

El Darwinismo y la Expansión de La Teoría evolutiva

Gould, S. J. 1982. Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science* 216: 380-387.
Traducido

Resumen. La esencia del darwinismo yace en la afirmación de que la selección natural es una fuerza creativa, y en la aserción reduccionista que la selección sobre los organismos individuales es el *locus* del cambio evolutivo. Críticas al adaptacionismo y al gradualismo ponen en duda las consecuencias tradicionales de los argumentos a favor de la creatividad, mientras un concepto de jerarquía, con la selección actuando sobre tales niveles superiores a “individuos” como *demos* y especies, desafía la afirmación reduccionista. Una teoría jerárquica expandida no sería darwinismo, estrictamente definido, pero capturaría, en forma abstracta, la característica fundamental de la visión de Darwin -dirección de la evolución por selección en cada nivel.

Ben Sira, autor del libro apócrifo del Eclesiástes, rindió homenaje a los héroes de Israel en un pasaje comenzado, “alabemos ahora a los hombres famosos.” Colocó a los grandes maestros por encima de todos los otros, pues su fama eclipsaría los triunfos inmediatos de reyes y conquistadores. Y argumentó que la muerte corporal de los maestros no vale nada -en efecto, debería ser celebrada- ya que las grandes ideas deben vivir para siempre: “su nombre será más glorioso que otros mil, y si él muere, eso también lo satisfecerá.” Esos sentimientos expresan la necesidad que sentimos de conmemorar la muerte de grandes pensadores; pues sus ideas todavía hoy nos dirigen. Charles Darwin murió hace cien años, un 19 de abril de 1882, pero su nombre todavía hace que los fundamentalistas se estremezcan y los científicos fijen límites de batalla entre sus similares.

¿Qué es el Darwinismo?

Darwin declaró frecuentemente que su trabajo biológico había incluido dos metas diferentes (1): establecer la evolución como un hecho, y proponer la selección natural como su mecanismo principal. “Yo tuve,” escribió, “dos objetivos distintos en vista; primero mostrar que las especies no han sido creadas separadamente, y segundo, que la selección natural ha sido el agente principal del cambio” (2).

Aunque “el darwinismo” ha sido igualado generalmente a la evolución misma en la literatura popular, el término debería ser restringido al cuerpo de pensamiento aliado a la propia teoría de los mecanismos de Darwin, su segunda meta. Esta decisión provee una definición ambigua, porque Darwin mismo fue un pluralista que le reconoció a la selección natural un puesto privilegiado, pero también adjudicó un rol importante al lamarquismo y otros factores no seleccionistas. Así, a fines del siglo XIX, G. J. Romanes y A. Weismann se batieron en un debate terminológico por los derechos del nombre “Darwinismo” -Romanes lo proclamaba por su pluralismo ecléctico, Weismann por su seleccionismo estricto (3).

Si acordamos, como nuestro siglo generalmente lo ha hecho, que el “darwinismo” debería ser restringido a la visión del mundo abarcada por la teoría de la selección natural misma, el problema de la definición no se resuelve fácilmente aún. El darwinismo debe ser más que el mero esqueleto de los mecanismos: los principios de la superfecundidad y la variación heredada, y por consiguiente la deducción de la selección natural. Debe, fundamentalmente, proclamar su amplio alcance y la frecuencia dominante; la selección natural debe representar la fuerza directriz principal de los cambios evolutivos.

Creo que el darwinismo, bajo estas pautas, puede ser definido mejor como incorporando dos postulados centrales y una variedad de enunciados periféricos y de fundamentación ligados más o menos

fuertemente a dichos postulados; el darwinismo no es una fórmula matemática o un conjunto de enunciados, organizados deductivamente.

1) *La creatividad de la selección natural*. Los darwinistas no pueden afirmar simplemente que la selección natural opera en todos los casos, incluyendo Paley y los teólogos naturales, que consideraron a la selección natural como un dispositivo para remover individuos desadaptados en ambos extremos y preservando, intacto y para siempre, el tipo creado (4). La esencia del darwinismo yace en la afirmación de que la selección natural es la fuerza directriz primaria de la evolución, en cuanto crea fenotipos más adaptados preservando diferencialmente, generación tras generación, los organismos mejor adaptados de un pool de variación aleatoria (5) que sólo suministra la materia prima, no la dirección misma. La selección natural es un creador; construye la adaptación paso a paso.

Los contemporáneos de Darwin entendieron que la selección natural se articulaba con el argumento de la creatividad. La selección natural sólo puede eliminar los inadaptados proclamaron sus oponentes; algo más debe crear los adaptados. Es así como el americano neo-lamarquiano E. D. Cope escribió un libro con el sardónico título “El origen del más adaptado” (The Origin of the Fittest) (6), y Charles Lyell le reclamó a Darwin de que pudo entender como la selección podría operar como dos miembros de la tríada hindú -Vishnu el preservador y Siva el destructor- pero no como Brahma el creador (7).

El postulado de la creatividad tiene importantes consecuencias y requisitos que también se tornaron parte del cuerpo darwiniano. Lo más importante es que son impuestas tres restricciones sobre la naturaleza de la variación genética (o al menos la porción significativa evolutivamente de la misma). (i) Ésta debe ser abundante ya que la selección no hace nada directamente y requiere un amplio acervo de materia prima. (ii) Debe ser pequeña en envergadura. Si nuevas especies surgen de forma característica todas simultáneamente, entonces la adaptación está moldeada por el proceso de variación en sí, y la selección natural sólo jugaría el rol negativo de ejecutor de los inadaptados. Teorías saltacionistas legítimas han sido siempre consideradas antidarwinianas sobre esta base. (iii) No debe ser dirigida. Si los nuevos ambientes pueden producir variación adaptativa heredable, entonces la creatividad estaría en el proceso de variación, y la selección sólo eliminaría los inadaptados. El lamarquismo es una teoría antidarwiniana porque aduce variación dirigida; los organismos perciben sus necesidades y por consiguiente adaptan su cuerpo, y pasan éstas modificaciones directamente a la descendencia.

Dos postulados adicionales, considerados generalmente parte de la visión Darwiniana del mundo están íntimamente relacionados con el postulado de la creatividad, pero no son prerequisites o consecuencias necesariamente deductivas: (i) Gradualismo. Si la creatividad reside en un proceso de evolución paso a paso de un conjunto de variantes aleatorias, entonces los cambios evolutivos deben ser mayoritariamente continuos y los descendientes deben estar ligados a los ancestros por una larga cadena de fenotipos intermedios. El gradualismo propio de Darwin precede a su creencia en la selección natural y tiene raíces profundas (8). Éste dominó su visión del mundo y proveyó un foco central para la mayoría de las teorías que propuso, incluyendo el origen de los atolos de coral por el asentamiento de islas centrales, y la formación de humus vegetal por gusanos de tierra (9, 10). (ii) El programa adaptacionista. Si la selección se vuelve creativa supervisando, generación a generación, la continua incorporación de variación favorable en formas alteradas, entonces los cambios evolutivos deben ser fundamentalmente adaptativos. En el caso de que la evolución fuera saltacional, o dirigida por sesgos generados internamente en la dirección de la variación, la adaptación no sería un atributo necesario del cambio evolutivo.

El argumento a favor de la creatividad se apoya en la frecuencia relativa, no en la exclusividad. Otros factores deben regular algunos casos de cambio evolutivo -la aleatoriedad como una fuente directa de modificación, no sólo de materia prima, por ejemplo. La estrategia darwiniana no niega otros factores, pero intenta circunscribir su dominio a pocos casos y sin importancia.

2) *La selección opera a través del éxito reproductivo diferencial de los organismos individuales* (“la lucha por la existencia” en la terminología de Darwin). La selección es una interacción entre individuos; no hay leyes de orden superior en la naturaleza, ni afirmaciones sobre “la bondad” de

especies o ecosistemas. Si las especies sobreviven mas tiempo, o si los ecosistemas parecen mostrar armonía y equilibrio, éstas características surgen como un subproducto de la selección entre individuos mediante el éxito reproductivo.

Aunque los evolucionistas, incluyendo muchos que se llaman darwinianos, han enturbiado muchas veces este punto (11), ésta es una característica central de la lógica de Darwin (12). Esto subyace todos sus coloridas imágenes visuales incluyendo la metáfora de la cuña (13, p. 67), o la verdadera lucha que subyace a una apariencia de armonía: “contemplamos el rostro de la naturaleza como si brillara de alegría” pero ... (13, p. 62). Darwin desarrolló su teoría de la selección natural transfiriendo el argumento básico de la economía de Adam Smith a la naturaleza (14): una economía ordenada se puede alcanzar mejor permitiendo a los individuos luchar por sus ganancias personales, por lo tanto permitiendo una separación natural de los más competitivos (*laissez-faire*); una ecología ordenada es un balance estabilizado por competidores exitosos persiguiendo su propia ventaja darwiniana.

Como consecuencia primaria, esta focalización sobre los organismos individuales conduce al reduccionismo, no hasta los últimos átomos y moléculas por supuesto, pero si de orden superior o macroevolutivos, a la acumulación de las luchas de los individuos. El Extrapolacionismo es la otra cara de la misma moneda -la afirmación de que la selección natural dentro de poblaciones locales es la fuente de todo cambio evolutivo importante.

El darwinismo y la teoría sintética

Aunque Darwin tuvo éxito en su primer meta, y yace en la Abadía de Westminster su éxito en establecer la evolución como un hecho, su teoría de la selección natural no triunfó como una ortodoxia hasta mucho tiempo después de su muerte. El componente mendeliano de la teoría moderna, o neo-darwiniana, se desarrolló recién en nuestro siglo. Además, e irónicamente, los primeros mendelianos enfatizaron las macromutaciones y fueron no-darwinianos con respecto al tema de la creatividad discutido anteriormente.

La resurgimiento del darwinismo comenzó en serio en los años treinta, pero no cristalizó hasta los cincuenta. Al final del centenario darwiniano, en 1959 (el centésimo aniversario de El origen de las especies y a los ciento cincuenta años del nacimiento de Darwin), celebraciones por todo el mundo elogiaron la “teoría sintética” (“síntesis moderna” o “modern synthesis”) como el darwinismo finalmente triunfante.

Julian Huxley, quien acuñó el término (16), definió la “teoría sintética” como una integración de las partes dispares de la biología en torno al corazón darwiniano (17). La síntesis ocurrió en dos niveles: (i) El programa de investigación mendeliano se fusionó con las tradiciones darwinianas de la historia natural, luego que los mendelianos reconocieron la importancia de las micromutaciones y su correspondencia con la variación darwiniana, y que la genética de poblaciones suministró una mecánica cuantitativa para el cambio evolutivo. (ii) Las disciplinas tradicionales de la historia natural, sistemática, paleontología, morfología, y botánica clásica, por ejemplo (18), fueron integradas dentro del corazón darwiniano, o al menos se presentaron consistentes con éste.

Los trabajos iniciales de la teoría, particularmente la primer edición de Dobzhansky (1937) de “Genética y el origen de las especies” (*Genetics and the Origin of Species*), no fueron firmemente darwinianos (como lo definido antes), y no hicieron valer una frecuencia dominante a la selección natural. Éstos se interesaron más en demostrar que los fenómenos a gran escala de la evolución eran consistentes con los principios de la genética, darwinianos o no; y entonces ellos, por ejemplo, concedieron mayor importancia a la deriva genética de lo que posteriores ediciones del mismo trabajo permitirían.

Durante fines de la década de los cuarenta y cincuenta, sin embargo, la teoría sintética se endureció al rededor de su corazón darwiniano. El análisis de los textos y, particularmente, de la comparación entre las primeras y últimas ediciones de los documentos encontrados, demuestra la emergencia de la selección natural y la adaptación como factores preeminentes de la evolución. Así, por

ejemplo, G. G. Simpson redefinió “cuanto de evolución” en 1953 como la tasa límite de transformación filética adaptativa, no como lo hizo en 1944, como un orden superior análogo a la deriva genética, con una fase no-adaptativa verdadera entre puntos extremos de equilibrio (19). Dobzhansky sacó capítulos y redujo el énfasis sobre modificaciones rápidas y componentes aleatorios del cambio evolutivo (20). David Lack reevaluó su trabajo sobre los pinzones de Darwin y decidió que las menores diferencias entre especies eran adaptativas después de todo (21). El prefacio de la reedición de 1960 de su monografía se caracteriza con la siguiente afirmación:

Este texto fue completado en 1944 y ... la visión sobre la formación de especies ha avanzado. En particular, cuando escribí el libro se pensaba que, en animales, casi todas las diferencias entre subespecies de la misma especie, y entre especies muy relacionadas del mismo género carecían de significación adaptativa... Dieciséis años más tarde, se piensa que todas, o casi todas, las diferencias subespecíficas o específicas son adaptativas.... Por lo tanto ahora parece probable que al menos la mayoría de las diferencias aparentemente no adaptativas en los pinzones de Darwin, si se supiera más, probarían ser adaptativas.

La definición de la teoría sintética de Mayr, que ofreció sin refutación en una conferencia de historiadores y arquitectos de la teoría, refleja su versión cristalizada:

El término “síntesis evolutiva” fue introducido por Julian Huxley... para designar la aceptación general de dos conclusiones: la evolución gradual puede ser explicada en términos de cambios genéticos pequeños (“mutaciones”) y recombinación, y el ordenamiento de esta variación genética por selección natural; y los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos y de especiación, pueden ser explicados de forma que sean consistentes con los mecanismos genéticos conocidos (23).

Esta definición resalta las dos afirmaciones centrales del darwinismo discutidas en la última sección: la primer conclusión de Mayr, con su énfasis en el gradualismo, cambios genéticos pequeños y selección natural, representa el argumento a favor de la creatividad; mientras la segunda incorpora la proclama reduccionista. Se me ha desafiado por erigir un espantapájaros citando esta definición de la teoría sintética (24), pero ésta fue expuesta por un hombre que es tanto un arquitecto como el historiador que condujo la misma, y es seguramente una declaración precisa de lo que me fue enseñado como un estudiante de postgrado a mediados de los sesenta. Además, estas palabras han sido identificadas como la “versión amplia” de la teoría (como lo opuesto a una postura más partidaria y restrictiva) por White (25), quien es un evolucionista destacado y que vivió por completo el desarrollo de la misma.

La teoría sintética ha sido, a veces, tan ampliamente construida, usualmente por sus defensores que desean verla como totalmente adecuada para enfrentar y acompañar las actuales críticas, que esta pierde todo significado por incluirlo todo. Si, como Stebbins y Ayala afirman, “las visiones de la evolución molecular de los ‘seleccionistas’ y ‘neutralistas’ son hipótesis competidoras dentro de la estructura de la teoría sintética de la evolución” (26), entonces ¿qué concepciones serias están excluidas? King y Jukes, autores de la teoría neutralista, la nombraron “evolución no darwiniana” en el título de su famoso artículo (27). Stebbins y Ayala han tratado de ganar un argumento a través de la redefinición. La esencia de la teoría sintética debe ser su corazón darwiniano. En caso de que el mayor cambio evolutivo fuese neutro, la teoría estaría severamente comprometida.

Lo que le está pasando al darwinismo

Las actuales críticas al darwinismo y a la teoría sintética están proponiendo un buen acuerdo mas que una desaparición cómoda de la teoría, pero mucho menos que una revolución. En mi visión partidaria, ninguno de los dos temas centrales del darwinismo sobrevivirán en su estricta formulación; en ese sentido, “la teoría sintética, como una proposición exclusiva, se ha desmoronado sobre ambos de sus principales postulados” (28). Sin embargo, creo que una teoría evolutiva reestructurada incorporará la esencia del argumento darwiniano en una forma más abstracta y extendida jerárquicamente. La teoría sintética es incompleta, no incorrecta.

Crítica a la creatividad: El gradualismo

No está en discusión la idea general de que la selección natural puede actuar como una fuerza creativa; el argumento básico, en principio parece válido. Las principales dudas se centran en los postulados subsidiarios -el gradualismo y el programa adaptacionista. Si la mayoría de los cambios evolutivos, particularmente las tendencias a gran escala, incluyen componentes no adaptativos mayores como los principales dirigiendo y cambiando características, y si ellos proceden en forma más episódica que gradual, entonces nosotros vivimos en un mundo diferente al que Darwin concibió.

Las críticas pensadas al gradualismo procedieron de distintos niveles y tienen diferente significación, pero ninguna es fundamentalmente opuesta a la selección natural. Por lo tanto, éstas no están dirigidas contra el corazón de la teoría darwiniana, pero sí contra un aspecto subsidiario fundamental de la propia visión del mundo de Darwin -uno que él fusionó con la selección natural, como en el siguiente pasaje famoso: “si se pudiera demostrar que existe cualquier órgano complejo, que no pudiera haber sido formado por numerosas y sutiles modificaciones, mi teoría se quebrantaría absolutamente” (29).

A los niveles de microevolución y especiación, el postulado saltacionista extremo de que las especies surgen todas al mismo tiempo, completamente formadas, por una afortunada macromutación sería antidarwiniana, pero ningún pensador serio propone tal visión, ni tampoco lo hizo Richard Goldschmidt (30), el último y mayor erudito a quien tal opinión es atribuida. Afirmaciones legítimas van desde el origen saltacional de características claves por corrimientos en el desarrollo de segmentos disociables de la ontogenia (31) al origen de aislamiento reproductivo (especiación) por la incorporación rápida y mayor de cambios genéticos que preceden a la adquisición de diferencias fenotípicas, adaptativas (32).

¿Son tales estilos de evolución antidarwinianos? ¿Qué puede uno decir excepto “sí y no.” Estas modalidades no niegan el rol creativo de la selección natural, pero tampoco incorporan la continua supervisión de cada evento, o la construcción etapa a etapa de cada característica principal, que la tradicional visión de la selección natural ha defendido. Si nuevos *Baupläne* surgen a menudo en una cascada creativa siguiendo el origen saltacional de una característica clave, entonces parte del proceso es secuencial y adaptativo, y por lo tanto darwiniano; pero el paso inicial no lo es, ya que la selección no juega un rol creativo en la construcción de la característica clave. Si el aislamiento reproductivo precede a la adaptación, entonces un aspecto principal de la especiación es darwiniano (pues las nuevas especies no prosperarán a menos que se construyan adaptaciones distintivas de un nodo secuencial), pero su iniciación, incluyendo la característica definida del aislamiento reproductivo, no lo es.

A nivel de las tendencias macroevolutivas, la teoría del equilibrio puntuado (33) propone que especies ya establecidas generalmente no cambian sustancialmente su fenotipo durante el tiempo de vida que puede abarcar muchos millones de años (estasis), y que la mayoría del cambio evolutivo está concentrado en eventos instantáneos geológicamente de especiación ramificante. Estos instantes geológicos, resolubles (34) en circunstancias estatigráficas favorables (tanto que la teoría puede ser testada por la puntuación que postula al igual que por sus evidentes períodos de estasis), representan cantidades de tiempo microevolutivo completamente consistente con la visión ortodoxa de la especiación. De hecho, Eldredge y yo propusimos originalmente el equilibrio puntuado como la consecuencia geológica esperada de la teoría de especiación peripátrida de Mayr. Las implicaciones no darwinistas del equilibrio puntuado yacen en lo que sugiere para la explicar las tendencias evolutivas (ver abajo), no en el ritmo de los eventos de evolución individuales. Aunque el equilibrio puntuado es una teoría referida a niveles superiores del cambio evolutivo y por ende debe ser agonística con respecto al rol de la selección natural en la especiación, el mundo que ésta propone es bastante diferente al tradicionalmente visto por paleontólogos (y por Darwin mismo) como la apropiada extensión geológica del darwinismo.

El "debate gradualismo-puntuacionismo", el rótulo aplicado en general a esta serie de afirmaciones dispares, puede no estar dirigido al corazón de la selección natural, pero mantiene una importante crítica a la tradición darwinista. El mundo no está habitado exclusivamente de tontos, y cuando una materia incita intenso interés y debate como ésta, algo más que semántica está usualmente

en juego. En sentido amplio, este debate es un pequeño aspecto de una discusión más amplia sobre la naturaleza del cambio: ¿Es nuestro mundo (para construir una dicotomía ridículamente sobresimplificada) principalmente uno de cambio constante (con la estructura como una mera encarnación del momento), o lo primario y restringido es la estructura, siendo el cambio un fenómeno “difícil”, realizado en general rápidamente cuando una estructura estable es tensionada más allá de su capacidad amortiguadora para resistir y absorber?. Sería difícil negar que la tradición darwinista, incluyendo la teoría sintética, favoreció la primer alternativa mientras que el pensamiento “puntuacionista” en general, incluyendo aspectos tales de morfología clásica como la teoría de D’Arcy Thompson (35), prefiere la segunda.

Crítica a la creatividad: Adaptación

Las principales críticas a la adaptación han surgido de datos moleculares, particularmente del funcionamiento aproximadamente uniforme del reloj molecular, y del argumento de que las poblaciones naturales mantienen demasiada variación genética para explicarla por selección natural, aún cuando la selección actúa para preservar la variación como en, por ejemplo, ventajas de los heterocigotas y selección dependiente de la frecuencia. A estos fenómenos, los darwinianos tienen una respuesta que es, en un sentido, completamente justificada: Cambios genéticos neutrales sin consecuencias fenotípicas son invisibles a los procesos Darwinianos de selección sobre los organismos y por ende representan un proceso legítimo separado de las materias que el darwinismo puede tratar. Aún así, ya que los problemas en la historia natural son resueltos generalmente apelando a las frecuencias relativas, el dominio del darwinismo es restringido por estos argumentos.

Pero otra crítica general al programa adaptacionista ha sido afirmada dentro del dominio darwiniano de los fenotipos (36). Este tema es viejo, y no poco familiar para los Darwinianos. Darwin mismo lo consideró seriamente, como lo hizo el enfoque temprano y pluralista de la teoría sintética. La última, la versión “dura” de la teoría lo relegó a un lugar sin importancia. El tema tiene "dos puntas", ambos argumentos afirmando que la utilidad actual de una estructura no permite asunciones sobre que fuese la selección quien la moldeara. En primer lugar, las restricciones de la forma heredada y las vías de desarrollo pueden canalizar de tal manera cualquier cambio, que aunque la selección induzca mociones bajo determinados sendas permitidos, el canal en sí representa el determinante primario de la dirección de la evolución. En segundo lugar, la utilidad actual no permite deducir una conclusión necesaria acerca del origen histórico. Estructuras ahora indispensables para la sobrevivencia pueden haber surgido por otra razón y haber sido adoptadas por la selección por desplazamiento funcional para su nuevo rol.

Ambos argumentos tienen sus versiones darwinistas. En primer lugar, si los canales están establecidos por adaptaciones pasadas, entonces la selección se mantiene preeminente ya que las estructuras principales son tanto expresiones de selección inmediata, como canalizadas por una herencia filogenética de selección previa. Darwin dedicó mucho esfuerzo a este problema. Finalmente, en un olvidado pasaje que aprecié como uno de los párrafos más cruciales en *El origen de las especies* (37), resolvió sus dudas, y usó este argumento para sostener la gran tradición británica del adaptacionismo. En segundo lugar, si las estructuras elegidas para desempeñar un nuevo papel surgieron inicialmente como adaptaciones a otra función, entonces ellas también son productos de selección, si bien en un régimen no registrado por su uso corriente. Llamamos a este fenómeno preadaptación: como la solución principal a la burla de Mivart (38) sobre “el incipiente estado de estructuras útiles”, es un tema central del darwinismo ortodoxo.

Pero ambos argumentos también tienen versiones no darwinistas, no apreciadas ampliamente pero potencialmente fundamentales. En primer lugar, muchas características de la arquitectura de los organismos y de los caminos del desarrollo no han sido nunca adaptaciones a nada, pero surgen como subproducto o consecuencias incidentales de cambios con un sesgo en la selección. Seilacher ha sugerido, por ejemplo, que el patrón de divaricado de ornamentación en moluscos puede ser no-adaptativo en su diseño esencial. En cualquier caso, éste es ciertamente un canal para alguna adaptación

subsidiaria fascinante. (39). En segundo lugar, muchas características disponibles para su apropiación por la selección no surgieron como adaptaciones a algo más (como el principio de preadaptación asume) sino que fueron no-adaptativas en su construcción original. La morfología evolutiva carece ahora de un término para estas estructuras adoptadas por la selección, y los fenómenos sin nombrar no son fáciles de conceptualizar. Vrba y yo sugerimos que estos sean llamados exaptaciones (40), y presentamos una gama de ejemplos potenciales desde la genitalia de hienas al ADN redundante.

Los evolucionistas admiten, por supuesto, que toda selección produce subproductos y consecuencias incidentales, pero tendemos a pensar estas no-adaptaciones como una clase de adornos evolutivos, un conjunto de pequeñas e incidentales modificaciones sin mayores consecuencias. Yo cuestiono esta evaluación y afirmo que el acervo de no-adaptaciones debe ser mayor en grado que las adaptaciones directas que las engendran. Este acervo debe actuar como análogo a la variación genética en un nivel superior, como una fuente fenotípica de materia prima para la posterior evolución. Las no-adaptaciones no son sólo efectos alométricos y pleiotrópicos incidentales sobre otras partes del cuerpo sino expresiones múltiples dentro de cualquier estructura adaptada. No hay duda, por ejemplo, que el cerebro humano se agrandó por un complejo conjunto de razones relacionadas con la selección. Pero, habiendo alcanzado su volumen sin precedente, este pudo, como una computadora con alguna sofisticación, funcionar en un rango inimaginado de formas no teniendo relación con las razones selectivas de su inicial agrandamiento. La mayoría de las sociedades humanas pueden apoyarse en estas consecuencias no adaptativas. ¿Cuántas instituciones humanas, por ejemplo, deben su forma al más terrible dato que la inteligencia nos permitió captar -el hecho de nuestra mortalidad personal?.

No sostengo que una nueva fuerza de cambio evolutivo haya sido descubierta. La selección puede aportar toda dirección inmediata, pero si canales altamente restringidos están construidos de no-adaptaciones, y si la versatilidad evolutiva reside principalmente en la naturaleza y el grado de los acervos no-adaptativos, los factores “internos” al diseño orgánico tienen igual importancia que la selección. Decimos que la mutación es la última fuente de variación, pero concedemos un rol fundamental a la recombinación y a la evolución de la sexualidad -en general como un prerrequisito de la multicelularidad, la explosión cámbrica y, en última instancia, de nuestro propio origen. Del mismo modo, la selección puede ser la última fuente de cambio evolutivo, pero la mayoría de los eventos reales pueden deberse más a su forma que a sus secuelas no-adaptativas.

¿La evolución es un producto de la selección entre individuos?

Aunque las disputas por una multiplicidad de unidades de evolución ha sido adelantada y ampliamente discutida (41), generalmente los evolucionistas han sostenido firmemente la abrumadora predominancia, si no exclusividad, de los organismos como los objetos sujetos a la selección -a pesar del intento de Dawkin de alcanzar una mayor reducción al nivel de los genes mismos. ¿De qué otro modo podemos explicar la vehemente reacción de muchos evolucionistas a la teoría de la selección de grupo de Wynne-Edwards para el mantenimiento de caracteres altruistas (43), o el deleite sentido por muchos cuando el mismo fenómeno fue explicado, bajo la teoría de selección de parientes, como resultado de individuos que persiguen su tradicional ventaja darwiniana?. No soy un partidario de la hipótesis particular de Wynne-Edwards, ni dudo de la validez e importancia de la selección de parientes; solamente señalo que la vehemencia y el deleite transmiten profundos mensajes sobre actitudes generales.

Sin embargo, creo que la focalización darwinista tradicional los sobre cuerpos individuales, y el consiguiente relato reduccionista de la macroevolución, tienen que ser suplantados por una aproximación jerárquica reconociendo individuos darwinianos legítimos a diferentes niveles de una estructura jerárquica, incluyendo genes, cuerpos, *demos*, especies, y clados.

El argumento puede comenzar con una afirmación que al principio parece meramente semántica, si bien contiene gran utilidad y riqueza en implicaciones, como la afirmación adelantada por Ghiselin y más tarde sostenida por Hull de que las especies deberían ser tratadas como individuos, no como clases (44). La mayor parte de las especies funcionan como entidades en la naturaleza, con coherencia y

estabilidad. Y muestran las principales características de un actor darwiniano: varían dentro de su población (un clado en este caso), exhiben diferentes tasas de nacimiento (especiación) y muerte (extinción).

Nuestro lenguaje y cultura incluyen un prejuicio al aplicar el concepto de individuos sólo a los cuerpos, pero cualquier entidad coherente que tenga un origen único, suficiente estabilidad temporal, y una capacidad de reproducción con cambio puede servir como un agente evolutivo. La jerarquía real de nuestro mundo es un hecho contingente de historia, no un recurso heurístico o una necesidad lógica. Uno puede imaginarse fácilmente un mundo carente de tal jerarquía, y conferir el status de individuos evolutivos únicamente a los cuerpos. Si los genes no se duplicaran ellos mismos y se dispersaran entre los cromosomas, podríamos perder la legitimidad de niveles independientes que la teoría del ADN egoísta establece para algunos genes (45). Si nuevas especies surgieron generalmente por la gradual transformación de una especie ancestral, y luego cambian continuamente hacia la forma del descendiente, perderían la estabilidad y coherencia requerida para definir a los individuos evolutivos. La teoría del equilibrio puntuado nos permite individualizar especies tanto en tiempo como en espacio; esta propiedad (mas que el debate acerca del ritmo evolutivo) puede emerger como su principal contribución a la teoría evolutiva.

En sí misma, la individualización no garantiza una afirmación robusta sobre el agente evolutivo: que individuos de niveles superiores actúan como una unidad de selección de por sí. Las especies podrían ser individuos, pero sus éxitos evolutivos diferenciales todavía podrían seguir surgiendo por completo de la selección natural actuando sobre sus partes, es decir, sobre los fenotipos de los organismos. Una tendencia a aumentar el tamaño cerebral, por ejemplo, puede resultar de la mayor longevidad de especies de grandes cerebros. Pero las especies de cerebro grande podrían prosperar sólo porque organismos dentro de éstas tienden a prevalecer en la competición tradicional.

Pero la individualización de unidades de nivel superior es suficiente para invalidar el reduccionismo del darwinismo tradicional -ya que los patrones y estilos de evolución dependen en forma crítica de la disposición de individuos de nivel superior, aún cuando toda la selección ocurra al nivel tradicional de los organismos. Sewall Wright, por ejemplo, ha hablado muchas veces de “selección interdémica” en su teoría del desplazamiento del equilibrio (“shifting balance”) (46), pero él usa esta frase en un sentido aparentemente descriptivo y piensa que el mecanismo de cambio reside generalmente en la selección entre organismos, como cuando, por ejemplo, migrantes de un *demo* saltan a otro. Sin embargo, el hecho de estructura de *demo* en sí -es decir, individualización de unidades de nivel superior dentro de las especies- es crucial para el funcionamiento del desplazamiento del equilibrio. Sin división entre *demos*, y bajo panmixia, la deriva genética no podría operar como la mayor fuente de variación requerida por la teoría.

No necesitamos, sin embargo, confinarnos al simple hecho de la individualización como un argumento contra el reduccionismo darwiniano. Pues, en general, puede sostenerse firmemente que individuos de niveles superiores actúan como unidades de selección por sí mismas. Muchas tendencias evolutivas, por ejemplo, son conducidas por frecuencias diferenciales de especiación (lo análogo al nacimiento) mas que por extinción diferencial (el estilo más usual de selección por muerte). Las características que potencian la frecuencia de especiación son propiedades de las poblaciones, no de los organismos individuales, por ejemplo, dependencia de la dispersión (y las posibilidades resultantes para el aislamiento y especiación) sobre el tamaño corporal y la densidad de las poblaciones.

Desafortunadamente, la terminología en este área está plagada de una confusión central (algunas, lamento decirlo, cometidas por mis propios escritos previos). Términos como “selección interdémica” o “selección de especies” (47) han sido usados en un sentido puramente descriptivo, cuando la selección entre individuos de un nivel superior puede surgir solamente de la selección natural operando sobre los organismos. Tales casos son explicados por la selección darwiniana, aunque son irreducibles a los organismos solos. El mismo término ha sido restringido a casos de individuos de nivel superior actuando como unidades de selección. Dichas situaciones son no-darwinianas, e irreducibles en función de este fuerte criterio. Ya que las cuestiones que involucran el *locus* de la selección son tan cruciales en la teoría

evolutiva, sugiero que esos términos sean usados sólo en el sentido restringido. La selección de especies, por ejemplo, debería connotar una irreductibilidad a los organismos individuales (porque las poblaciones están actuando como unidades de selección); no debería ofrecer una alternativa meramente descriptiva para el efecto de la selección tradicional sobre los organismos.

La lógica de la selección de especies es sólida, y pocos evolucionistas dudarían en que ésta puede ocurrir en principio. El problema, de nuevo y como siempre en la historia natural, es el de las frecuencias relativas; ¿con qué frecuencia la selección de especies ocurre, cuán importante es en el elenco de los eventos evolutivos?. Fisher mismo desestimó la selección de especies porque, en relación a los organismos, las especies son demasiado pocas en número (dentro de un clado) y demasiado longevas en duración (48):

La relativa poca importancia de ésta como un factor evolutivo parecería deberse decisivamente al pequeño número de especies relacionadas que de hecho entran en competencia, comparadas con el número de individuos en la misma especie; y a causa de la duración mucho mayor de las especies comparada con la de los individuos.

Pero el argumento de Fisher se apoya en dos asunciones ocultas y cuestionables. (i) La selección masiva puede ser casi siempre efectiva en transformar sustancialmente el fenotipo de poblaciones enteras. El mero número de organismos que participan en este eficiente proceso empantanaría entonces cualquier efecto de selección entre especies. Pero si la estasis es prevalente dentro de especies ya establecidas, como la teoría de equilibrio puntuado mantiene y como la experiencia paleontológica afirma (al menos abrumadoramente para invertebrados marinos), entonces la pura existencia de billones de individuos y millones de generaciones no garantiza un rol sustancial a la selección direccional sobre los organismos. (ii) La selección de especies depende de la competición directa entre especies. Fisher argumenta la muerte diferencial (extinción) como el mecanismo de selección de especies. Sospecho sin embargo que la frecuencia diferencial de especiación (selección por nacimiento) es un modo mucho más común y efectivo de selección de especies. Esta puede ocurrir sin competición directa entre especies, y puede desplazar rápidamente el fenotipo promedio dentro de un clado en regímenes de extinción al azar.

J. Maynard Smith (49) ha planteado otra objeción sobre la selección de especies: simplemente, que la mayoría de las características de los organismos representan “cosas que hacen las criaturas individuales.” ¿Cómo, se pregunta, podría uno atribuir el paladar secundario de los mamíferos a la selección de especies?. Pero el origen de una característica es una cosa (no discutiría la selección tradicional entre organismos como el mecanismo probable para la evolución del paladar secundario), y la propagación de las características a través de clados más grandes es otra. La macroevolución trata fundamentalmente de la combinación de características y su dispersión diferencial. Estos fenómenos están cómodamente dentro del dominio de la selección de especies efectiva. Muchos caracteres deben resultar prominentes principalmente a través de sus vínculos filéticos fortuitos con altas tasas de especiación. Los mamíferos representan un linaje de terápsidos que pueden haber sobrevivido (mientras otros murieron) como resultado de pequeños tamaños corporales y hábitos nocturnos. ¿Fue el paladar secundario una clave para su éxito, o fue éste a costas de su alta tasa de especiación notada generalmente (por otras razones) en formas de cuerpo pequeño?. ¿Sobrevivieron los mamíferos a la extinción cretácica, heredando por lo tanto el mundo de los dinosaurios, como resultado de su paladar secundario, o su pequeño tamaño de nuevo los preservó durante un evento que destruyó diferencialmente las criaturas grandes.

Patrones de evolución por interacción entre niveles

El modelo jerárquico, con su propuesta de que la selección trabaja simultánea y diferencialmente sobre los individuos a una variedad de niveles, sugiere una interpretación corregida para muchos fenómenos que han desconcertado gente que implícitamente asumió causalidad por selección sobre los organismos. En particular, sugiere que las interacciones recíprocas (feedback) negativas entre niveles podrían ser un principio importante en el mantenimiento de la estabilidad o de tasas sostenidas de cambio dentro de límites razonables.

La hipótesis del “ADN egoísta”, por ejemplo, propone que mucho ADN medianamente repetitivo existe dentro del genoma no porque provea de beneficios darwinianos a los fenotipos, sino porque los genes pueden (en ciertas circunstancias) actuar como unidades de selección. Los genes que pueden duplicarse ellos mismos y moverse entre los cromosomas acumularán entonces copias de ellos mismos por sus propias razones darwinianas. ¿Pero por qué el proceso siempre se detiene? Los autores de la hipótesis (45) sugieren que los fenotipos eventualmente notarán las copias redundantes cuando el costo energético de producirlos sea suficientemente alto que implique una selección negativa a nivel de los organismos. La estabilidad podría representar un balance entre la selección positiva a nivel génico y la selección negativa inducida finalmente a nivel organizmático.

Todos los libros de texto de evolución otorgan uno o dos párrafos al fenómeno llamado “sobreespeciación”, usualmente despreciado como un fenómeno peculiar y periférico. Esto da cuenta de la ironía de que muchas criaturas, al desarrollar características sumamente complejas y restrictivas ecológicamente en virtud de su ventaja darwiniana inmediata, garantizan virtualmente la corta duración de sus especies restringiendo su capacidad para una adaptación subsecuente. ¿Sobrevivirá un pavo real o un alce irlandés cuando el ambiente se altere radicalmente?. Sin embargo, las colas “de fantasía” (fancy tails) y las enormes astas conduzcan a mayor número de copulaciones en el corto período de sus vidas. Creo que la sobreespeciación es un fenómeno evolutivo central que no tuvo éxito en ganar la atención que merece porque hemos carecido del vocabulario para expresar lo que realmente está sucediendo: la retrointeracción negativa entre desventajas a nivel de especies y ventajas a nivel individual. ¿De qué otro modo la especialización morfológica puede ser mantenida dentro de ciertos límites dejando un lugar para las monótonas y persistentes criaturas del mundo?. El fenómeno general debe también regular mucho de la sociedad humana, con muchas instituciones de nivel superior comprometidas o destruidas por las demandas legítimas de los individuos (los altos salarios de las estrellas de basketball, tal vez).

Algunas características pueden ser potenciadas por retrointeracción positiva entre niveles. La stenotopía en invertebrados marinos, por ejemplo, parece ofrecer ventajas tanto a nivel individual (cuando el ambiente es estable) como a nivel de las especies (aumentando las tasas de especiación anidando larvas y potenciando así las posibilidades de aislamiento relativo a las especies euríticas con larvas planctónicas). ¿Porqué entonces especies euríticas habitan todavía nuestros océanos? La supresión ocurre probablemente al niveles todavía superiores a clados, por la eliminación diferencial de ramas stenotópicas en los mayores trastornos ambientales que acompañan frecuentes extinciones masivas en el registro geológico.

Si un efecto no-negativo de un nivel superior suprime un fenómeno ventajoso a un nivel inferior, entonces éste podría arrastrarse toda la vida. El sexo en organismos eucariotas puede deber su preeminencia a una interacción positiva no supresora entre niveles. Las ventajas del sexo han inspirado al mayor debate entre los evolucionistas durante la década pasada. La mayoría de los autores anhelaron explicaciones tradicionales en términos del beneficio a los organismos (50), por ejemplo, mejor chance de sobrevivencia de alguna progenie si no son todas copias xerografiadas de un padre asexual, sino los productos variables genéticamente de dos individuos. Algunos, sin embargo, proponen una dispersión por selección de especies, por ejemplo, por una tasa de especiación mucho mayor en criaturas sexuales (51).

El debate se ha caracterizado por el rechazo mutuo, cada parte proclamando sus propias respuestas como correctas. Quizás las dos estén correctas, y el sexo predomina porque los dos niveles interactúan positivamente y no están suprimidos por ningún nivel superior. Ninguna afirmación es usualmente más tonta y poco aclaradora que la afirmación del mediador, “ambas son correctas”. En este caso, sin embargo, debemos adoptar una visión diferente de la organización biológica en sí para comprender la sabiduría del mediador -y la vieja solución, por una vez, se torne interesante en sus más amplias implicaciones. Vivimos en un mundo con tradiciones reduccionistas, y no reaccionamos bien a nociones de jerarquía. Las teorías jerárquicas nos permiten retener el valor de las ideas tradicionales, a la vez de hacerle aportes sustanciales. Actúan por aceptación, no por sustitución. Si abandonáramos la mentalidad de “tanto ésta o la otra” que ha caracterizado las discusiones acerca de las unidades de

selección, no sólo reduciríamos un debate infructífero y a veces amargo, sino también ganaríamos un mayor entendimiento de la complejidad de la naturaleza a través del concepto de jerarquía.

¿Un darwinismo superior?

¿Cómo sería llamada una teoría de la evolución totalmente elaborada basada en la jerarquía? No sería ni darwinismo, como es entendido usualmente, ni una extensión levemente continua del darwinismo, porque viola directamente la tradición reduccionista fundamental incorporada en la primacía que dio Darwin a los organismos como unidades de selección.

Más aún, el modelo jerárquico propone que la selección opera sobre individuos apropiados a cada nivel. El término “selección natural” debería ser extendido a todos los niveles por encima y debajo de los organismos; ciertamente no hay nada no natural acerca de la selección de especies. Algunos autores han extendido el término (48), mientras que otros, Slatkin por ejemplo (52), restringe la selección natural a su usual focalización sobre los organismos: “la selección de especies es análoga a la selección natural actuando sobre poblaciones asexuales” (52).

Dejando de lado del problema terminológico, la teoría basada en una concepción jerárquica no sería darwinista como es concebida tradicionalmente; sería una teoría diferente y enriquecida. Pero ésta incorporaría, en forma abstracta, la esencia del argumento de Darwin extendido para que trabaje en cada nivel. Cada nivel genera variación entre sus individuos; la evolución ocurre a cada nivel por selección de individuos, con éxito diferencial de algunos y de sus progenie. La teoría jerárquica representaría entonces una clase de “darwinismo superior”, con la esencia del reduccionismo a organismos perdida, pero extendiendo el dominio del estilo abstracto del argumento “seleccionista”.

Además, la selección actuará en forma diferente sobre objetos de niveles diversos. Fenómenos en un nivel tienen su análogo en otros, pero no un funcionamiento idéntico. Por ejemplo, usualmente negamos la efectividad de la presión de mutación a nivel de los organismos. Las poblaciones contienen tantos individuos que pequeños sesgos en la tasa de mutación raramente pueden estabilizar una característica si ésta está completamente bajo selección. Pero el análogo a la presión de mutación al nivel de especies, especiación direccional (sesgo direccional hacia ciertos fenotipos en las especies derivadas), puede ser un poderoso agente de tendencias evolutivas (como una alternativa macroevolutiva a la selección de especies). La especiación direccional puede ser efectiva (donde la presión de mutación no lo es) por dos razones: primero, porque su efecto no es neutralizado tan fácilmente (dado el número restringido de especies dentro de un clado) por extinción diferencial; segundo, porque fenómenos tales como la canalización ontogenética en el aumento filético del tamaño sugieren que sesgos en la producción de especies pueden ser más prevalentes que sesgos en la génesis de mutaciones.

Cada nivel debe ser abordado por su cuenta, y apreciado por el énfasis especial que éste adjudica a los fenómenos comunes, pero el estilo seleccionista del argumento regula todos los niveles y la visión darwinista es extendida y generalizada, no derrotada, aunque el darwinismo estrictamente concebido, puede ser suprimido. Esta expansión puede imponer una sabiduría literal sobre la última frase de El origen de las especies, “Hay grandeza en esta visión de la vida”.

Darwin, en el centenario de su muerte, está más vivo que nunca. Continuemos alabando a los hombres famosos.