
NUEVOS ENFOQUES EN LA TEORÍA DE LA EVOLUCIÓN

ANDRÉS MOYA

¿Cuántos parámetros requiere la evolución biológica para ser explicada? Supongamos que la evolución es un cuerpo de conocimientos, y que tal cuerpo está relativamente bien comprendido bajo la perspectiva de la teoría clásica. No hay que pasar con ligereza la noción de *cuerpo*, pues las diferentes áreas de la biología valoran de forma distinta los elementos (que componen el cuerpo) de la evolución biológica. Para un microbiólogo, por ejemplo, es menos importante la generación de morfología y patrones de desarrollo que saber que cómo operan y se expresan genes en función de los recursos ambientales disponibles. Lo contrario ocurre con el biólogo del desarrollo que, trabajando con ambientes celulares más constantes que los estudiados por el microbiólogo, tiene por objetivo fundamental el estudiar las causas que determinan la cascada de acontecimientos que concluyen en una morfología adulta. Si bien es cierto que la complejidad asociada a la morfología de un organismo superior es mayor que la un microorganismo, habríamos de considerar, de forma paralela, que los tiempos que la evolución ha requerido para dar con una replicón, una célula, o la primera célula eucariótica son incomparablemente mayores que los que ha necesitado para llegar a la multicelularidad, las grandes agrupaciones filogenéticas o la inteligencia humana. La evolución, como cuerpo, incluye la generación de novedades que han ido apareciendo, así como el tiempo necesario para descubrirlas y estabilizarlas.

La teoría clásica de la evolución dice que el origen y transformación de los seres vivos es el producto de la acción conjunta de la mutación y la selección natural. Esta explicación ha calado tan profundamente en la sociedad occidental que resulta complicado mostrar los nuevos enfoques que se están abriendo paso en evolución, los que podrían interpretarse como ampliaciones a la teoría clásica, limitaciones a la misma o, incluso, modificaciones profundas. Para describir esta situación de tanta ebullición, voy a aplicar la noción de *dimensión* al cuerpo evolutivo. Supongamos que, de momento, la evolución es un cuerpo que se explica o dimensiona adecuadamente con la teoría clásica. La noción de dimensión que aquí utilizo tiene, al menos en una primera versión, un significado metafórico; veamos por qué. En física clásica las dimensiones son irreducibles (ortogonales) entre sí, de forma que cuando queremos situar un cuerpo en el espacio necesitamos saber las coordenadas correspondientes. No vale una sola, o dos, para situar el cuerpo. Las tres son necesarias para poder localizarlo. Supongamos que el cuerpo, en este caso, es la evolución. La teoría clásica explica el cuerpo de la evolución con dos dimensiones: la mutación y la selección. Pero para poder situar adecuadamente el cuerpo necesitamos alguna otra dimensión. No podemos garantizar con dos dimensiones una comprensión de todo el cuerpo evolutivo. Así, por ejemplo, hay evidencia empírica muy fuerte señalando el importante papel jugado por el azar en la evolución, lo que justificaría una tercera dimensión para comprender el cuerpo evolutivo en su totalidad. La teoría neutra de la evolución molecular (Kimura, 1983) es un buen exponente del papel jugado por el azar en la evolución de los genes. La combinación de estas tres primeras dimensiones configura lo que podríamos denominar la teoría "clásica extendida" de la evolución. No es sólo por el papel jugado en otras escalas de la jerarquía biológica, como la de los individuos, las poblaciones, las especies, etc. No sólo se trata, pues, de reivindicar los importantes logros de la escuela neutralista en la escala molecular, sino situar en su justo punto el papel jugado por el azar en la evolución, retomando la vieja polémica, anterior a Kimura, entre Fisher y Wright, sobre si la evolución es producida fundamentalmente por selección natural (Fisher) o por selección natural y azar (Wright).

Pero, ¿necesitamos más dimensiones para comprender el cuerpo de la evolución? Aquí entramos en los nuevos enfoques de la investigación evolutiva en la biología actual. En efecto, pueden existir nuevas dimensiones, pero se necesita evaluar su relación (su ortogonalidad) respecto de las tres dimensiones previamente indicadas: mutación, selección y azar. Para no dejar a los lectores en ascuas, comentaremos que se proponen, por ejemplo, parámetros intrínsecos a la dinámica de la materia, lo que algunos autores denominan genéricamente 'autorganización' de la misma (Kauffman, 1993), que podrían generar importantes innovaciones

evolutivas. El fundamento de la teoría de Kauffman reside en el comportamiento complejo exhibido por unidades elementales (con respuestas, normalmente, binarias: 0 o 1, sí o no, *on* u *off*, activo o no activo, etc.) cuando reciben múltiples señales en su vecindad. Son los modelos NK, donde N es el número de unidades del sistema y K el número de señales que recibe una unidad por parte del resto. Sorprende la enorme cantidad de propiedades y conductas complejas que tales conjuntos llegan a generar, algunas de las cuales son análogos virtuales de sistemas biológicos.

Relacionada también con la generación de comportamiento complejo, tenemos la teoría de la "criticalidad autorganizada" (Bak, 1996). El ejemplo canónico es el de la montaña de arena. Exhibe un comportamiento típicamente interrumpido (en clara referencia a la teoría del equilibrio interrumpido o puntuando de Eldredge y Gould), donde periodos de invariancia en la morfología de la montaña de arena van seguidos de oleadas intermitentes de arena o avalanchas, con cambios dramáticos en su morfología. Las avalanchas son el producto del efecto dominó, en el que un grano empuja a otros y los mueve, lo que no tiene 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: estamos en un estado crítico de dinámica emergente (Bak, 1966).

Pero hay otros candidatos a dimensiones explicativas del cuerpo evolutivo. Históricamente más antigua, tenemos la posible dimensión de las restricciones impuestas por el desarrollo en la evolución morfológica de los organismos superiores (una cita reciente que retoma esta tesis es Gerhart y Kirschner, 1997). La tesis en cuestión es la de que las restricciones consisten, esencialmente, en un taponamiento de los efectos que la variabilidad mutacional tiene sobre los patrones, evolutivamente bien establecidos, de organización morfológica.

He comentado dos o tres posibles nuevas dimensiones de comprensión del cuerpo de la evolución. Y digo posibles porque no queda clara la independencia entre modelos NK de autorganización, criticalidad y restricciones del desarrollo. El contexto teórico y experimental en donde surgen y donde se aplican no es coincidente, pero pueden darse elementos claramente comunes. A saber, existen dinámicas que generan un patrón complejo que depende del sistema en su conjunto y no de las partes componentes. No voy a entrar en este interesante análisis, y sólo mantendré la hipótesis de equivalencia para poder así hablar de una cuarta dimensión potencial que añadir para comprender el cuerpo de la evolución. Amplios sectores de la teoría ecológica, de la conducta animal, de la neurología, etcétera, donde aparecen interacciones entre unidades componentes y generación de patrones complejos entrarían, también, en el campo de la "autorganización". Coincido en esto con Bell (1997), quien

mantiene que en la actualidad la única objeción científica sería a la selección natural como mecanismo generador de complejidad biológica es lo que él denomina genéricamente "autorganización". En cualquier caso, deberíamos demostrar no sólo su operatividad explicativa sin el recurso a la selección, sino también en qué medida la selección o la selección combinada con el azar no son explicaciones suficientes de la historia evolutiva, en cuyo caso habría la necesidad de incrementar el número de dimensiones.

Esta cuarta dimensión, de ser verificable e irreductible (ortogonal) a la teoría clásica expandida, configuraría mejor el cuerpo de la evolución. Es evidente que de no ser reductible a las tres primeras dimensiones, y habiendo demostrado su capacidad explicativa en sectores donde la teoría clásica se muestra insuficiente, tendríamos necesidad de ampliar la teoría evolutiva con un nuevo parámetro. Pero de ser reductible, es decir, la demostración de que es irrelevante como dimensión para entender el cuerpo evolutivo, no habría necesidad alguna de decir que la teoría clásica es insuficiente. Para contribuir a la resolución de este dilema, una buena aproximación podría consistir en presentar los nuevos enfoques de investigación de la evolución, intentando dar pistas sobre si necesitamos dimensiones adicionales que añadir a la teoría clásica. En este trabajo hablaremos de cuatro enfoques. El enfoque clásico nos ayudará a entender la situación actual de la teoría clásica, pero creo poder ofrecer una panorámica de la evolución presentando, además, otros tres enfoques que pueden ayudarnos a entender si existen o no nuevas dimensiones. Los llamaré enfoques computacional, constructivo y de las restricciones impuestas por el desarrollo, respectivamente.

EL ENFOQUE CLÁSICO

Bell (1997) remarca como fundamental para la biología experimental evolutiva el llevar a cabo experimentos de selección. El libro resume la esencia de la tradición neodarwinista y su obra está orientada a explicar por qué la selección es el parámetro esencial para entender el origen y la variación de los seres vivos. Bell mismo da cuenta de los inconvenientes y críticas que la aproximación experimental supone. Por un lado, implica una reducción de las condiciones naturales a las experimentales y, por otro, un diseño que, de alguna forma, permita contrastar la presencia de la misma. Su posición es enfática. La única manera de entender o explicar el mundo viviente es por medio de la selección. Y ésta se pone de manifiesto, fundamentalmente, a través de experimentos adecuados. Frente a tal interpretación se encuentran dos escuelas que antagonizan a la posición seleccionista. Una está formada por aquellos que admiten la existencia de una inteligencia sobrenatural, superior a la nuestra, que ha

sido responsable de la creación del mundo viviente; la otra reúne a un conjunto de científicos que hablan de 'autorganización' como elemento fundamental responsable de la generación del mundo y las novedades de la evolución, para los que la selección tiene un papel menor. Bell es contundente. Aunque hay una respuesta o conjunto de respuestas racionales a la primera escuela, la creacionista, no parece que la racionalidad sea el camino adecuado para resolver la discrepancia entre seleccionistas y creacionistas. Frente a la segunda, en cambio, la que podríamos denominar "escuela autorganizacionista", cabe un debate. Bell propone que la evolución no puede entenderse si no es recurriendo a la selección y, segundo, que no se necesita otra dimensión para su comprensión.

Siguiendo la terminología a la que he hecho referencia, podríamos decir que Bell sostiene una posición bidimensional (a caso tridimensional si hemos de incluir factores aleatorios en la evolución del mundo viviente) para entender el cuerpo de la evolución. No admite la existencia de una nueva dimensión explicativa, que podría ser complementaria e irreducible a la selectiva.

EL ENFOQUE COMPUTACIONAL

Veamos algo de la evolución *in silico*. Para calibrar la trascendencia de este enfoque para el campo de la evolución, haría tres consideraciones. La primera está relacionada con los trabajos pioneros de Holland (1975), que aplica la teoría clásica extendida de la evolución a la resolución de problemas que pueden plantearse algorítmicamente. Sus "algoritmos genéticos" y otras formas recientes de computación evolutiva se han convertido en herramientas útiles para la resolución de problemas. Las citadas metodologías, basadas en un modelo de mutación, recombinación y selección, constituyen una aplicación de la teoría clásica extendida. Es decir, constituyen una prueba indirecta de que la teoría clásica es una condición necesaria y suficiente de la evolución, del mismo modo que Darwin extrapoló a la naturaleza la significación del papel de la selección después de observar las transformaciones que sufren las especies como consecuencia de la práctica de la selección artificial.

Segundo, aunque parezca paradójico respecto de lo anterior, la computación evolutiva se ha planteado en un contexto no darwiniano. En efecto, existe la posibilidad de inventar mundos no selectivos que generan comportamientos tan complejos como aquellos otros donde la selección está presente (Langton *et al.*, 1992). Dentro de esta ambivalencia se mueve el campo de la "vida artificial" y su programa, el estudio de la vida y la evolución como un juego de posibilidades, que varía desde la ecología computacional de competencia e interacción de Ray (1992), hasta la química algorítmica de Fontana, donde las unidades evolutivas surgen

por un proceso recursivo donde la selección está aparentemente ausente. (Fontana y Buss, 1994).

La tercera consideración hace referencia explícita a los trabajos de Kauffman con los modelos booleanos NK ya comentados, donde se aprecia no sólo su intención por poner de manifiesto el papel que las interacciones entre unidades componentes tienen en la génesis y mantenimiento de estructuras ordenadas superiores, sino también su esfuerzo por combinar autorganización y selección. En consecuencia, tenemos una posible integración que apuntaría hacia una cuarta dimensión para comprender el cuerpo de la evolución: el de la autorganización.

EL ENFOQUE CONSTRUCTIVO

Se trata de una aproximación, tanto experimental como teórica, normalmente a escala molecular o con microorganismos genéticamente sencillos, donde los cambios que se producen en sus genomas son apreciables casi de forma lineal o instantánea en sus fenotipos. Veamos tres ejemplos de este "Parque Jurásico real":

- a) Filogenética experimental con virus de RNA o sistemas similares (Hillis *et al.*, 1992). La posibilidad de llevar a cabo experimentación evolutiva generadora de grandes transiciones o transformaciones apreciables por un observador humano siempre ha sido considerada como algo inalcanzable. Los virus de RNA, o sistemas experimentales de evolución de moléculas *in vitro* pone ahora en entredicho ciertas afirmaciones sobre la incapacidad de visualizar en escalas de tiempo pequeñas los profundos cambios evolutivos que a largo plazo se detectan en la historia natural de nuestro planeta. Eso es una consideración no metafórica: los virus de RNA experimentan en un año cambios en su variabilidad que son equivalentes a los que experimentan organismos basados en DNA en un millón de años.
- b) La construcción de un gen ancestral. Por inferencia filogenética podemos evaluar la secuencia primaria de genes ancestrales, modificar por medio de mutagénesis dirigida genes derivados y reconstruir, así, tales genes ancestrales y, finalmente, probar su función.
- c) Evolución *in vitro* (Joyce, 1992). No se trataría tanto de reconstruir un gen o función pasada como crear una nueva, con una experimentación diseñada para tal objetivo. La secuencia de tal biotecnología evolutiva es sencilla: generación aleatoria de formas moleculares en un número ingente; selección de algunas o ensayo de eficiencia; amplificación por *polymerase chain reaction* de las variantes seleccionadas y de nuevo una repetición del proceso desde el paso de la selección.

Si algo caracteriza todas estas aproximaciones es su extremado reduccionismo, pero ponen de manifiesto la relevancia de la selección en, por ejemplo, fases iniciales de la evolución de la vida o de estructuras genéticas o replicones sencillos donde parece darse una gran linealidad entre fenotipo y genotipo.

EL ENFOQUE DE LAS RESTRICCIONES
IMPUESTAS POR EL DESARROLLO

Históricamente, este enfoque precede a los anteriores. En el seno de la biología del desarrollo y la paleontología se han planteado dudas más que racionales al programa adaptacionista y al valor adaptativo de todos y cada uno de los caracteres de los organismos. El objetivo no es tanto plantear esa controversia, que durante años ha constituido un acicate al concepto de selección como factor unidimensional del cuerpo de la evolución, sino simplemente manifestar que siguen vigentes sus consideraciones. El desarrollo impone restricciones a la variabilidad que subyace en todo organismo como consecuencia de la mutación, de forma tal que alteraciones en genes o unidades concretas no necesariamente conllevan cambios en la morfología. Por lo tanto, no necesariamente se constituye la variabilidad heredable en un elemento fundamental del cambio o la evolución; puede darse variabilidad sin cambio en la morfología. Por otro lado, tenemos el fenómeno de la interacción, de forma tal que cuanto mayor es el número de interacciones en un sistema (Edelman, 1998), más taponado estará frente al cambio; una predicción, por otro lado, ampliamente presente en los teóricos de la "autorganización" y la "criticalidad autorganizada", y donde, llegado a determinado punto de la evolución de una estructura, cambios locales determinados pueden promover profundas alteraciones o generación de nuevas morfologías.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por la DGES, proyectos PB94-0034 y PB96-0793.

BIBLIOGRAFÍA

- Bak, P. (1996). *How Nature Works. The Science of Self-Organized Criticality*. New York: Oxford University Press.
- Bell, G. (1997). *Selection. The Mechanism of Evolution*. New York: Chapman and Hall.
- Edelman, G. M. (1988). *Topobiology. An Introduction to Molecular Embriology*. New York: Basic Books.
- Fontana, W. and Buss, L. (1994). "‘The arrival of the fittest’: Towards a theory of biological organization." *Bulletin of Mathematical Biology* 56:1-64.
- Gerhart, J., and Kirschner, M. (1997). *Cells, Embryos, and Evolution. Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Oxford: Blackwell Science.
- Hillis, D. M., Bull, J.J., White, M. E. Badgett, M. R., and Molineux, I.J. (1992). "Experimental phylogenetics: generation of a known phylogeny." *Science* 255: 589-592.
- Holland, J.H. (1975). *Adaptation in Natural and Artificial Systems. An Introductory Analysis with Applications to Biology, Control, and Artificial Intelligence*. Ann Arbor: The University of Michigan Press.
- Joyce, G. F. (1992). "Directed molecular evolution." *Scientific American* 267: 90-97.
- Langton, C. G., Taylor, C., Doyne Farmer, J., and Rasmussen, S. (1992). *Artificial Life II*. Redwood City: Addison-Wesley Publishing Co.
- Kauffman, S. A. (1993). *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. New York: Oxford University Pres.
- Kimura, M. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ray, T. S. (1992). "An approach to the synthesis of life," in C. G. Langton, C. Taylor, J. Doyne Farmer and S. Rasmussen (edits.) *Artificial Life II*, pp. 371-408. Redwood City: Addisson-Wesley Publishing Co.

RESUMEN

Aunque en forma metafórica, podemos aproximarnos a la explicación del cuerpo de la evolución biológica recurriendo a las dimensiones que se utilizan en física para localizar los cuerpos en el espacio. Así, un punto en el espacio está bien localizado cuando disponemos de un conjunto necesario y suficiente de dimensiones ortogonales. Tales dimensiones, que en biología evolutiva llamaremos parámetros, suelen ir asociados a determinadas teorías de la evolución biológica. Según la teoría clásica (y clásica extendida), tres parámetros dan una descripción adecuada del cuerpo de la evolución, a saber: la mutación; la selección natural, y el azar. Nuevos hallazgos, o antiguos reinterpretados con fundamentación diferente, pretenden aportar nuevos parámetros para la comprensión del cuerpo de la evolución. Incluso hay enfoques que llegan a sostener que la selección no constituye un parámetro fundamental para dar cuenta de la generación del mundo viviente. Demostrar que esta tesis no es correcta, que los nuevos parámetros son irrelevantes para explicar el mundo viviente, o que son reductibles a los tres mencionados anteriormente, es lo que constituye, hoy por hoy, uno de los debates teóricos centrales sobre la teoría de la evolución.

Entre los nuevos enfoques a la evolución hay que mencionar los relacionados con la computación evolutiva, la construcción *in vitro* de fenotipos simples o de genes ancestrales, o el de las restricciones que el desarrollo impone a la morfología de los individuos. En todos ellos se debate el papel relativo que juega la selección natural en la evolución y, en alguno de ellos, en función del grado de verificación de las hipótesis se mantiene que la explicación del cuerpo de la evolución requiere nuevas dimensiones o parámetros.

ABSTRACT

NEW APPROACHES TO THE THEORY OF EVOLUTION

Although in a metaphoric way, we can approach the explanation of the body of biological evolution by resorting to the dimensions used in physics to locate bodies in space. Thus, a point in space is well located when one has a necessary and sufficient set of orthogonal dimensions. Such dimensions, which in evolutionary biology we will call “parameters”, are usually associated to certain theories of biological evolution. According to the classical (and extended classical) theory, three parameters provide an adequate description of the body of evolution, i.e., mutation, natural selection, and chance. New findings, or old ones re-interpreted upon a new foundation, intend to provide new parameters for understanding the body of evolution. There are even some approaches that go as far as to state that selection is not a fundamental parameter to account for the generation of the living world. Demonstrating that this thesis is not correct, that the new parameters are irrelevant to explain the living world, or that they are reducible to the three mentioned above, represents nowadays one of the core theoretical debates on the theory of evolution.

Among the new approaches to evolution, it is worth mentioning those related to evolutionary computing, *in vitro* building of simple phenotypes or ancestral genes, or the restraints that development places on the morphology of individuals. All of them debate the relative role that natural selection plays in evolution, and some of them, according to the degree of verification of the hypotheses, sustain that explaining the body of evolution requires new dimensions or parameters.