

ENSAYO*

EVOLUCION Y DARWINISMO

Por Francisco J. Ayala

La publicación en 1859 de *El origen de las especies* de Darwin introdujo una nueva era en el desarrollo de la ciencia. Los descubrimientos de Copérnico, Kepler, Galileo y Newton habían llevado gradualmente a una concepción del universo como un sistema de materia en movimiento gobernado por leyes naturales. Los descubrimientos de que la tierra es un planeta pequeño girando alrededor de una estrella típica, de que el universo es inmenso en el espacio y en el tiempo, y otros avances en la astronomía y en la física, ampliaron considerablemente el conocimiento humano. Pero la contribución fundamental de la revolución conceptual que tuvo lugar durante los siglos diecisiete y dieciocho fue el descubrimiento de que el universo obedece a leyes inmanentes que explican los fenómenos naturales; éstos pueden por tanto predecirse siempre que se conozcan adecuadamente las causas.



FRANCISCO J. AYALA ha publicado numerosos trabajos sobre la evolución biológica y sus implicaciones filosóficas y humanísticas. Es Profesor de Genética de la Universidad de California, Davis, donde su ocupación principal es el estudio experimental de la evolución.

* BAJO la rúbrica de «Ensayos» el Boletín Informativo de la Fundación Juan March publica cada mes una colaboración original y exclusiva de un especialista sobre un aspecto del tema general que se aborda a lo largo del año. Anteriormente fueron objeto de estos ensayos temas relativos a la Ciencia, el Lenguaje, el Arte, la Historia y la Prensa. El tema elegido para 1977 ha sido la Biología.

En Boletines anteriores se han publicado: *Control electrónico del cerebro*, por José M. Rodríguez Delgado, Director del Departamento de Fisiología de la Universidad Autónoma de Madrid; *Bioquímica de la nutrición*, por Francisco Grande Covián, Director del Instituto de Investigación de Bioquímica y Nutrición «Don Juan Carlos I-Fundación Cuenca Villoro»; *Las fronteras de la Ecología*, por Ramón Margalef, Profesor de Ecología de la Universidad de Barcelona; *Alteraciones del desarrollo cerebral*, por Federico Mayor Zaragoza, Catedrático de Bioquímica y Biología Molecular de la Universidad Autónoma de Madrid; *La bioconversión de la energía solar y la crisis energética y alimentaria*, por Manuel Losada, Catedrático de Bioquímica de la Universidad de Sevilla y *Aspectos biológicos del abuso de drogas*, por Josep Laporte, Catedrático de Terapéutica y Farmacología Clínica de la Universidad Autónoma de Barcelona.

Darwin aportó abundante evidencia demostrando la realidad de la evolución de los organismos. Pero más importante aún es el hecho de que ofreciera una explicación causal del origen evolutivo de los seres vivos: la teoría de la selección natural. La obra de Darwin amplió las conclusiones de la astronomía, la física y la geología a los seres vivos al extender a éstos el concepto de naturaleza como un sistema dinámico de materia regido por leyes naturales. La diversidad y las adaptaciones de los organismos, el origen de formas nuevas y más complejas, el origen mismo del hombre, podrían de ahí en adelante explicarse por medio de procesos naturales que obedecen a leyes immanentes.

Antes de Darwin, las adaptaciones y la diversidad de los seres vivos eran aceptadas como hechos sin explicación o, particularmente en el mundo occidental, eran atribuidas a la sabiduría omnisciente del Creador. Dios creó las aves, los peces, las plantas y, sobre todo, Dios creó al hombre a su imagen y semejanza. Dios dio ojos al hombre para que pudiera ver y agallas a los peces para que pudieran respirar en el agua. De hecho, los teólogos arguían que el diseño funcional de los organismos manifiesta la existencia de un Creador sabio. Por ejemplo, Santo Tomás de Aquino utiliza tal argumento en su «quinta vía» para demostrar la existencia de Dios. En el mundo anglosajón, el teólogo inglés William Paley arguye en su *Natural Theology*, publicada en 1802, que es absurdo suponer que la organización compleja y precisa del ojo humano hubiera llegado a existir como resultado del azar.

Darwin acepta el hecho de que los organismos están adaptados a sus ambientes y que sus órganos y miembros están diseñados para realizar ciertas funciones. Las aves están adaptadas para volar, la mano del hombre está diseñada para coger, los riñones están organizados de manera apropiada para regular la composición de la sangre. Darwin acepta la realidad de las adaptaciones o diseño funcional de los organismos, pero pasa a dar una explicación natural de los mismos por medio de la selección natural. Con ello Darwin reduce los aspectos finalísticos de la naturaleza al dominio de la ciencia, reemplazando un finalismo teológico por una teleología científica. En tal momento, la biología alcanza su madurez como disciplina científica.

Darwin resume el argumento central de la teoría de la evolución por medio de la selección natural de la manera siguiente:

«Dado que se producen más individuos que los que pueden sobrevivir, tiene que haber en cada caso una lucha por la existencia, ya sea de un individuo con otro de su misma especie o con individuos de especies distintas, ya sea con las condiciones físicas de la vida... Viendo que indudablemente se han presentado variaciones útiles al hombre, ¿Puede acaso dudarse de que, del mismo modo, lleguen a aparecer en otros organismos, en la grande y compleja batalla de la vida, variaciones útiles en el transcurso de muchas generaciones sucesivas? Si esto ocurre, ¿podemos dudar —recordando que nacen muchos más individuos de los que acaso pueden sobrevivir— que los individuos que tienen ventaja, por ligera que sea, sobre otros tendrán más probabilidades de sobrevivir y reproducir su especie? Y al contrario, podemos estar seguros de que toda variación perjudicial, por poco que lo sea, tiene que ser rigurosamente eliminada. A esta conservación de las diferencias y variaciones favorables a los individuos y la destrucción de las que son perjudiciales la he llamado yo *selección natural*.»

La explicación darwiniana de la evolución de los seres vivientes por medio de la selección natural es, como tantas otras proezas de la mente humana, extremadamente simple al mismo tiempo que poderosa. El punto de partida es la existencia de variaciones hereditarias, un hecho de observación que Darwin considera incontrovertible, aun cuando ignoraba los mecanismos de mutación y recombinación que dan origen a la variación hereditaria. Otro hecho de observación es que sólo una fracción de los organismos sobreviven hasta su madurez y se reproducen; la mayoría mueren antes de dejar descendencia. Basándose en parte en la experiencia adquirida por los ganaderos y agricultores que practican la selección artificial, Darwin arguye que unas variantes hereditarias deben ser más ventajosas que otras con respecto a la probabilidad de supervivencia y reproducción de sus poseedores. Es decir, organismos que poseen variantes favorables tendrán por ello una probabilidad mayor de sobrevivir y reproducirse que organismos carentes de ellas. Así pues, el proceso de la reproducción, a través de las generaciones, llevará al aumento gradual de las variantes hereditarias beneficiosas y a la eliminación de las variantes desventajosas.

La teoría moderna de la evolución y las alternativas al darwinismo

La publicación de *El origen de las especies* provocó una

reacción considerable en la sociedad del siglo diecinueve, particularmente en Inglaterra. Personajes notables de toda clase —científicos, filósofos, teólogos, políticos e incluso damas de salones de sociedad— leían y discutían el libro, y defendían o ridiculizaban la teoría de la evolución. Al mismo tiempo, es decir durante la década de mil ochocientos sesenta, un monje agustino, Gregor Mendel, llevaba a cabo experimentos con guisantes en el jardín de su monasterio de Brno en Checoslovaquia (Austria en aquella época). Los experimentos de Mendel y su análisis constituyen, aun con arreglo a los cánones científicos de hoy día, un ejemplo magistral del método hipotético-deductivo de las ciencias empíricas. Mendel publicó sus resultados en 1866 en un artículo donde formula los principios fundamentales de la herencia biológica. Este trabajo, publicado en una revista poco conocida, permaneció virtualmente ignorado hasta 1900, cuando los mismos principios fueron descubiertos independiente y casi simultáneamente por Hugo de Vries en Holanda y Carl Correns en Alemania. (Frecuentemente se menciona al austriaco E. Tschermak como uno de los redescubridores de las leyes de la herencia; pero, aunque Tschermak obtuvo resultados semejantes a los de Mendel, su artículo de 1900 no aporta una explicación apropiada de los mismos).

La teoría moderna (llamada a veces «teoría sintética») de la evolución es una síntesis de conocimientos genéticos y del principio darwiniano de la selección natural. La mutación y la recombinación genéticas constituyen las fuentes de la variabilidad hereditaria; la selección natural es el proceso directivo y organizador que da origen a seres complejos y altamente organizados, adaptados a vivir y reproducirse en los ambientes en que existen. La evolución biológica ocurre simplemente como consecuencia del aumento de unas variantes hereditarias y de la disminución de otras, dependiendo de que sean ventajosas o no como adaptaciones a los organismos que las poseen.

La teoría sintética de la evolución fue formulada en sus postulados fundamentales en la década de mil novecientos treinta. Tales postulados se apoyan en una abrumadora evidencia, además de ser consistentes con los conocimientos de todas las disciplinas biológicas, y por ello son aceptados por la inmensa mayoría de los biólogos.

Existen, sin embargo, otras explicaciones de la evolución biológica; algunas, como la teoría de Lamarck, propuestas antes de Darwin; las otras, avanzadas después de la publicación de *El origen de las especies*. Algunos auto-

res han propuesto que la evolución biológica está guiada por un principio espiritual o inmaterial presente en los organismos y que es llamado forma substancial, entelequia, alma, fuerza vital, *élan* vital y nombres por el estilo. Tales explicaciones vitalistas por el hecho de recurrir a un principio inmaterial no pueden ser sometidas a pruebas experimentales y por ello no pertenecen al dominio de las ciencias empíricas. La única predicción empírica susceptible de comprobación experimental sugerida por algunas de las explicaciones vitalistas es que la evolución debe proceder de manera continua y regular en direcciones constantes; una predicción que es totalmente refutada por las observaciones empíricas de los procesos evolutivos.

Otras teorías no darwinianas postulan procesos materiales o mecanísticos para explicar la evolución biológica. Por ejemplo, las teorías llamadas neo-lamarckianas mantienen que los caracteres hereditarios adaptativos son directamente inducidos por el ambiente o resultan del uso y desuso. Los avances de la genética han demostrado de manera incontrovertible que la herencia de los caracteres «adquiridos» es imposible.

Otra teoría de la evolución basada en procesos materiales es el «mutacionismo» que estuvo en boga particularmente a principios del siglo veinte. Según el mutacionismo, las mutaciones constituyen no sólo la materia prima de la evolución sino que son de hecho responsables de ésta. El mutacionismo acepta la existencia de la selección natural pero como un proceso puramente negativo: si el organismo mutante está mal adaptado, muere. Para los mutacionistas, la evolución es primariamente un proceso de azar que depende de la ocurrencia fortuita de mutaciones adaptativas. Hechos innumerables, particularmente los concernientes a los fenómenos adaptativos, contradicen directamente al mutacionismo. La probabilidad de que sistemas complejos altamente organizados como son los seres vivientes puedan resultar de un proceso puramente aleatorio es virtualmente nula. Es el caso que ciertos críticos modernos han atacado la teoría sintética de la evolución arguyendo que los organismos no pueden ser el resultado de procesos puramente de azar. Tales críticos llevan razón en su premisa, pero yerran en la conclusión; sus críticas son válidas contra el mutacionismo, pero no contra la teoría sintética de la evolución, que reconoce la existencia de un proceso direccional no aleatorio que es la selección natural.

La selección natural como proceso creativo

Los científicos modernos aceptan sin ambages el «hecho» de la evolución biológica, es decir, la realidad de que los organismos vivientes descienden unos de otros de manera que existe una modificación gradual que en muchos casos ha llevado de organismos más simples a otros más complejos, o en cualquier caso diferentes. Ciertos críticos han sugerido, no obstante, que la teoría sintética no aporta una explicación satisfactoria de la evolución biológica. En particular, tales críticos apuntan dos dificultades: el carácter «creativo» de la evolución y el hecho de la adaptación de los organismos a su ambiente.

Los críticos en cuestión arguyen que un proceso puramente material y sin dirección extrínseca, como es la selección natural, no puede explicar ni la aparición gradual de organismos cada vez más complejos, ni su organización funcional, es decir el hecho de que los organismos se componen de tejidos, órganos y miembros que están evidentemente diseñados para cumplir ciertas funciones específicas. Estos hechos parecen implicar, según los críticos, que debe existir algún agente extrínseco al proceso de la evolución que lo dirija en direcciones determinadas con arreglo a planes preconcebidos que explican su diseño funcional. El argumento de estos críticos puede ser resumido usando una analogía. Pensemos en un reloj; se trata de un instrumento complejo diseñado para indicar la hora. El hecho de que un reloj tenga una función precisa, para la cual está evidentemente diseñado, nos hace inmediatamente concluir que tal instrumento ha sido planeado de manera consciente por una persona, a saber un relojero. El diseño funcional de los organismos implica de igual manera que han debido ser preconcebidos por un agente extrínseco a ellos que los ha planeado cuidadosamente para que realicen ciertas funciones determinadas. Como he indicado anteriormente, este tipo de argumento es el usado por Santo Tomás de Aquino y otros teólogos para demostrar la existencia de un Creador omnisciente.

Los críticos de la teoría sintética de la evolución, a que me he referido en el párrafo anterior, carecen de una comprensión adecuada de la teoría, en particular del modo en que opera la selección natural. Aunque no es posible presentar adecuadamente la teoría moderna de la evolución en un breve artículo, trataré al menos de indicar sucintamente cómo la selección natural es en cierto sentido un proceso creativo que es suficiente para explicar las adapta-

ciones características de los seres vivos. (Una presentación extensa de la teoría moderna de la evolución puede encontrarse en un libro recientemente publicado: T. Dobzhansky, F. J. Ayala, G. L. Stebbins y J. W. Valentine, *Evolution*, Freeman & Company, San Francisco, 1977).

Darwin concebía la selección natural como debida principalmente a diferencias en la probabilidad de supervivencia. La selección natural se entiende hoy día de manera más precisa en términos genéticos y estadísticos como reproducción diferencial. La reproducción diferencial se puede deber a supervivencia diferencial, a diferencias en la probabilidad de apareamiento, o a diferencias en fecundidad. La selección natural implica que ciertos genes se transmiten de generación en generación más frecuentemente que sus genes alternativos. De esta manera, ciertos genes llegan a ser más comunes a través de las generaciones, mientras que otros genes disminuyen gradualmente en frecuencia y eventualmente desaparecen. El proceso de la selección natural puede por ello ser considerado como una desviación estadística en la tasa relativa de reproducción de entidades genéticas alternativas.

Las entidades sujetas al proceso de selección natural son los genes. Sin embargo, los genes no existen aislados sino en organismos. Los genes aumentan o disminuyen en frecuencia en función de sus efectos en los organismos que los poseen. Sin embargo, los organismos individuales no persisten de una generación a otra como tales, mientras que los genes sí que persisten.

La selección natural es un proceso determinado por el ambiente. La ventaja, o desventaja, selectiva de una entidad genética determinada debe ser siempre entendida en relación a un ambiente determinado. Un gene favorecido por la selección en un ambiente dado puede ser desventajoso en un ambiente diferente. Un ejemplo trivial es que las alas —y por ello los genes responsables del desarrollo de las alas— pueden ser beneficiosas a las aves pero no a los peces abisales.

Hablar del «ambiente» de los organismos es, sin embargo, una simplificación. Los ambientes naturales son extremadamente complejos y heterogéneos tanto en la dimensión espacial como en la temporal. El ambiente de una población de organismos incluye todos los elementos físicos y bióticos que afectan de una manera u otra a los individuos de esa población en toda su distribución geo-

gráfica. Diferencias climáticas, en recursos alimenticios, en competidores, etc., existen a lo largo de la distribución espacial de cualesquiera organismos. Aún más, los ambientes naturales no permanecen constantes a través del tiempo, sino que cambian de la noche al día, de estación a estación y de un año a otro. Por consiguiente, el valor o eficiencia reproductiva de una variante genética es el resultado de los efectos que esa variante produce, en los organismos que la poseen, en todos los distintos ambientes en que la población vive, y puede cambiar de una generación a otra como consecuencia de cambios en las condiciones ambientales físicas o bióticas.

La heterogeneidad espacial y temporal de los ambientes es responsable de la evolución ininterrumpida de los organismos. Si los seres vivos existieran en un ambiente uniforme y constante, la evolución tal vez hubiera producido un genotipo único óptimamente adaptado a tal ambiente y con ello se hubiera detenido. Un ambiente uniforme y constante es una abstracción mental sin realidad en la naturaleza.

Los genes actúan armónicamente unos con otros. El efecto de un gene determinado puede variar dependiendo de qué otros genes existan en la población. Por tanto, la eficacia reproductiva de un gene debe ser entendida como el resultado medio de los efectos diversos que tal gene pueda tener en todos los individuos portadores de él. Estos efectos, y por ello la eficacia reproductiva de un gene determinado, frecuentemente cambian a medida que la constitución genética de una población cambia de una generación a otra. Así, la evolución biológica es un proceso impulsado hasta cierto punto por sí mismo: los cambios genéticos que ocurren en una generación pueden provocar otros cambios en las generaciones siguientes.

La acción del proceso de selección natural depende de la existencia de variación genética, tal como Darwin lo había ya indicado. ¿Cuánta variación genética existe en las poblaciones naturales? Como indicaré más adelante, el avance de la biología molecular ha hecho posible obtener estimaciones aproximadas de la cantidad de variación genética que existe en los organismos. Si en un locus genético determinado existen dos variantes, A_1 y A_2 (como, por ejemplo, las variantes responsables de ojos azules y ojos castaños), hay en los organismos diploides tres clases posibles de constituciones genéticas: A_1A_1 , A_1A_2 , y A_2A_2 . En general, si el número de genes con dos formas alternativas es n , el número de genotipos diferentes posibles es

3^n , un número que resulta extremadamente grande a medida que n aumenta. Por ejemplo, si n es 10, el número de genotipos diferentes posibles es casi cien mil; si n es 20, el número es mayor de mil millones; y si n es 30, el número de genotipos diferentes posibles es casi mil billones.

En organismos de reproducción sexual cruzada como el hombre, el número de genes con dos o más variantes es varios millares. El número de combinaciones genéticas posibles es por ello virtualmente infinito. De hecho, la mayoría de las combinaciones posibles nunca llegan a existir porque el número de individuos de la especie es inmensamente más pequeño que el número de genotipos diferentes posibles.

La variación genética enorme que se da en los organismos constituye la materia prima sobre la que actúa la selección natural. Los genes o combinaciones genéticas que aumentan la probabilidad de reproducción de sus portadores, aumentan gradualmente en frecuencia a expensas de otros genes o combinaciones genéticas. Se ha demostrado tanto teórica como experimentalmente que una variante genética puede extenderse a la mayoría de los individuos de una población en relativamente pocas generaciones, aun cuando su ventaja adaptativa sea pequeña. En otras palabras, existe una gran cantidad de variación genética y la selección natural es un poderoso mecanismo de cambio evolutivo.

La selección natural ha sido a veces comparada a un tamiz que retiene las variantes genéticas útiles y deja perderse las variantes desventajosas. La selección natural actúa ciertamente de esa manera, pero es mucho más que un proceso puramente negativo. La selección natural es de hecho capaz de engendrar entidades genuinamente nuevas que de otra manera serían extremadamente improbables. La selección natural es un proceso creativo al menos en cierto sentido: no crea las entidades genéticas sobre las que actúa, pero produce combinaciones genéticas adaptativas que nunca hubieran llegado a existir sin la selección natural.

La selección natural no es creadora en el sentido absoluto de creación que la teología cristiana predica del acto divino por el cual el universo fue producido de la nada. El papel creativo de la selección natural puede más bien ser comparado al de un pintor que crea un cuadro. El lienzo y las pinturas usadas para producir el cuadro no son creados por el pintor, pero el cuadro sí lo es. Es concebible que una combinación aleatoria de pigmentos pueda dar co-

mo resultado la combinación organizada de forma y color que constituye una obra de arte. (Ciertos cuadros modernos, como algunos de Jackson Pollock y otros expresionistas abstractos, dan de hecho la impresión de ser una combinación accidental de materiales.) Pero la probabilidad de que un cuadro, como por ejemplo *Las Meninas* de Velázquez, se produzca como resultado de una combinación aleatoria de pinturas es infinitamente pequeña. De manera análoga, la combinación de las entidades hereditarias que poseen la información genética responsable de la formación del ojo de un vertebrado no hubiera podido ser nunca producida por un proceso al azar, ni aun teniendo en cuenta los tres mil millones de años transcurridos desde que la vida existe sobre la tierra. La anatomía compleja del ojo, como el funcionamiento preciso del riñón, son el resultado de un proceso que no es aleatorio, sino direccional y organizador: la selección natural.

El ejemplo que sigue puede ilustrar de qué manera la selección natural, un proceso puramente material, es capaz de engendrar nuevas formas de información genética organizada. Ciertas cepas de la bacteria intestinal *Escherichia coli* pueden reproducirse solamente en medios de cultivo que contienen una cierta sustancia, el aminoácido histidina. Cuando se inoculan unas pocas de tales bacterias en un mililitro de medio de cultivo, las bacterias se multiplican rápidamente y producen de dos a tres mil millones de individuos en unas horas. En las bacterias se dan mutaciones de manera espontánea, de modo que por ejemplo bacterias resistentes a la estreptomycinina aparecen con frecuencias del orden de una por cada cien millones (1×10^{-8}). En el cultivo de nuestro ejemplo podemos pues anticipar que habrá entre 20 y 30 bacterias resistentes a la estreptomycinina como resultado del proceso de mutación espontánea. Si se añade una cantidad apropiada del antibiótico al cultivo, sólo las bacterias resistentes a la estreptomycinina son capaces de sobrevivir y reproducirse. Las 20 ó 30 bacterias resistentes comenzarán en seguida a multiplicarse y en unas cuantas horas habrá varios miles de millones de bacterias en el cultivo, todas ellas resistentes a la estreptomycinina.

Entre las bacterias que necesitan la histidina como factor necesario para el desarrollo, aparecen espontáneamente formas mutantes capaces de reproducirse en ausencia de histidina con una frecuencia aproximada de cuatro por cada cien millones (4×10^{-8}) de bacterias. Traslademos las bacterias resistentes a la estreptomycinina a un nuevo medio

de cultivo, agar por ejemplo, en el que existe estreptomina pero no histidina. La mayoría de las bacterias son incapaces de reproducirse debido a la carencia de histidina, pero unas cien lo son y empezarán a reproducirse y formar colonias hasta saturar el cultivo.

En el ejemplo que acabo de presentar, la selección natural produce, en dos estadios, bacterias resistentes a la estreptomina y que no necesitan histidina para desarrollarse. La probabilidad de que estos dos sucesos mutacionales ocurran en una misma bacteria es aproximadamente cuatro en diez mil billones ($1 \times 10^{-8} \times 4 \times 10^{-8} = 4 \times 10^{-16}$). Un suceso con probabilidad tan pequeña es improbable incluso en un cultivo muy grande de bacterias; sin embargo, debido a la selección natural, el resultado común del proceso es una población de bacterias que poseen, todas, las dos propiedades.

La selección natural produce combinaciones genéticas adaptativas altamente improbables precisamente porque procede paso a paso. El ojo humano no apareció repentinamente en su perfección presente. La formación del ojo requiere la integración de múltiples entidades genéticas y por ello no puede resultar de un proceso puramente aleatorio. Durante al menos quinientos millones de años los antepasados del hombre poseían órganos sensitivos a la luz. La percepción de la luz, y más tarde la visión, eran importantes para la supervivencia y reproducción de tales organismos, y por ello la selección natural favoreció genes y combinaciones genéticas que aumentaran la eficiencia funcional de los órganos de visión, al menos en ciertos ambientes y organismos. Tales entidades genéticas se acumularon gradualmente hasta producir finalmente el ojo humano con toda su complejidad y eficiencia.

El proceso de selección natural puede explicar la formación y multiplicación de constituciones genéticas que nunca hubieran llegado a existir bajo la acción fortuita de los procesos de mutación y recombinación, puesto que combinaciones genéticas complejas tienen una probabilidad *a priori* estrictamente infinitesimal. En este sentido, la selección natural es un proceso definitivamente creativo, aun cuando no sea responsable de la creación de los elementos constitutivos, es decir, los genes.

Adaptación y selección natural

Cambios-evolutivos en la constitución genética de una población ocurren frecuentemente en la dirección de mejor

adaptación. Esto se debe simplemente a que los organismos con probabilidad mayor de reproducirse son precisamente aquéllos que poseen variaciones ventajosas con relación al ambiente. Avanzaré aquí ciertas observaciones que son apropiadas para comprender mejor cómo la adaptación resulta del proceso de selección natural.

La selección natural ocurre solamente con respecto a las condiciones del ambiente en que los organismos viven en un momento determinado; ni la selección natural ni la adaptación evolutiva resultante son capaces de anticipar las necesidades futuras. Los cambios ambientales que puedan llegar a ocurrir en un ambiente futuro no afectan de manera alguna la eficiencia reproductiva de los organismos en un momento dado. Cuando surge una situación ambiental nueva, si una población es incapaz de reaccionar adaptativamente, el resultado es la extinción. El registro fósil es testigo de que la mayoría de las especies que existieron a través de la historia de la vida eventualmente se extinguieron.

El curso evolutivo de una población no puede fluir en todas las direcciones teóricamente posibles, sino que está condicionado por la historia anterior de la población, dado que la configuración genética de una población está determinada por los ambientes en que la población ha existido en el pasado. Los genes y combinaciones genéticas que existen en una población en un momento dado son aquéllos que fueron favorecidos por la selección natural en los ambientes en que la población ha vivido hasta ese momento. Y la configuración genética de una población en un momento dado delimita sus potencialidades evolutivas: los únicos genes y combinaciones genéticas que pueden ser multiplicados por la selección natural en esa población son sólo aquéllos que existen en la población en tal momento.

Un ejemplo obvio es la colonización de la tierra firme por los seres vivientes. Las plantas colonizaron la tierra firme durante el período geológico llamado Silúrico; los animales durante el Devónico. Con ello se abrieron ambientes nuevos y diversos para la evolución de la vida.

Aparecieron nuevas plantas, pero las adaptaciones básicas de la vida vegetal permanecieron en todas ellas; tales adaptaciones habían surgido en el pasado limitando así las posibilidades evolutivas de sus descendientes. Las adaptaciones que eventualmente tuvieron lugar en las características anatómicas y fisiológicas de los animales no eran

posibles en las plantas, ni las de las plantas en los animales.

La selección natural es un proceso puramente oportunista. Cuando surge una nueva situación ambiental, una población determinada o responde con una adaptación apropiada o se extingue. La adaptación a una situación ambiental determinada puede tener, sin embargo, lugar de maneras diversas; cuál de ellas seguirá una población, depende de la configuración genética preexistente y de circunstancias accidentales como las mutaciones y la recombinación genética. Tomemos como ejemplo la adaptación de las plantas a las condiciones de vida características de los desiertos. La adaptación fundamental ocurre con respecto a las condiciones de sequía que predominan durante la mayor parte del año, y a veces durante varios años sucesivos, y que llevan consigo el peligro de desecación. Distintos grupos de plantas han satisfecho, de maneras diferentes, la necesidad urgente de economizar las reservas de agua. Los cactus, por ejemplo, han transformado las hojas en espinas y los troncos en barriles que contienen reservas de agua; la fotosíntesis tiene lugar en la superficie del tronco en vez de suceder en las hojas. Otras plantas carecen de hojas durante el estío, pero en cuanto llueve producen rápidamente hojas, flores y semillas. Un tercer tipo de adaptación es el siguiente: las semillas germinan dando plantas efímeras que crecen, florecen y producen nuevas semillas, todo ello durante las semanas que duran las lluvias; durante el resto del año las semillas permanecen quiescentes en el suelo.

La selección natural es un proceso capaz de explicar la adaptación de los seres vivos a sus ambientes y modos de vida diversos. El proceso de la selección natural tal como lo he esbozado es coherente con la diversidad de plantas y animales que se da en la tierra y con la historia de la vida tal como la conocemos por el registro fósil. Los fósiles demuestran que la evolución de la vida ha procedido de manera un tanto aleatoria, pero no completamente al azar. Los fenómenos de radiación, expansión, reemplazamiento, diversificación y extinción, tal como los muestra el registro fósil, pueden ser explicados por la teoría sintética de la evolución. Por otro lado, tales fenómenos evidencian que el curso de la evolución no ha seguido un plan fijo preordenado por un agente extrínseco o resultante de la actividad ortogenética de fuerzas inmateriales inmanentes, tales como formas sustanciales, enteleguías, o fuerzas vitales.

Avances recientes

La teoría sintética de la evolución está suficientemente confirmada en sus jalones fundamentales debido a un sin número de descubrimientos y pruebas científicos. En particular, el papel de la selección natural como proceso responsable de las adaptaciones de los organismos al ambiente está más allá de toda duda razonable. Esto no quiere decir que todos los aspectos del proceso de la evolución sean conocidos con suficiente certeza y precisión; por el contrario, queda mucho por descubrir. De hecho, la última década ha sido testigo de innumerables avances decisivos, muchos de los cuales han tenido lugar como consecuencia del progreso explosivo de la biología molecular que ha hecho posible resolver problemas antes insolubles. Y el ritmo de avance en el conocimiento de los procesos evolutivos continúa a pasos agigantados.

Naturalmente, no es posible resumir aquí todos los avances importantes de la biología evolutiva que han tenido lugar durante los últimos años; ni merece la pena presentar una simple enumeración de los mismos. Me limitaré simplemente a presentar brevemente las conclusiones de algunos de los descubrimientos que han sido posibles debido al progreso de la biología molecular.

El primer descubrimiento se refiere a la estimación cuantitativa de la cantidad de variación genética que existe en las poblaciones naturales. La selección natural puede tener lugar solamente si existe variabilidad hereditaria. De hecho, la variabilidad hereditaria determina el potencial evolutivo de una población: cuánto mayor variación genética se da en una población, tanto mayor es la oportunidad para la acción de la selección natural. Conscientes de tal relación, los evolucionistas han tratado durante muchos años de medir la cantidad de variación genética existente en los organismos. La cuestión es cuál sea el número o la proporción de *loci* genéticos que son polimórficos (es decir, en los que se dan dos o más formas alternativas).

En años recientes se ha descubierto que existe una relación precisa entre el ácido deoxiribonucleico (ADN), que es el material genético, y las enzimas y demás proteínas que controlan las reacciones químicas de los procesos vitales, y por medio de las cuales el ADN controla el desarrollo de los organismos. Las variaciones en la constitución de una proteína determinada reflejan las variaciones en los genes que controlan la formación de tal

proteína. Usando esta relación, los evolucionistas han sido capaces de estimar aproximadamente la cantidad de variación genética en organismos diversos. El método consiste en estudiar un número suficientemente grande de proteínas escogidas al azar y averiguar la cantidad de variaciones que existen en tales proteínas. Los resultados obtenidos con tal muestra aleatoria son entonces ampliados al genotipo completo del organismo. La conclusión es asombrosa: en organismos de reproducción sexual, típicamente la mitad o más de los *loci* genéticos son polimórficos. Una implicación importante de esta cantidad enorme de variación que se da en los organismos es que existe una oportunidad virtualmente ilimitada para la evolución, como ya indiqué anteriormente.

El descubrimiento de tal cantidad de variabilidad genética tiene otra consecuencia importante puesto que constituye la base biológica de la individualidad. Consideremos el hombre en el que se estima que existen unos 100.000 *loci* genéticos. Como ya he mencionado, por cada gene en el que existan dos formas alternativas diferentes, el número de genotipos diferentes posibles es tres. Si suponemos que sólo el diez por ciento de los genes de la humanidad son polimórficos, se deduce que el número de genotipos diferentes teóricamente posibles en la humanidad es mayor de $3^{10.000} = 10^{4.771}$, es decir, la unidad seguida de 4.771 ceros, un número que es inmensamente mayor que el número de átomos en el universo conocido (que es, en comparación, extremadamente pequeño, aproximadamente 10^{70}). De hecho el número de genotipos diferentes teóricamente posibles en la humanidad es mucho mayor de $10^{4.771}$ por dos razones: porque el número de *loci* polimórficos es, sin duda, mayor del diez por ciento, y porque en muchos de tales *loci* existen más de dos formas alternativas y por ello el número de genotipos diferentes es mayor de tres en cada uno de tales *loci*. El número de genotipos diferentes teóricamente posibles en la humanidad es, pues, inmensamente mayor que el número de individuos que existen, han existido, o existirán jamás. Con la excepción trivial de los gemelos univitelinos, todos los individuos humanos son diferentes unos de otros; tal es la base biológica de la individualidad humana.

Otros descubrimientos recientes de la biología evolutiva moderna que quiero mencionar se refieren al número de cambios genéticos que tienen lugar en la formación de nuevas especies y el número de diferencias genéticas entre

especies estrechamente relacionadas. La especiación es el proceso fundamental de la diversificación de organismos resultante de la evolución. Las especies están aisladas reproductivamente unas de otras y por ello constituyen unidades evolutivas independientes, mientras que los miembros de una misma especie evolucionan como un conjunto, puesto que pueden entrecruzarse y sus constituciones genéticas se reorganizan entre sí cada generación. Los evolucionistas, por ello, están interesados en el número de cambios genéticos que tienen lugar en la formación de una especie nueva. Estudios precisos, basados de nuevo en la comparación de una muestra de proteínas, han indicado que en el proceso más común de especiación (lo que se llama la «especiación geográfica») aproximadamente entre el 20 y el 30 por 100 de los genes son reemplazados por genes alternativos. Tal tasa de diferenciación genética es bastante mayor de lo que muchos evolucionistas pensaban hace todavía muy pocos años.

La comparación genética de organismos estrechamente relacionados ha producido otra sorpresa. Cuando se comparan las proteínas de dos especies de moscas o de ratones o de cualesquiera otros organismos diploides, se encuentra que en general difieren en más del 30 por 100 de los genes, y cuando no están muy estrechamente relacionadas difieren en una proporción mayor aún. Comparaciones entre el hombre y el chimpancé (el antropoide más semejante al hombre) indican que estos dos organismos difieren en sólo un poco menos del 50 por 100 de los genes; es decir, el hombre y el chimpancé son genéticamente más semejantes el uno al otro que especies que nos parecen muy semejantes, y son mucho más diferentes que, digamos, un ratón y una rata, o una mosca y un mosquito.

La gran semejanza genética entre el hombre y el chimpancé resulta aún más dramática si se la considera de la siguiente manera. Los genes controlan la formación de las proteínas por medio de la secuencia de los nucleótidos (el ADN es una cadena noble de nucleótidos complementarios). Las proteínas son cadenas de aminoácidos, de manera que cada aminoácido está determinado por tres nucleótidos consecutivos en el ADN. Cuando se comparan el hombre y el chimpancé, se observa que sus proteínas difieren aproximadamente en el uno por 100 solamente de los aminoácidos. La gran semejanza genética entre el hombre y el chimpancé refleja su parentesco evolutivo cercano; con respecto a los genes que controlan la formación de proteínas, el hombre y el chimpancé no son más diferen-

tes uno del otro que el chimpancé lo es del gorila o del orangután. Por otro lado las diferencias biológicas, funcionales y psicológicas entre el hombre y el chimpancé son enormes con respecto a muchos aspectos importantes. Tales diferencias han sido acompañadas por cambios genéticos relativamente pequeños, pero que sin duda tienen efectos críticos.

El último avance que quiero mencionar está también basado en la comparación de las secuencias de aminoácidos en las proteínas. Hoy es posible determinar el número de aminoácidos que son diferentes en las proteínas de especies diferentes. Se sabe que el proceso de la evolución procede generalmente de manera gradual y, por ello, si dos especies son más semejantes entre sí que respecto a una tercera, es razonable concluir que la divergencia de las dos primeras ha ocurrido más recientemente que la de cualquiera de ellas respecto a la tercera. El número de diferencias en los aminoácidos de varias especies puede, pues, servir para reconstruir la secuencia evolutiva de divergencia entre tales especies. Cuando se compara una sola proteína existe un cierto margen de error posible, pero a medida que aumenta el número de proteínas comparadas, la historia evolutiva que reflejan se hace más y más cierta. En años recientes, el estudio de la secuencia de aminoácidos en las proteínas se ha convertido en un método poderoso para reconstruir la historia evolutiva de la vida.

Un aspecto importante de estos estudios, que está todavía sujeto a considerable debate, es la cuestión de si las secuencias de aminoácidos nos sirven para establecer no sólo el orden histórico en que unas especies divergieron de otras, sino también la fecha de tales divergencias. Lo que se debate es hasta qué punto los cambios evolutivos en las secuencias de aminoácidos (y en los genes que las controlan) ocurren con probabilidades más o menos constantes. Sin entrar en este debate, simplemente indicaré que la evidencia más reciente lleva a la conclusión de que la sustitución de aminoácidos no ocurre con una probabilidad constante a través del tiempo. Pero tal evidencia indica al mismo tiempo que las variaciones en las tasas de sustitución de aminoácidos no son demasiado grandes y que tienden a compensarse unas con otras cuando se estudia un número suficiente de proteínas. Esto implica que el estudio de las proteínas nos puede llevar a determinar las fechas de sucesos evolutivos que están actualmente mal establecidas debido a la carencia de fósiles o a otras circunstancias.