
LAS CONCEPCIONES INTERNALISTA Y EXTERNALISTA DE LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA

ANDRÉS MOYA
AMPARO LATORRE

INTRODUCCIÓN

La selección natural es el concepto fundamental, aunque no exclusivo, para la explicación de la evolución biológica. La lógica de su acción queda bien captada cuando se plantea en términos de conflicto, inevitable, entre unidades replicativas, del mismo o diferente nivel de la jerarquía biológica. Ello muestra, además, que no existe incompatibilidad entre la aparición súbita o a largo plazo de novedades biológicas y el papel que la selección natural ha jugado en su gestación.

La historia reciente de la biología evolutiva se ha visto salpicada por una serie de fructíferas controversias, que ha permitido la creciente explicación de los fenómenos que son objeto de su estudio. El análisis de tales controversias muestra una cierta reincidencia histórica que puede sintetizarse en las concepciones internalista y externalista de la evolución.

El presente trabajo es una ampliación de otro que ya fuera publicado en esta revista (Moya 2000), así como revisiones de otros que han aparecido más recientemente (Fontdevila y Moya 2003, cap 1; Moya 2003).

SELECCIÓN NATURAL Y CONFLICTO

Forma parte de nuestro bagaje cultural afirmar que la selección natural (SN a partir de ahora) explica la evolución biológica. Pero: ¿cuánta explica?, ¿toda?, ¿parte? Si en parte, ¿cuánta parte? Si afirmásemos que disponemos en este momento de evidencia contrastada de que la única forma en cómo procede la evolución biológica es por medio de la SN, la teoría de la evolución biológica por SN pasaría a ser algo así como el hecho de la evolución y su explicación obvia la SN, y habríamos terminado. Nos guste o no, la cuestión no es tan sencilla, aunque sólo sea por la bastedad de fenómenos que se esconden bajo el término “evolución” biológica. Disponemos, por otro lado, de formas alternativas de explicación de la evolución biológica, lo que tampoco implica necesariamente que excluyamos a la SN como una, o la mayor de sus explicaciones.

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, y Departamento de Genética, Universitat de Valencia, España. / andres.moya@uv.es

La SN es un argumento y, por cierto, no precisamente de naturaleza tautológica. Hemos desarrollado este punto con cierta extensión en otro trabajo (Moya 2003). La SN es la conclusión lógica de una serie de premisas que, a su vez, tienen sustento empírico. Cuando fuera el caso que tales premisas, o alguna de ellas, sea falsa, la conclusión derivada sería falsa también. Diríamos entonces que el argumento de la SN no se sostiene o que es falsa la explicación de la evolución por SN.

Algunos autores sostienen que la SN es un actor secundario en el juego de la evolución. Probablemente lo hacen porque se concentran en una de las formas de selección, la denominada selección negativa o purificadora, que hace desaparecer aquellas entidades biológicas que, en términos relativos, son menos eficaces. Lo que nos interesa saber es si esa entidad se ha extendido como consecuencia de la SN. No discutimos ahora qué factores son los que promueven la aparición de una novedad o carácter, algo que trataremos más adelante, sino el hecho de que tal novedad se extienda o propague hasta ser común en la población, la especie, etcétera, por el hecho de que tiene una eficacia relativa superior al resto y no como consecuencia de cualquier otro factor causal. Tal proceso de implantación es lo que se denomina selección darwiniana, selección positiva o, simplemente, selección natural.

Para evitar la connotación negativa implícita en la supervivencia del más eficaz y la desaparición del menos eficaz proponemos recurrir al término "conflicto". Por conflicto entendemos no solamente lo que acontece entre las entidades biológicas cuando compiten por recursos necesarios para su supervivencia y/o dejar descendencia, sino también cuando, dentro del propio organismo, aparecen intereses contrarios, pues los recursos se utilizan de forma tal que se favorece la eficacia de unos componentes de la jerarquía biológica, con capacidad de evolución, en detrimento de los otros. El conflicto, o su resolución, parece ser clave en evolución porque en el teatro del acceso a los recursos para la supervivencia y la reproducción por parte de tales componentes surgen variantes que mejoran alguna estrategia para la obtención de los mismos, es decir, el conflicto propicia la generación de soluciones evolutivas. El conflicto subyace pues en la concepción darwinista de la supervivencia del más apto, ley inexorable del mundo viviente y tesis central de su origen y evolución (Bell 1997). No obstante, se ha interpretado, excesivamente, como un proceso que elimina algunas de las entidades que interactúan, y mucho menos se ha interpretado como generación de entidades que comportan novedades evolutivas. No resulta extraño, entonces, la crítica que se ha hecho al neodarwinismo por cuanto éste da cuenta de cómo cambian con el tiempo las unidades evolutivas, ya sean genes u otras unidades superiores de organización que son susceptibles de evolución biológica, pero no de cómo tales unidades aparecen. La noción de conflicto

intenta aportar una dimensión adicional de creación de novedades con carácter más o menos “inmediato”. Cuando por el conflicto desaparece *A* en competencia con *B*, simplemente porque es menos eficaz y, en promedio, deja menos descendientes que *B*, tenemos una versión negativa del efecto de la selección (selección negativa). Por otro lado, cuando por el conflicto entre *A* y *B*, *A* cambia a *A'* y *B* lo hace a *B'*, entonces asistimos a un proceso de selección positiva, de transformación gradual. Dos entidades biológicas se van modificando, pero no hay nada que nos lleve a pensar que asistimos a la gestación de una gran novedad, sino a, simplemente, descendencia con modificación, la definición por antonomasia de evolución darwiniana. Sin embargo, el conflicto admite una interpretación más amplia, como decíamos, como generador más inmediato de novedad. Un ejemplo es la simbiosis, fenómeno compatible con la generación de entidades más eficaces. Así, la interacción entre dos unidades *A* y *B* puede llevar casualmente a una asociación estable *AB* que, a su vez, entrará en conflicto con las unidades previas. Tal situación no es difícil de imaginar ya que las unidades en cuestión (*A* y *B*) son, por definición, replicativas, planteándose un conflicto con respecto a la capacidad replicativa de la asociación *AB*. Así, por ejemplo, *A* evolucionará frente a *AB* si *A* es más eficaz que *AB*. Por lo tanto, y aunque parezca una trivialidad, recurrir a la noción de conflicto entre unidades de distinto nivel puede incorporar en una forma más consistente la idea de novedad evolutiva mostrando, por otro lado, la dimensión creativa tanto gradual como más inmediata de la SN.

LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA EN CLAVE DE CONTROVERSIAS

Desde que Darwin la formulara, hay una cierta reiteración en el pensamiento evolutivo en torno a la suficiencia explicativa, o no, de la teoría evolutiva. Es como un ir y venir de la misma controversia, pero vestida de forma diferente. Algo común subyace a las polémicas entre vitalistas y fisicalistas, entre mutacionistas y seleccionistas, entre mendelianos y biométricos, entre neutralistas y seleccionistas o entre interrupcionistas y gradualistas, por anticipar cinco grandes controversias sobre las que se ha vertebrado la comprensión de la evolución biológica.

El sueño de Goethe: controversia sobre la naturaleza de la vida.

Dice Goethe en su *Teoría de la naturaleza*:

Cuando reparamos en los objetos de la naturaleza, y en particular en los vivientes, deseamos tener una visión de conjunto de su ser y de su actuar, y creemos que podemos lograr mejor ese conocimiento mediante la descomposición de sus partes; en realidad, también este camino es apropiado para llevarnos a eso. Puesto que la química y la anatomía han contribuido a la comprensión de la naturaleza, no hacen falta muchas palabras a los amigos del saber para traerlo a su memoria. Pero estos esfuerzos analíticos, llevados

siempre adelante, comportan también desventajas. Lo que primeramente es un ser vivo se descompone en elementos, sin que sea posible después recomponerlo ni devolverle nuevamente la vida. Esto vale para muchos cuerpos inorgánicos, no digamos ya para los orgánicos.

Aquí tenemos plasmado, en toda su dimensión, el principio fundamental de que nuestra capacidad para comprender la vida se pierde cuando, para estudiarla, la descomponemos en sus partes. Al no haber posibilidad de recomponerla, decía Goethe, no podemos aspirar a tener una comprensión de la misma bajo la operación previa, y excluyente, de descomponerla. Solamente la recomposición tras la separación nos permitirá su entendimiento. Permítanos el lector que le hagamos notar que buena parte de la biología actual está esperando, en cierto modo, esa fase de recomposición, pues aunque Goethe admite valor intrínseco, aunque no suficiente, al poder del análisis, falta una teoría de síntesis que, de alguna manera, cierre el círculo del análisis. El surgimiento y la consolidación de la biología molecular a partir del descubrimiento de la estructura del ADN constituye el punto álgido de la historia reciente de la biología analítica que tantos éxitos explicativos nos ha deparado y nos va a deparar. Deberíamos preguntarnos, no obstante, si tenemos una comprensión cabal del fenómeno de la vida, tanto de su origen como su evolución. Goethe y muchos biólogos actuales dirían que no. No se trata de traer aquí a colación la antigua, primera controversia si se quiere, entre vitalistas y materialistas o fisicalistas, pues la historia reciente de la biología claramente se ha decantado por esta última concepción (no hay nada no material en el fenómeno vital). Hay, sin embargo, una reiterada suspicacia entre los pensadores y científicos vitalistas, en la actualidad los denominaríamos holistas o sistematistas, cuando afirman que siempre falta algo para explicar la vida cuando ésta se aproxima de forma analítica. Hemos tenido que esperar hasta hace apenas unas décadas, con el surgimiento de la teoría de los sistemas complejos o la reciente biología de sistemas, para darnos cuenta que esa posición no es sólo una declaración de intenciones en contra del reduccionismo analítico.

En ciencia decimos que tenemos una explicación de un fenómeno particular cuando disponemos de una teoría que es capaz de dar cuenta del mismo. Al igual que la SN, la explicación científica admite una representación en forma de argumento del tipo siguiente:

Premisa 1: "Cualquier fenómeno biológico se explica con la teoría T".

Premisa 2: "X es un fenómeno biológico".

Conclusión: "X se explica con la teoría T".

Para la explicación de la vida necesitamos una teoría general de la biología; de hecho necesitamos dos, que deben estar profundamente relacionadas: una sobre su origen, su construcción, y otra sobre su evolución. Cuando

seamos capaces de hacer vida, de construirla, aunque sea en forma muy elemental, habremos dado un primer paso fundamental en su comprensión. Goethe quedaría perplejo ante el extraordinario poder explicativo del reduccionismo analítico de la biología actual, y lo cierto es que estamos en el camino de la recomposición de las partes en un todo, o en el proceso de desarrollar una teoría de los sistemas biológicos.

Controversias sobre la evolución de la vida.

Un importante papel en la gestación del pensamiento evolucionista moderno, no sin ciertas consecuencias problemáticas para la integración de diferentes áreas igualmente comprometidas en la investigación evolutiva, lo tuvo Weissman, a finales del siglo XIX, con su formulación de la teoría del plasma germinal. Según ella, un organismo animal se desarrolla a partir de dos líneas celulares, una que origina los tejidos somáticos y la otra los tejidos germinales. Las células germinales contienen los factores hereditarios, que él llamó "plasma germinal", y proceden de la división de otras células de la línea germinal de sus antepasados. Esta separación muy temprana en el desarrollo entre células somáticas y germinales hacía virtualmente imposible que ningún componente somático pasara al plasma germinal, con lo que los cambios o variaciones somáticas no tenían ningún valor para la SN, pues no pasaban a la descendencia. Es más, su teoría, de ser cierta, cerraba la posibilidad de que caracteres adquiridos, desarrollados en la línea somática, pudieran tener repercusión evolutiva alguna. Desde entonces la concepción lamarckiana de la evolución está dejada de lado. Estas ideas de Weissman han sido de una gran trascendencia para el pensamiento neodarwinista. Para Weissman, la variación genética (producto de la mutación) sólo podía aparecer en las células germinales por un proceso aleatorio, totalmente independiente del ambiente, constituían errores en la duplicación celular que alterarían la estructura molecular del plasma germinal. La SN podría actuar, entonces, sobre esa variación genética aleatoria. Este esquema basado en la naturaleza aleatoria de la gestación de la variación genética y su posterior selección, ha sido determinante en el pensamiento evolutivo posterior. El desarrollo ha estado excluido de la corriente mayor del pensamiento evolucionista hasta hace poco, y esa es una de las consecuencias más controvertidas que han tenido las ideas de Weismann. Eso se debe a que los cambios en determinadas fases del desarrollo que, eventualmente, pudieran tener grandes consecuencias evolutivas estaban descartados casi por definición. Pero de ser así, la evolución podría operar en forma de grandes cambios (macroevolución) y estar desacoplada de la evolución gradual, de ajuste fino, o microevolución. Para Weismann, con su teoría de la separación entre las líneas somática y germinal, en que la información genética sólo pasa del germen al soma, es posible, a primera vista, olvidarse

del desarrollo y centrarse sólo en la genética de la transmisión para entender la evolución. El paso de la expresión génica al fenotipo se convierte en la caja negra del desarrollo que no es preciso conocer para entender el cambio evolutivo por SN. Desde entonces, y durante muchas décadas, la influencia del desarrollo en la teoría evolutiva fue mínima, siendo el estudio genético de las poblaciones la forma habitual de comprender los cambios evolutivos, los cuales eran esencialmente graduales (microevolutivos).

Pero la controversia, aparentemente resuelta, vuelve a tomar cuerpo con los recientes hallazgos de los genes que controlan el desarrollo de los organismos. De hecho, muchos taxones poseen baterías de genes, denominados homeóticos, que especifican la posición y el momento de activación de estructuras homólogas en el desarrollo. Esto ha reavivado la idea de que determinadas mutaciones en el sistema genético de los complejos homeóticos podrían ser capaces de generar cambios evolutivos de gran trascendencia que originarían de golpe nuevas especies. Estas macromutaciones alteran la ubicación física de determinadas estructuras corporales o modifican la cronología de la aparición de determinados caracteres (heterocronía), produciendo fenotipos radicalmente nuevos, sugiriendo que el cambio evolutivo podría ser saltacional.

Trate el lector de recoger las controversias que vamos planteando. Primero, cambios mutacionales de gran envergadura, frente a otros de menor trascendencia. En ambos actuaría la SN, pero el peso relativo de la misma es distinto, pues en los primeros se acentúa la relevancia de la mutación y en los segundos la SN, es decir, mutacionismo frente a seleccionismo. Segundo, cambios que nos llevan de un fenotipo a otro radicalmente distinto, frente a cambios graduales que pasan por estadios intermedios de un fenotipo a otro, es decir, puntuacionismo o saltacionismo frente a gradualismo. El reciente interés por los cambios homeóticos es en realidad una vuelta a la polémica sobre si los cambios evolutivos son o no discontinuos. Si una mutación en el plasma germinal tiene consecuencias enormes en el desarrollo, ¿no se traduciría esto en una discontinuidad en los patrones hereditarios?

Fue Bateson quien planteó a finales del siglo XIX esta cuestión. Bateson distinguió dos tipos de variación: continua y discontinua. La primera se refería a las pequeñas diferencias entre los organismos de una especie para caracteres relacionados directamente con la eficacia biológica (tamaño, viabilidad, fecundidad, etc.), variaciones que eran para Wallace y Darwin la materia prima sobre la que actuaba la SN. Pero Bateson consideró que las discontinuidades entre especies sólo podían explicarse debido a la variación discontinua observable, tal como el número de los pétalos de una flor, el color de los guisantes o el número de quetas de *Drosophila*, variabilidad que, por otra parte, se atribuía a características discretas mendelia-

nas, o genes, y que seguían un patrón bien definido de herencia en los descendientes. Esto llevó a DeVries y Bateson a considerar que la evolución era discontinua y promovida básicamente por mutaciones de gran efecto, donde la SN tenía sólo un papel secundario. De esta guisa se sigue nutriendo buena parte de las críticas otorgadas al papel director en la evolución de la SN. No se discute su presencia, sólo se indica su papel secundario.

Hagamos un pequeño resumen. Por un lado, Weissmann cierra las puertas a considerar la relevancia del desarrollo ontogénico de los individuos en la evolución. Ello ha dado pie a jugar exclusivamente con la variación genética que aparece en la línea germinal, y que la fuente primaria de evolución proceda de la acción de la SN sobre tal variación, respondiendo a las presiones cambiantes del medio ambiente. Naturalistas y biométricos, como Pearson, suscribieron esta tesis. Para los biométricos, por ejemplo, la evolución es más un cambio gradual en la variación poblacional que un cambio promovido por mutaciones súbitas. En general, dudaban de que las leyes mendelianas pudieran aplicarse a los caracteres de variación continua y por eso eran mucho más favorables al darwinismo (SN) que al mutacionismo. Por otro lado, los primeros genéticos quisieron poner de manifiesto el papel preponderante de la mutación en la evolución, aunque fuera actuando primariamente en la línea germinal.

Tal visión mutacionista, a la que llamaremos *internalista*, prima la aparición de la novedad, aunque mucho deberíamos discutir sobre qué se entiende por tal, qué factores la promueven, y si tienen o no una base estrictamente aleatoria (algo que trataremos en el próximo apartado). La visión internalista conecta fácilmente con la concepción saltacionista sustentada por cierto sector de paleontólogos, y para los que la SN jugaría un papel menor. Del mismo modo, las continuas referencias al papel preponderante de la simbiosis en la generación de la evolución (Margulis y Sagan 2003) entraría de lleno en esta concepción. La evolución se presenta como producto de la combinación fortuita de genomas y donde, por lo tanto, las grandes novedades no se pueden entender como consecuencia de la acción de la SN sobre variación mutacional, actuando muy pausadamente sobre los genes. De nuevo, la SN no es más que un agente secundario, que moldea, que ajusta, pero que en modo alguno es responsable primario de las grandes transformaciones. La visión internalista, asimismo, ha vuelto con fuerza renovada al estudiar las bases genéticas del desarrollo, especialmente con el estudio de los genes homeóticos y cómo éstos pueden dar cuenta con determinados cambios en los mismos de los grandes grupos morfológicos actualmente existentes. En resumen, en la actualidad se puede hablar de una tesis internalista de generación de novedades evolutivas frente a otra, *externalista*, donde las mismas son producto gradual de la SN.

La teoría sintética o externalista de la evolución.

La corriente externalista ha tenido un desarrollo sostenido en biología, especialmente a partir del momento en que se demuestra la base genética común subyacente a la variación genética continua (la propia de caracteres que afectan a la eficacia de los organismos y, por tanto, sometidas a la acción de la SN) y discontinua, de la que hablaron Bateson y, más tarde, Morgan.

Para presentar lo que se conoce como teoría sintética (externalista) de la evolución vamos a distinguir dos fases en el desarrollo de la citada síntesis, antigua y reciente, respectivamente. La antigua es esencialmente teórica y matemática, y la denominaremos "síntesis teórica". La reciente es más experimental y naturalista o "síntesis experimental". La teoría sintética se gesta cuando hay una cierta capacidad de ver reflejados en estudios de campo o laboratorio las conclusiones teóricas de la teoría genética de la SN. Se suele sostener que la aparición en 1930 del libro de Fisher *La teoría genética de la selección natural* es el momento clave de la unificación entre mutacionistas y seleccionistas. Ciertamente, deberíamos matizar esta afirmación, puesto que la corriente internalista ha rebrotado posteriormente y no se puede afirmar categóricamente que el mutacionismo desapareciera con la obra de Fisher. A Fisher le acompaña otro biólogo eminente, Haldane, que llegó a similares conclusiones sobre el papel director de SN en la evolución. Haldane demuestra, no obstante, que existen límites al progreso de la SN. En determinadas circunstancias, cuando los cambios mutacionales que aparecen en las poblaciones generan diferencias adaptativas demasiado grandes entre sus miembros, puede ocurrir que las citadas poblaciones desaparezcan. En otras palabras, la SN impone un coste y el cambio evolutivo a ella debido tiene límites.

El tercer actor de la síntesis teórica es Wright. Las aproximaciones de Fisher y Haldane se basaban en dos premisas fundamentales. Primero, que los genes actuaban independientemente sobre los caracteres de variación continua, es decir, que cada gen producía un efecto pequeño que se sumaba a los de los demás. Así, por ejemplo, la viabilidad, carácter relacionado con la eficacia biológica, se consideraba que era la combinación aditiva de múltiples genes independientes implicados en la misma. Segundo, no se tenía en cuenta el efecto del tamaño de las poblaciones sobre la distribución de los genes que afectaban a la eficacia biológica. De hecho, se asumía que las poblaciones son en general lo suficientemente grandes como para considerar despreciables los efectos aleatorios que los pequeños tamaños poblacionales generan en la transmisión de los genes de una generación a otra.

Wright dudaba de ambas premisas. Consideraba que los genes pueden interaccionar de forma tal que su efecto sobre la eficacia no es aditivo, que combinaciones favorables de genes se agrupan en bloques sobre los que

actúa la SN, siendo así su acción más rápida y eficaz. Pero Wright también desarrolló otra teoría, la del efecto que el azar tiene en la evolución. El azar parecía ser responsable, en la dinámica de poblaciones de tamaño pequeño, de la fijación de los genes, no necesariamente los mejores o los que contribuyen con mayor valor a la eficacia biológica de los organismos. Pero hay más. El azar podría ser igualmente responsable de que pudieran aparecer determinadas combinaciones génicas francamente improbables en el seno de poblaciones grandes. Resumiendo, Wright reivindica en la síntesis teórica un papel relevante para el azar, introduciendo un concepto esencial en la teoría evolutiva actual: el de deriva genética. Advierta el lector que las mutaciones son aleatorias y que, por lo tanto, estamos dando relevancia al papel del azar en la evolución biológica al tenerlo presente, de momento, en dos frentes: en la generación de variación genética de las unidades de evolución, y también en la frecuencia de tales unidades en las poblaciones.

Wright no negaba relevancia a la SN, pero lo hacía en un escenario poblacional diferente al propuesto por Fisher y Haldane. Para éstos eran las poblaciones grandes, con gran presencia de variación genética, donde la SN actuaba sobre los genes individuales para así generar, aditivamente, el cambio evolutivo. Wright veía la evolución actuando básicamente en pequeñas poblaciones aisladas en las que la deriva genética exponía a la selección combinaciones novedosas de genes que interactuaban entre sí, haciendo posible un cambio evolutivo más eficaz. Estas diferencias constituyen un claro ejemplo, de nuevo, de una controversia sobre la relevancia de los distintos factores promotores de la evolución, que más tarde visualizaremos bajo lo que denominamos las "dimensiones" necesarias para dar cuenta de la evolución biológica. Sirva esto para argumentar, contra la recurrente crítica de algunos evolucionistas poco proclives al neodarwinismo, que la síntesis evolutiva, además de la SN, considera otros factores promotores de evolución. La historia no se acaba aquí, pero sí anticipa la tesis que tratamos de mostrar en este trabajo: que la síntesis se hace sobre la base de concepciones previas que se van integrando en síntesis mayores.

La síntesis experimental que comentaremos brevemente contiene cuatro nombres fundamentales: Dobzhansky, Mayr, Stebbins y Simpson, un genético, un zoólogo, un botánico y un paleontólogo, donde el punto fundamental de referencia es la obra del primero, *Genética y el origen de las especies*, publicada en 1937. Dobzhansky lleva las ideas de los teóricos al plano experimental y al de poblaciones naturales. También retoma el estudio de la especiación y presenta modelos genéticos, basados en el aislamiento reproductivo, que pueden promover su origen. Precisamente son estos modelos, con base genética, los que suscitan el interés de botánicos, zoólogos y paleontólogos, quienes tocan a la puerta de la síntesis evolutiva, contribuyendo a su vez con todo el conocimiento que sus diferentes

disciplinas acumularon durante siglos. En 1942, Huxley propone el término de "síntesis evolutiva" en su libro *Evolución: La síntesis moderna*. Dos tesis fundamentales lo sustentan y tratan de ser el reflejo de las conclusiones, mayoritariamente aceptadas por los evolucionistas de la época. Primera, que la evolución puede explicarse a través de cambios graduales promovidos por la acción de la SN actuando sobre variación genética generada por mutación y recombinación. Segunda, que los grandes cambios evolutivos, desde la especiación hasta los implicados en la aparición de grandes taxones, macroevolutivos propiamente, se podían explicar mediante los procesos de cambio genético conocidos y detectados en poblaciones naturales o experimentales.

Neutralismo y selecciónismo.

La controversia internalismo/externalismo adquiere una nueva perspectiva con el desarrollo de la conocida como teoría neutra de la evolución molecular. Aunque ya había hecho sus contribuciones fundamentales durante la década de 1960, Kimura publica en 1983 *La teoría neutra de la evolución molecular*, en la que desarrolla la idea de que la mayor parte de los cambios mutacionales que acontecen en los genes no modifican la eficacia biológica de sus portadores, como si la SN fuera incapaz de distinguirlos. En tal caso, no es la SN la fuerza que primariamente conduce a la evolución en la escala molecular. Kimura trata de demostrar que es, precisamente, la deriva genética la que determina qué novedades moleculares van a permanecer (fijarse o extenderse en las poblaciones) y cuáles van a eliminarse. Esta teoría trae a colación, de nuevo, la disputa sobre la importancia relativa de la SN frente al azar en el cambio evolutivo, y que fue objeto de una encendida polémica entre Fisher y Wright. Kimura no niega un papel relevante a la SN en la evolución morfológica, sino que simplemente trata de mostrar que la mayor parte de la variación a escala molecular es de tipo neutro, insensible a la SN. Otra cuestión, muy propia de la organización jerárquica de las entidades biológicas, es dar con una explicación que integre los cambios que a escala molecular evolucionan fundamentalmente por deriva genética, con los cambios que a escala organísmica lo hacen bajo la SN. La teoría neutra o neutralismo, como se le conoce familiarmente, ha permitido entrar a diferentes niveles de la jerarquía biológica precisamente en los entresijos de las relaciones que existen entre la variación genética a escala molecular y los factores que promueven la evolución. Como siempre ocurre en ciencia, el desarrollo y puesta en escena de una nueva teoría no es tarea fácil, pues abrirse hueco y tratar de explicar de forma alternativa y, probablemente más correcta, lo que explicaba otra, no es cuestión trivial. La controversia neutralismo/selecciónismo todavía persiste. Sin embargo, queremos indicar que la SN queda matizada, pues existen niveles de la jerarquía biológica y periodos

evolutivos para determinados genes donde, simplemente, no opera. Muchos genes se fijan simplemente por deriva genética, sin el concurso diferencial de mutaciones favorables o selección darwiniana positiva.

Gradualismo y saltacionismo.

En este ir y venir de controversias en el seno de la teoría evolutiva hay que mencionar otra más. En 1972 Eldredge y Gould publican su famoso artículo "Los equilibrios interrumpidos: una alternativa al gradualismo filético", que desencadenaría una gran controversia. Estos paleontólogos postulan, tras la observación de determinados registros fósiles, que la frecuente discontinuidad de los mismos no se debe a que falten fósiles intermedios perdidos en el proceso de su formación, como Darwin dijera, sino a que la mayoría de los cambios morfológicos se producen muy rápidamente durante la formación de nuevas especies, lo cual da cuenta de dichas discontinuidades en el registro. Simpson ya había indicado que la tasa de cambio morfológico, la velocidad a la que se produce el cambio de caracteres morfológicos, no es constante. Pero Eldredge y Gould proponen una versión extrema de la tesis de Simpson: que prácticamente todo el cambio se produce en lapsos de tiempo muy cortos y que las especies permanecen estáticas, sin cambios, durante muchos millones de años. En otras palabras, velocidad de cambio en los momentos de la especiación y ausencia de cambio, o *estasis*, en los periodos donde no hay especiación. Bajo la óptica del darwinismo esto resulta difícil de admitir, porque el cambio morfológico que acompaña a las especies hasta dar otras nuevas es de naturaleza gradual. Además, esta controversia ha reavivado el interés, de nuevo, por los factores evolutivos que potencialmente pueden generar grandes cambios en breves periodos de tiempo. Entre ellos, como ya hemos citado, tenemos los cambios mutacionales en genes reguladores que alterarían las tasas del desarrollo en un proceso de heterocronía, en el que distintos órganos o sistemas acelerarían o retardarían su desarrollo.

LA CUARTA DIMENSIÓN DE LA EVOLUCIÓN

Hemos tenido oportunidad de mostrar cómo la historia de los estudios relativos a la teoría de la evolución está plagada de controversias, y no puede afirmarse, como se hace en círculos poco informados o proclives a determinadas orientaciones ideológicas o religiosas, que el darwinismo o el neodarwinismo han tocado a su fin. En todo caso, lo que tenemos es una teoría que continuamente es englobada en una teoría de mayor calado explicativo, como si se tratase de una cebolla que va engrosándose con múltiples hojas. A modo de resumen recordemos las tres grandes concepciones en litigio:

- (a) La necesidad o no de una aproximación sistémica para poder explicar o construir vida.
- (b) La controversia entre una visión internalista y otra externalista (sintética) de la evolución.
- (c) La controversia sobre el papel relativo del azar frente a la SN en la evolución.

Probablemente no disponemos todavía de una teoría que englobe o resuelva, incluso de forma cuantitativa, las tres controversias anteriores. Para ello debemos avanzar más en algunos sectores. Por ejemplo, del mismo modo que se ha progresado enormemente en el estudio teórico y experimental de la SN, no puede decirse lo mismo respecto del azar, aunque sólo sea porque su incorporación al pensamiento evolutivo ha sido más reciente. Pero no anticipemos y vayamos por pasos.

Supongamos que la evolución constituye un cuerpo de fenómenos, que está relativamente bien explicado bajo la perspectiva de la teoría externalista. La teoría externalista afirma que el origen y transformación de los seres vivos son el producto de la acción conjunta de la mutación y la SN. Este paradigma ha calado tan profundamente en las raíces de la explicación que la cultura occidental hace del cambio biológico, que resulta extremadamente difícil contemplar otros posibles enfoques que se han ido abriendo paso en el estudio de la evolución biológica. Incluso podríamos decir que ha influido negativamente, porque se presenta como una teoría cerrada, conclusa, panexplicativa. Hay nuevos enfoques que, ciertamente, pueden interpretarse como ampliaciones de la teoría clásica. Hay otros, en cambio, que quieren presentarse como alternativas, incompatibles con ella.

Para describir esta situación de tanta efervescencia intelectual y que tantas pasiones levanta, recurriremos a la noción de *dimensión* del cuerpo de fenómenos que constituyen la evolución biológica. Supongamos que el cuerpo de la evolución se explica o dimensiona adecuadamente con la teoría externalista, tal y como aparece representado en la figura 1a. En mecánica clásica las dimensiones son irreducibles entre sí, de forma que cuando queremos situar un cuerpo (un volumen para ser más preciso) en el espacio necesitamos conocer las coordenadas (longitud, altura y profundidad) correspondientes. No vale una sola, o dos, para situar el cuerpo. Las coordenadas de las tres dimensiones son necesarias para poder situar o localizar el cuerpo. En el caso que nos ocupa, el cuerpo en cuestión es el de la evolución. Según la teoría clásica, dos dimensiones son suficientes para poder explicar cualquier novedad del cuerpo evolutivo. ¿Se necesitan más dimensiones para poder explicar la evolución? En la historia reciente del pensamiento evolutivo, el papel jugado por el azar, ejemplificado por la deriva genética, viene a ser una tercera dimensión irreducible y necesaria-

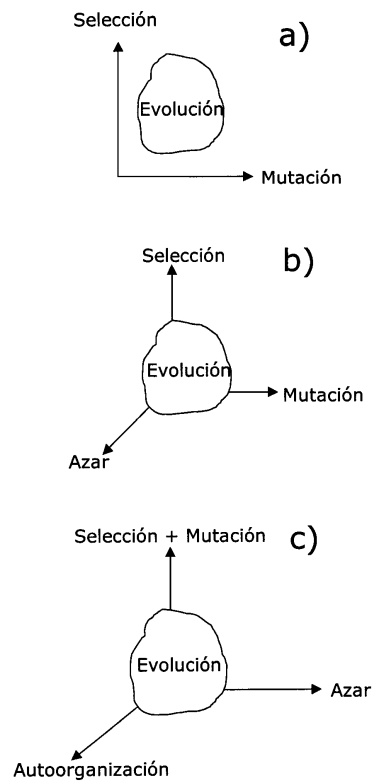


FIGURA 1
 Representación en dimensiones ortogonales de la explicación de la evolución biológica. (a) Teoría externalista basada en las dimensiones de mutación y selección natural (SN) darwiniana. (b) Teoría externalista ampliada, donde se incorpora la dimensión del azar, que debe entenderse como conjunto de fenómenos complementarios a todos aquellos, aleatorios también, que afectan a la composición genética de las unidades darwinianas de evolución. (c) Cuarta dimensión de la evolución, colectivamente denominada autorganización (véase texto para una explicación). Para poder representarlo hemos unido los ejes de SN y mutación.

ria para dar cuenta de la misma (figura 1b). La teoría neutra de la evolución molecular es un buen exponente del papel jugado por el azar en la evolución de los genes. La combinación de las tres dimensiones configura lo que podríamos denominar la “teoría externalista ampliada” de la evolución. La relevancia de esta teoría no radica sólo en el hecho del papel jugado por la deriva genética en la evolución de los genes, sino también por la relevancia que el azar parece tener, en general, en la evolución de los niveles superiores de la jerarquía biológica, tales como los de los individuos, las poblaciones, las especies u otras unidades taxonómicas. Es decir, no sólo se trata de incorporar los importantes logros de la escuela neutra en la escala molecular, sino también inscribir los puntos planteados en las diferentes controversias por mutacionistas, saltacionistas, genéticos, paleontólogos, biólogos del desarrollo, y demás, desde que Darwin formulara la SN. La tesis que tratamos de poner de manifiesto es que la dimensión del azar ha cobrado fuerza explicativa. Por lo tanto, la teoría estándar de la evolución en el momento actual es la que aquí denominamos como “teoría externalista ampliada”, cuyas tres dimensiones son la mutación, la SN y el azar. Bajo tal representación quedan englobados aquellos fenómenos que son consecuencia de sucesos fortuitos o aleatorios, algunos de los cuales se consideran esenciales (por ejemplo, la integración simbiótica). Por otro lado, tales novedades no son incompatibles con la acción oportuna de la SN sobre ellos. El carácter contingente de los sucesos fortuitos en la historia evolutiva y su implantación, o no, por SN, es una combinación de las dimensiones de SN y del azar. El lector interesado puede consultar la obra recientemente editada por Moya y Font (2004) como una aproximación a la teoría clásica extendida.

Obsérvese, además, que consideramos ortogonales la mutación (también aleatoria) y el azar. Esto es simplemente para indicar que en la dimensión mutación incluimos aquellos factores que son relevantes para la evolución biológica y que tienen un efecto específico sobre el material genético, no tanto en la frecuencia de una determinada nueva variante, como en la posibilidad intrínseca de que pueda aparecer. En este sentido, cabe mencionar que la citada dimensión admite en su seno buena parte de las concepciones internalistas, puesto que el estudio de, por ejemplo, la evolución de los propios genomas pone de manifiesto cómo éstos, a través de determinados procesos, son proclives a la generación de nuevas variantes de todo tipo. Duplicaciones génicas, genómicas, los efectos de los elementos transponibles, etcétera, son claros ejemplos de la importancia capital que esta dimensión debe tener en evolución. Muchos autores internalistas han banalizado las consideraciones externalistas basadas en el efecto de mutaciones puntuales, pero lo cierto es que el carácter dinámico de los genomas creando nuevas variantes forma parte integral de la moderna concepción externalista.

Ahora podemos formular las dos siguientes cuestiones, considerando el amplio abanico de factores adicionales a los tres que hemos formulado y que se consideran causas de la evolución orgánica:

- (a) ¿Son necesarias más dimensiones para comprender el cuerpo de la fenomenología evolutiva?
- (b) ¿Es realmente la SN una dimensión explicativa de la evolución biológica?

La primera pregunta contempla la posibilidad de incorporar una o más dimensiones a las ya existentes para la explicación evolutiva (figura 1c), de las que todavía no hemos hablado. La segunda, con independencia o no sobre si hay que introducir nuevas dimensiones, admite la posibilidad de que la SN no constituya una dimensión explicativa de la evolución orgánica, lo que nos llevaría a eliminar el eje de la SN de la figura 1. Bajo estas dos preguntas hemos de movernos a la hora de considerar nuevas dimensiones, porque muchos autores hablan de introducir nuevas dimensiones con base en la exclusión de la SN. Kauffman (1993) resalta la capacidad que tienen para autorganizarse los sistemas compuestos por muchos elementos, incluyendo los biológicos. La autorganización en los sistemas biológicos sería responsable de la generación de importantes innovaciones evolutivas que en modo alguno podrían ser el producto exclusivo de las dimensiones de la teoría externalista ampliada.

El fundamento de la teoría de Kauffman reside en el comportamiento complejo y regular que exhiben conjuntos interactivos de unidades elementales (genes, células, organismos, con respuestas individuales normalmente binarias, del tipo "activo" o "no activo") cuando éstas reciben señales de otras unidades con las que guardan algún tipo de comunicación. Se trata de su conocido modelo *NK*, donde *N* es el número de unidades del sistema y *K* el de señales que recibe una unidad por parte del resto. Sorprende, al menos en teoría, la enorme cantidad de propiedades y conductas complejas que tales modelos llegan a generar, algunas de las cuales son análogas a las mostradas por los sistemas biológicos. Relacionada también con la generación de un comportamiento complejo, pero con un fundamento macroscópico, no basada su formulación en el número e interacciones de las unidades componentes, tenemos la teoría de la criticidad autorganizada (Bak 1996). El ejemplo canónico es el de la montaña de arena, que exhibe una conducta compleja, donde periodos invariantes en la morfología de la montaña de arena, en tanto que tal (sigue siendo montaña aunque vaya aumentando de tamaño) van seguidos de oleadas intermitentes de arena o avalanchas. Las avalanchas, producto del efecto dominó en el que un grano empuja a otros y los mueve, no tienen efectos más que locales cuando la pendiente de la montaña no es elevada. En el momento en que lo es, cuando se ha alcanzado el equilibrio estacionario,

el comportamiento de cualquier grano puede tener efectos a gran escala; entonces se dice que estamos en un estado crítico de dinámica emergente. Bak ha utilizado su teoría para dar cuenta del equilibrio puntuado (saltacional) en la evolución de las especies, donde solamente cuando la especie se encuentra en un estado estacionario, cualquier alteración puntual (suponemos que de naturaleza genética) puede conllevar el salto a una nueva situación o emergencia de una nueva especie. Ambas teorías, en su formulación original, no hacen referencia a dimensión selectiva alguna. Sería, por lo tanto, cuestión de evaluar en qué medida pueden explicar todos o cada uno de los fenómenos que explica la SN para constituirse en dimensiones sustitutivas o en qué medida explican algunos fenómenos biológicos que la SN no parece poder explicar.

Más próxima a investigaciones de naturaleza empírica tenemos, de nuevo, la dimensión internalista de la evolución que emana del mutacionismo y de la moderna biología del desarrollo. Debemos observar, no obstante, que los ejes de la mutación y el azar están formalmente incorporados en la teoría externalista ampliada. Solamente si hubiera algún fenómeno evolutivo que no pudiera explicarse por la acción, única o combinada, de estas tres dimensiones, podríamos admitir una dimensión especial para el desarrollo en la evolución biológica. Por ejemplo, la capacidad intrínseca que tienen los organismos de tamponar las mutaciones, o la capacidad de que las unidades celulares que componen el desarrollo se autorganicen, a lo Kauffman, en una forma que, siendo importante para dar cuenta de determinados patrones o fenómenos evolutivos, no pudiera hacerse desde las tres dimensiones anteriores. Veamos, por ejemplo, la tesis del tamponamiento que afirma que el desarrollo impone restricciones que consisten, esencialmente, en un amortiguamiento de los efectos de la variabilidad mutacional por los patrones, evolutivamente bien establecidos, de un cierto número limitado de organizaciones morfológicas (Gerhart y Kirschner 1997). Tales patrones son contrarios a los efectos graduales de la SN que se promueven eventualmente tras la aparición de mutaciones individuales. Esos patrones tienen una capacidad intrínseca para tamponarlos y no cambiar. Observe el lector las similitudes o resonancias de identidad que aparecen entre la teoría de la autorganización, la criticalidad y la del tamponamiento mutacional. Ciertamente no podemos garantizar si estamos hablando de una o más dimensiones nuevas. Para facilitar la comprensión admitamos que se trata de la misma dimensión, a la que genéricamente llamaremos la "dimensión autorganizativa". La teoría de los sistemas complejos constituiría la base de esa nueva dimensión, pero no es una teoría sustitutiva de la teoría externalista ampliada, sino, de nuevo, una ampliación de la teoría ya ampliada. Por otro lado, nos gustaría dar a entender, especialmente ahora que ya tenemos propuestas para sintetizar vida en el laboratorio (aunque debemos ser

muy precavidos con este concepto), y que han aparecido teorías sistémicas de la organización macromolecular de los organismos, así como la teoría de los sistemas complejos, que estamos más próximos al sueño de Goethe de cerrar la dimensión analítica, sirviéndonos de ella y recomponiendo sintéticamente.

Sería largo detallar ejemplos y estudios llevados a cabo en áreas como la ecología (especies componentes de los ecosistemas), la conducta animal (individuos componentes de la especie) o la neurociencia (células nerviosas componentes del cerebro), donde claramente las correspondientes unidades componentes, en su interacción, parecen generar patrones complejos que podrían ser explicados recurriendo a fenómenos autorganizativos. Bell (1997) mantiene que la única objeción científica sería en la actualidad a la SN como causa generadora de complejidad biológica es la autorganización. La nueva dimensión, de ser verificable su no reducción a la teoría externalista ampliada, configuraría más cumplidamente la explicación del cuerpo de la evolución y la vida en general. Tenemos la obligación de aplicar en este punto, y en cualquier otro sobre la naturaleza de las teorías científicas, la Navaja de Occam. En efecto, no hay necesidad de añadir nuevas dimensiones si tenemos capacidad explicativa suficiente con las existentes; o bien demostramos, de alguna forma, que las nuevas dimensiones son reducibles a un conjunto mínimo de dimensiones ortogonales irreducibles.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (España) y el gobierno de la Comunidad Valenciana (España).

REFERENCIAS

- Bak, P. (1996), *How Nature Works. The Science of Self-organized Criticality*. Oxford: Oxford University Press.
- Bell, G. (1997), *Selection. The Mechanism of Evolution*. New York: Chapman and Hall.
- Fontdevila, A. y Moya, A. (2003), *Evolución: Origen, adaptación y divergencia de las especies*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Gerhart, J. y Kirschner, M. (1997), *Cells, Embryos and Evolution. Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Oxford: Blackwell Science.
- Kauffman, S. (1993), *The Origins of Order: Self-organization and Selection in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Margulis, L. y Sagan, D. (2003), *Captando genomas. Una teoría sobre el origen de las especies*. Barcelona: Editorial Kairós.
- Moya, A. (2000), "Nuevos enfoques en la teoría de la evolución," *Ludus Vitalis* 7(14): 25-34.
- Moya, A. (2003), "Controversias en torno a la teoría de la evolución biológica," en García Barreno, P. (ed.), *Cincuenta años de ADN. La doble hélice*. Madrid: Espasa-Calpe, pp. 399-435.
- Moya, A. y Font, E. (eds.) (2004), *Evolution: From Molecules to Ecosystems*. Oxford: Oxford University Press.