaciones son pues un producto intrínseco de la selección natural. ¿Qué determina el que una variante sea favorecida por la selección natural? El contexto ecológico de cada población. Así, mientras que las formas oscuras están favorecidas en las zonas contaminadas, las formas claras, por el contrario, son miméticas en las zonas no contaminadas, siendo aquí las seleccionadas a favor. La adaptación no es una propiedad invariable, ni absoluta, sino contingente, función de cada contexto ecológico. No existe *a priori* un fenotipo, una forma clara u oscura, mejor. Hay que

acudir siempre al contexto ecológico de cada especie para conocer la causa de una adaptación. Y éste es otro aspecto esencial del darvinismo, la contingencia de sus productos, su dependencia de los contextos ambientales por los que pasan las especies a lo largo de su historia evolutiva y que son impredecibles *a priori* (Fig. 4). Recientemente Majerus (1998) ha publicado un libro en el que se ponen en tela de juicio algunos aspectos importantes de este ejemplo paradigmático de selección adaptativa. Por ejemplo, no está nada claro que estas polillas descansen la mayor parte de su tiempo sobre el tronco de los árboles. Independientemente de lo apropiado del ejemplo, no se altera nuestra definición de adaptación y su carácter contingente.

La selección natural es también oportunista y miope, pues favorece aquella variante que es útil en cada momento, independientemente de si dicha variante resulta contraproducente para los individuos en otro momento posterior. Supongamos que las polillas claras acabaran desapareciendo en la población contaminada. Si la zona dejara de estar contaminada en el futuro, la población de mariposas oscuras que estaba adaptada a su medio pasa a convertirse en una población en peligro de extinción, y sólo la migración de formas claras o la aparición de un nuevo mutante de color claro evitaría su probable extinción.

#### LA MUTACIÓN NO PUEDE EXPLICAR LAS ADAPTACIONES

La variación es una condición previa a la selección: sin variación no puede haber ni selección ni evolución. En las poblaciones biológicas la variación se genera continuamente, de modo que la selección suele disponer de materia prima sobre la que poder actuar. Hoy sabemos que la fuente última de variación genética en las poblaciones es la mutación, siendo una mutación cualquier cambio estable en la información genética de un organismo. La mutación no puede generar nuevas adaptaciones porque no tiene dirección, es decir, los cambios que produce una mutación en el organismo no tienen ninguna relación directa con el éxito o la eficacia biológica de los organismos que la sufren. La variación por mutación es azarosa. La selección es el proceso ordenador mediante el que se escogerán, de entre todas las variantes existentes en un momento dado, aquellas que sean útiles —en términos de reproducción y supervivencia— para el organismo. Así, desde la teoría evolutiva actual o **teoría neodarvinista**, la evolución es un proceso en dos etapas: (1) aparición al azar de la variación, y (2) selección de las variantes producidas en la primera etapa. El juego entre el azar de la mutaciones y la necesidad de la selección es el motor de la evolución. La revolución de la Biología Molecular de los últimos 30 años no ha hecho más que confirmar la importancia general de ambos ingredientes.

#### LA SELECCIÓN NATURAL ES ACUMULATIVA

Mucha gente no tiene problemas en aceptar que la selección natural produzca pequeños ajustes adaptativos como el mimetismo del melanismo industrial, pero les cuesta creer que la selección natural pueda crear órganos de complejidad extrema como un ojo, formado por una serie coordinada de partes que deben funcionar conjuntamente. ¿De qué sirve medio ojo? ¿Cómo puede la selección natural coordinar estructuras tan heterogéneas en un todo coherente y funcional? Este escepticismo se suele además acompañar con argumentos probabilísticos que muestran la imposibilidad práctica de la generación de ciertos órganos o estructuras. Por ejemplo, Fred

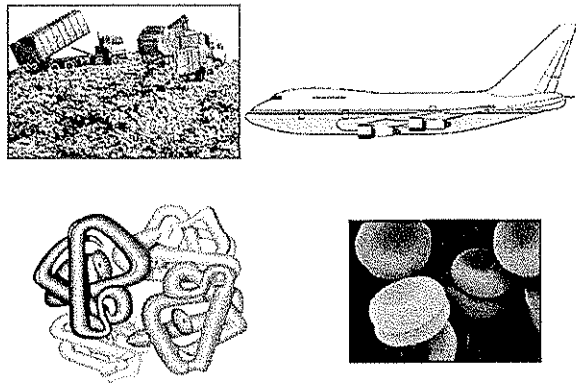


Fig. 5.- Fred Hoyle afirma que es tan improbable que la selección natural cree una molécula de hemoglobina como que un huracán que pase por una chatarrería cree un Boeing 747. En su razonamiento considera erróneamente que la selección natural produce las adaptaciones de golpe.

Hoyle, un famoso astrónomo británico, dice que es tan improbable que una proteína de hemoglobina, con sus 146 aminoácidos, sea formada de una sola vez por selección como el que un huracán que arrasara un desguace de chatarra ensamblara un avión Boeing 747 (Fig. 5). Calculemos la probabilidad de que por unión de 20 aminoácidos cogidos al azar se formara una secuencia de 146 aminoácidos idéntica a la  $\beta$ -hemoglobina humana. Este número (el número de la hemoglobina) es  $(1/20)^{146}$ , o sea, una probabilidad de 1 en  $10^{190}$ . Esta cantidad es muy superior al número de átomos que hay en el Universo y muestra que es ciertamente imposible producir de una vez y por azar una molécula de hemoglobina. El único problema con este razonamiento es que no se aplica a nuestro caso, porque la selección natural no produce las adaptaciones en un solo paso. La selección natural es un proceso acumulativo que permite incorporar pequeñas mejoras generación tras generación hasta obtener estructuras muy complejas. Considérese la siguiente frase de la obra Hamlet de Shakespeare: "Creo que es como una comadreja". La probabilidad de obtener en un solo paso esta frase tecleando al azar en una máquina de escribir es una en  $10^{40}$  intentos. Pero si se simula el proceso como lo hace la selección natural, es decir, seleccionando en cada intento la frase que más se aproxima a la frase deseada, y generando nuevos cambios al azar en la frase seleccionada, la frase buscada se obtiene en sólo 30 pasos (Dawkins, 1986).

Aplicando esta misma lógica, los biólogos suecos D. E. Nilsson & S. Pelger (1994) han simulado la evolución del ojo de los vertebrados y han estimado el tiempo necesario para su aparición. Partieron de un ojo primitivo fotorreceptor, formado por tres capas (Fig. 6): una capa inferior opaca a la luz, una capa intermedia formada por células fotosensibles, y una tercera capa protectora formada por material transparente. Con este "ojo" simularon una población original de individuos, y cada generación generaron pequeños cambios al azar que afectaban al grosor de una de la capas o al índice de refracción de una región local de la capa transparente. No podía haber más que una mutación por ojo en cada paso. La variación producida en la calidad de la imagen que se proyecta en la capa de células fotosensibles se puede determinar con una ecuación óptica que calcula un número de calidad de la imagen. Si una variante nueva producía una mejor imagen que la de la población, se seleccionaba y las siguientes mutaciones se hacían sobre la población con esta nueva variante. Los resultados de la simulación fueron espectaculares. Si se

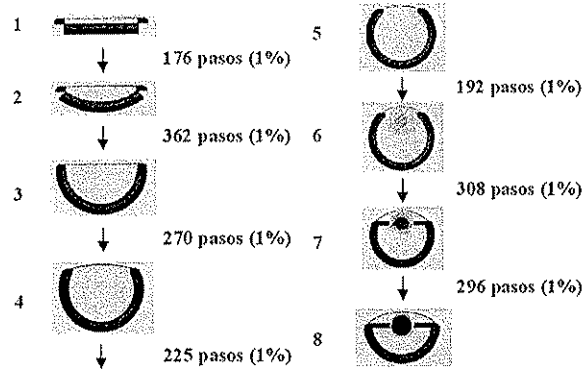


Fig. 6.- Serie evolutiva teórica de Nilsson & Pelger (1994) que produce un ojo de vertebrado. En menos de 1900 pasos con cambios del 1% en el grosor de las capas o del índice de refracción de la capa transparente es posible conseguir un ojo cameral a partir de una serie de células fotorreceptoras.

producen cambios del 1% de las unidades iniciales, en 1829 pasos se consigue, como por arte de magia, un ojo en forma de cámara con lente de refracción (Fig. 6). ¿Qué significa esto en número de generaciones? Considerando valores pesimistas de coeficientes de selección (1%) y de heredabilidad (0,5) el número de pasos se corresponde con 364.000 generaciones o años (si consideramos que el tiempo de generación de estos animales primitivos es de un año). Esto es un instante de tiempo comparado con la magnitud del tiempo geológico. La selección natural es verdaderamente la fuerza creativa de la evolución.

#### LA MEDIDA DE LA SELECCIÓN EN LA NATURALEZA

La naturaleza es el escenario donde la selección ocurre, y a pesar de la complejidad inherente a su estudio, no hay alternativa al estudio de la selección en la naturaleza si queremos saber la relevancia de la selección en el día a día de las poblaciones naturales. Idealmente, la selección en la naturaleza debería detectarse en acción, en el mismo momento en que sucede. De este modo nos aseguramos que es la selección, y no ningún otro proceso, la que tiende a alterar las proporciones de los caracteres en una población. Un organismo suele presentar un ciclo vital complejo y el número de descendientes que deja a lo largo de su vida (su eficacia biológica total) es el resultado final de su éxito en las diferentes etapas de su ciclo vital. Se pueden describir adaptaciones -estructuras y/o comportamientos- para cada momento del ciclo vital, por lo que las etapas pueden verse como unidades naturales de selección. Así, los caracteres sexuales secundarios, tales como los grandes y complejos cuernos del ciervo común, *Cervus elaphus*, se entienden como adaptaciones concretas para el apareamiento. A las etapas sobre las que se puede definir un episodio o proceso de selección se les conoce como los **componentes de selección**. Un componente de selección típico es el éxito en el apareamiento o selección sexual en organismos sexuales. Si uno o varios individuos se aparean más que el resto de la población, manteniendo igual todo lo demás (es decir, que los individuos que se aparean más no son, por ejemplo, más estériles que el resto), entonces estos individuos dejarán más descendientes y sus caracteres heredables asociados al éxito en el apareamiento se incrementarán en la población. La selección operaría, en este caso, sobre el componente 'éxito en el apareamiento'. Otros componentes típicos de selección son: la selección en viabilidad (la supervi-

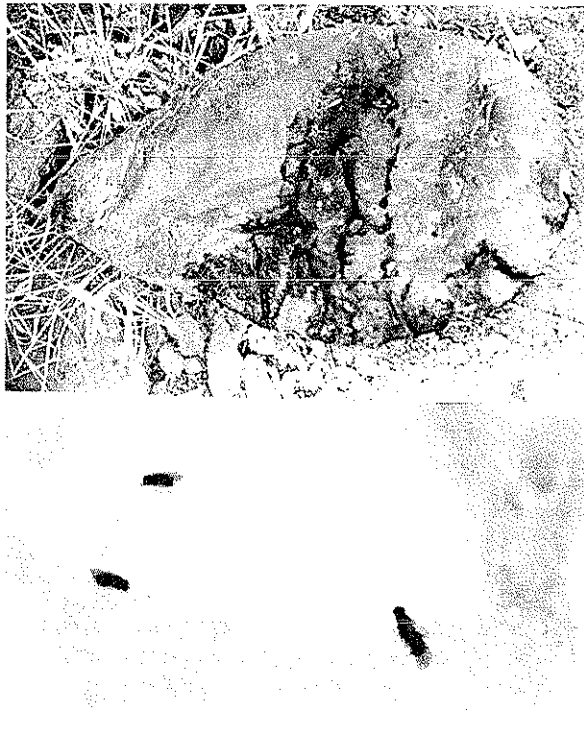


Fig. 7.- La especificidad del nicho trófico del díptero *Drosophila buzzatii* hace de esta especie un modelo apropiado para los estudios de selección en la naturaleza. Los individuos se alimentan y crían principalmente en cladodios y frutos en descomposición de las chumberas (género *Opuntia*). El conocimiento de su nicho permite la obtención, directamente de la naturaleza, de muestras de individuos en distintos momentos del ciclo vital. Por ejemplo, para el estudio del éxito en el apareamiento, se obtuvieron dos muestras de adultos de cladodios de *Opuntia* en descomposición. Una muestra, denominada población base, representa a los individuos que son potencialmente capaces de aparearse. La muestra de la población apareada representa a los individuos que efectivamente participan en el apareamiento. (Superior) Ejemplo de un cladodio de *Opuntia* en descomposición como los que se utilizaron para obtener ambas muestras. (Inferior) Detalle de una pareja *in copula* sobre el sustrato de *Opuntia* en descomposición. Obsérvese la presencia de moscas solitarias alrededor de la pareja. Los individuos solitarios y las parejas que se capturaron directamente del sustrato forman la población base y apareada, respectivamente.

encia diferencial de ciertos fenotipos heredables en los estados que van de cigoto a adulto), la selección en fertilidad (cuando unos fenotipos o genotipos producen más cigotos que otros) y la selección gamética (cuando unos gametos tienen más éxito que otros al competir en la fecundación). Aunque estudiar componentes de selección es relativamente fácil en el laboratorio, es un tema sutil y complejo en la naturaleza, pues los componentes generalmente no pueden ser observados más que momentáneamente y cierto retraso o adelanto respecto al momento en que la selección actúa conducen a una mezcla de componentes indiferenciados.

El grupo de Genética de Poblaciones de la Universidad Autónoma de Barcelona, dirigido por Antonio Fontdevila y Alfredo Ruiz, ha estudiado, entre otros, el componente 'éxito en el apareamiento' en una población natural del díptero *Drosophila buzzatii*. Esta especie se distingue porque su nicho ecológico es muy específico, pues se alimenta y cría principalmente en las palas y frutos en descomposición de chumberas del género *Opuntia* (Fig. 7a). Este conocimiento del nicho permite la obtención, directamente de la naturaleza, de muestras de individuos en distintos momentos de su ciclo vital (Fig. 7). Así, de palas en descomposición, se obtuvieron dos muestras distintas de la población, una formada por parejas

que estaban copulando y otra formada por individuos solitarios cogidos al azar al mismo tiempo en el que se tomaron las parejas (Fig. 7b). Las muestras representan a dos poblaciones, la población base, formada por los individuos que son potencialmente capaces de aparearse, y la población apareada, el subconjunto de individuos de la primera población que efectivamente toma parte en el apareamiento.

A cada individuo de las muestras de las poblaciones base y apareada de *D. buzzatii* descritas se le midió el carácter tamaño del cuerpo (midiendo la longitud del tórax) y se le determinó el cariotipo cromosómico para su polimorfismo de inversiones (una inversión es una mutación cromosómica que en las poblaciones de *Drosophila* suele encontrarse en estado polimórfico). Se observó durante cuatro años consecutivos que el carácter tamaño del cuerpo en *D. buzzatii* tenía una media mayor en la población apareada que en la base (Santos et al., 1992). O sea, cuanto mayor era un individuo, mayor era su probabilidad de pertenecer a la población apareada (Fig. 8). Por lo tanto, en los momentos que esta población fue estudiada podemos afirmar que hubo selección fenotípica asociada al tamaño corporal en el componente 'éxito en el apareamiento'.

El tamaño corporal se considera un predictor, al menos en insectos, de la eficacia biológica de los adultos. Hay abundante evidencia que muestra que el tamaño corporal está relacionado positivamente con la fecundidad, la longevidad, el éxito en el apareamiento y la resistencia al estrés ambiental. De hecho, nosotros hallamos una asociación del tamaño con el éxito en el apareamiento, la longevidad y la fecundidad (Barbadilla, 1992; Santos et al., 1992). También se observó que los individuos mayores eran portadores de la inversión cromosómica 2j (esta inversión se encuentra en una frecuencia del 40% en la población estudiada; Ruiz et al., 1991; Barbadilla et al., 1994). Puesto que hay selección fenotípica sobre el tamaño corporal, y una asociación entre inversión y tamaño, se esperaría un incremento tanto del tamaño corporal como de la inversión asociada al mismo. Sin embargo, el estudio continuado de esta especie durante varios años no parecía indicar ningún incremento neto ni del tamaño corporal ni de la frecuencia de la inversión 2j. ¿Cómo explicar esta aparente contradicción? Las explicaciones pueden ser varias, una de las cuales es que haya selección compensatoria para otros componentes no estudiados, como la velocidad de desarrollo. En Betrán et al. (1998) se puso a prueba y se confirmó esta predicción. Se encontró una relación negativa entre velocidad de desarrollo y el tamaño corporal y a su vez se observó que los individuos con la inversión 2j (de mayor tamaño) tenían una velocidad de desarrollo menor (o tiempo de desarrollo mayor) que los individuos de menor tamaño asociados a la ordenación 2st. Esto significa que los individuos mayores tienen más eficacia biológica como adultos pero tienen una tasa de crecimiento menor ya que se desarrollan más lentamente. Así, la ventaja que tienen como adulto los individuos mayores la pierden en velocidad de desarrollo. Este es un claro y bello ejemplo de selección compensatoria entre componentes en la naturaleza.

## SOCIOBIOLOGÍA HUMANA

El comportamiento animal, al igual que cualquier otro carácter fenotípico, es una consecuencia de la selección natural. La Sociobiología es una línea de investigación reciente basada en el neodarwinismo que pretende explicar la base evolutiva del comportamiento social de los animales. Propuesta inicialmente por zoólogos, la Sociobiología ha revolucionado la Biología Animal y el estudio de la conducta animal, y hoy prácticamente no existe un estudio de conducta animal donde no se



aplique el razonamiento sociobiológico. Sin embargo, este campo ha sido el foco de serias controversias por la extrapolación de algunas de sus consecuencias teóricas a la especie humana (Wilson, 1975, cap. 27). La Sociobiología Humana afirma que aunque la gente tiene libertad para escoger entre varias alternativas, hay canales psicológicos profundos moldeados por la selección natural que hacen más fácil unos desarrollos culturales que otros, de modo que aunque las culturas varíen mucho, habrá una convergencia inevitable hacia esas tendencias heredadas. Ejemplos de esas propensiones humanas son el enlace emocional entre padres e hijos, la evitación del incesto, el mayor grado de altruismo hacia los parientes cercanos, la desconfianza hacia los extraños, el tribalismo, la división del trabajo entre sexos, el dominio masculino, la religiosidad... (Wilson, 1978). Veamos como se aplica la lógica sociobiológica al caso de la evitación del incesto entre hermano-hermana en humanos. Este comportamiento se basa en un alto grado de inhibición sexual desarrollado durante la estrecha asociación doméstica en los primeros seis años de vida. Puesto que es una regla que se da en las más diversas culturas y es suficientemente fuerte como para superar las variaciones sociales y culturales, es razonable suponer que la norma tiene una base genética. El incesto da lugar a altas tasas de homocigosis genética, lo que significa más enfermedad hereditaria y muerte temprana de la descendencia. Una regla de conducta que evite el incesto conduciría a más altas tasas de supervivencia y sería favorecida por la selección natural.

El éxito de la Sociobiología es tal que casi cada día aparece un nuevo libro que pretende explicar un aspecto de la conducta humana a partir de las supuestas ventajas selectivas que tuvo esa conducta en nuestro pasado evolutivo reciente. Pero la Sociobiología aplicada a la especie humana se ha convertido en un juego de fabulación. Como Richard Lewontin (1992) ha señalado, las explicaciones sociobiológicas de la evolución de la conducta humana son como las historias de R. Kipling en su libro infantil *Just So Stories* (Fig. 9), de cómo el camello obtuvo su joroba, de cómo el elefante su trompa... La capacidad de fabulación es infinita y se pueden proponer tantas historias selectivas como queramos. La Sociobiología ha debilitado las hipótesis evolutivas humanas porque puede explicarlo casi todo. Aunque el enfoque sociobiológico puede ser fundamental para obtener una representación global de la especie humana, se requiere un mayor ejercicio de rigor a la hora de proponer hipótesis plausibles. El problema de la Sociobiología Humana es saber cual de las infinitas historias potenciales es la real.

### TEORÍA NEUTRALISTA DE LA EVOLUCIÓN MOLECULAR

No todos los cambios evolutivos son debidos a la selección. La deriva genética puede producir cambios en las frecuencias de genes en las poblaciones, así como la mutación y la migración. La importancia relativa de los diferentes factores evolutivos depende mucho del carácter que se considere. Así, mientras que la selección debe ser fundamental para crear y mantener un ojo funcional, no tiene por qué estar implicada en el mantenimiento de variantes de ADN en regiones que no contienen información genética. El japonés Motoo Kimura (1983) propuso la teoría neutralista de la evolución molecular para explicar los patrones de variación genética que hay dentro y entre especies (Fig. 10). Según esta teoría, la selección natural no es el factor más importante para explicar la evolución en el nivel del ADN, sino la tasa de mutación y la deriva genética. Las mutaciones que sufren los individuos

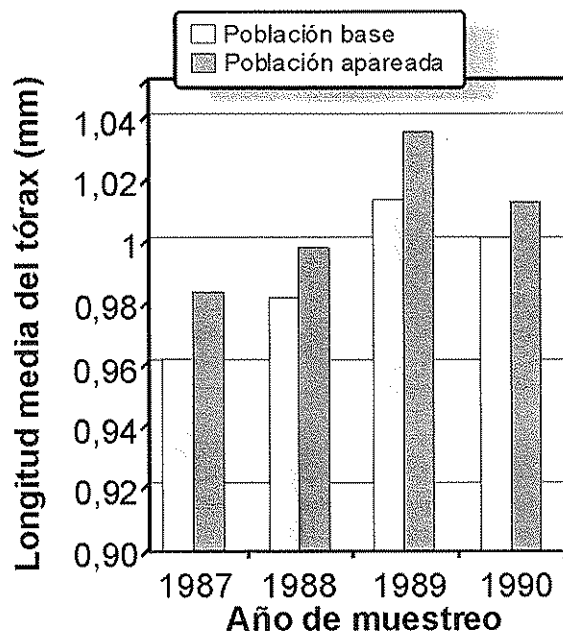


Fig. 8.- El componente 'éxito en el apareamiento' asociado al tamaño corporal se estudió durante cuatro años consecutivos en *Drosophila buzzatii*. En el gráfico se comparan los valores de la longitud del tórax de machos para ambas muestras. En todos los casos, los machos apareados fueron significativamente mayores que los machos de la población base. Ello nos indica que en el momento en que las muestras se cogieron se estaba produciendo selección fenotípica para el componente 'éxito en el apareamiento'.

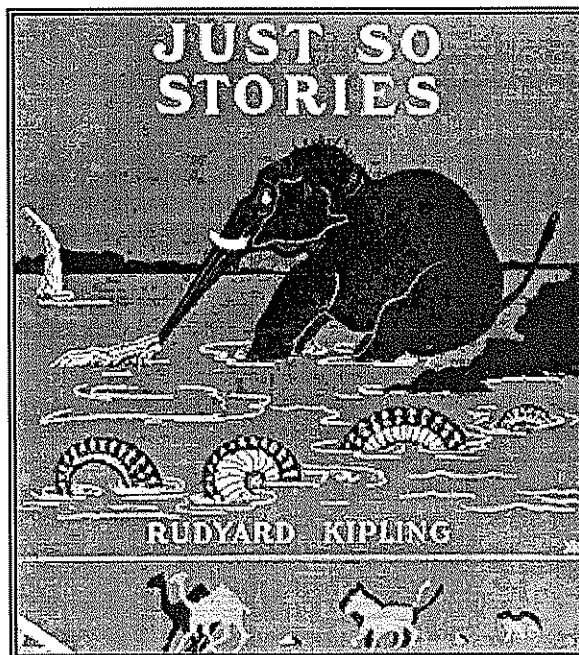


Fig. 9.- Según R. C. Lewontin (1992), las explicaciones sociobiológicas de la evolución de la conducta humana son como las historias de R. Kipling en su libro infantil *Just So Stories*, de cómo el camello obtuvo su joroba, de cómo el elefante su trompa, ...



Fig. 10.- Motoo Kimura (1924-94) propuso la teoría neutralista de la evolución molecular.

en una población suelen ser, según la hipótesis neutralista, neutras o deletéreas. Si son deletéreas, son eliminadas rápidamente de la población porque sus poseedores tienen menos descendientes y por tanto no llegan a prosperar. Si las mutaciones son neutras, es decir, si los individuos que las tienen sobreviven y se reproducen tan bien como los que no las tienen, entonces su éxito en la población depende del azar, de la deriva genética. Según Kimura, sólo un porcentaje menor de las variantes genéticas de las poblaciones tiene un valor adaptativo, y estas variantes pasan inadvertidas en un océano de variantes mayoritariamente neutras que se encuentran en un estado transitorio en el proceso de fluctuación por deriva genética. Muchos de los datos moleculares están de acuerdo

con las predicciones de la teoría neutralista. La aceptación de esta teoría implica que la evolución a nivel molecular tiene unas causas cualitativamente distintas que la evolución a nivel morfológico. Mientras que las variantes moleculares que observamos estarían principalmente determinadas por la mutación y la deriva genética, la morfología y conducta lo estarían por la selección natural.

Como conclusión podemos afirmar que la idea de la selección natural goza en la actualidad de una excelente salud. No sólo continúa siendo el paradigma de la evolución biológica, sino que además es una valiosa herramienta heurística para analizar otros campos del conocimiento. A través de los ojos de Darwin no vemos sólo un gorrión o una flor, sabemos que detrás de cada organismo hay un drama de conflicto y competencia en una lucha sin cuartel por la existencia. Muchas metáforas se han empleado para representar a la selección natural: es un relojero ciego (Dawkins, 1986), es una divinidad frenética y omnisciente “*que cada día y a cada hora escudriña por todo el mundo, las más ligeras variaciones*”, es una escaladora de montes improbables (Dawkins, 1996), una escultora que da vida a la roca informe, es un mejorador inconsciente de animales y plantas, son miles de cuñas presionando cada parte de un organismo, es una chapucera que no sabe nunca lo que va a hacer. Darwin será siempre admirado por hacer inteligible la vida, por reducir a un sólo concepto la diversidad inmensa y fantástica que vemos en la naturaleza: “*¡Hay grandeza en esta concepción de la vida!*”.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BARBADILLA, A., 1992. *Relación del polimorfismo cromosómico con caracteres morfológicos y componentes de selección en una población natural de Drosophila buzzatii*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona, 195 pp.
- BARBADILLA, A., RUIZ, A., SANTOS, M. & FONTDEVILA, A., 1994. Mating pattern and fitness component analysis associated with inversion polymorphism in a natural population of *Drosophila buzzatii*. *Evolution* 48: 767-780.
- BETRÁN, E., SANTOS, M. & RUIZ, A., 1998. Antagonistic pleiotropic effect of second-chromosome inversions on body size and early life history traits in *Drosophila buzzatii*. *Evolution*, 52: 144-154.
- DARWIN, C., 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, Londres (Reimpresión de 1985 en Penguin Classics), 477 pp.
- DAWKINS, R., 1986. *El relojero ciego*. Labor, Barcelona, 254 pp.
- DAWKINS, R., 1996. *Climbing mount improbable*. Penguin, Londres, 308 pp.
- KETTLEWELL, H. D. B., 1973. *The evolution of melanism*. Oxford University Press, Oxford, 423 pp.
- KIMURA, M., 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 367 pp.
- LEWONTIN, R. C., 1970. The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 1-18.
- LEWONTIN, R. C., 1992. *Biology as ideology*. HarperPerennial, Nueva York, 128 pp.
- MAYR, E., 1976. Typological versus population thinking. En: *Evolution and the diversity of life: selected essays*. Belknap Press, Cambridge, MA: 26-29.
- MAJERUS, M. E. N., 1998. *Melanism: Evolution in action*. Oxford University Press, Oxford, 338 pp.
- MONOD, J., 1970. *El azar y la necesidad*. Tusquets, Barcelona, 204 pp.
- NILSSON, D. E. & PELGER, S., 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 256: 53-58.
- PALEY, W., 1823. *Natural Theology*. 2ª ed., Oxford.
- RUIZ, A., SANTOS, M., BARBADILLA, A., QUESADA-DÍAZ, J. E., HASSON, E. & FONTDEVILA, A., 1991. Genetic variance for body size in a natural population of *Drosophila buzzatii*. *Genetics*, 128: 739-750.
- SANTOS, M., RUIZ, A., QUESADA-DÍAZ, J. E., BARBADILLA, A. & FONTDEVILA, A., 1992. The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XX. Positive phenotypic covariance between field adult fitness components and body size. *J. Evol. Biol.*, 5: 403-422.
- WILSON, E. O., 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Omega (Edición española, 1980), Barcelona, 701 pp.
- WILSON, E. O., 1978. *On human nature*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 260 pp.