



Los objetos de la selección

Tobías Mojica Ph.D. Instituto de Genética, Universidad Nacional.

Se ha discutido que la evolución tiene tres significados separados (1); el significado más viejo y mejor cimentado es el sentido general de cambio con el tiempo; el segundo significado es el de descendencia, "los organismos son relacionados por descendencia a través de ancestros comunes", y el tercer significado es el sentido totalmente diferente de un mecanismo explicativo particular para el cambio y los procesos subyacentes en los dos primeros significados. En el momento presente el tercer significado está, casi por consenso, confinado a una hipótesis explicativa particular; el Darwinismo.

El mecanismo Darwinista que explica el cambio evolutivo es la selección natural, teoría que no ha tenido ningún cambio serio desde 1859. Es un modelo de variación azarosa, es decir no dirigida, y supervivencia diferencial. A cada nivel parece haber una fuente diferente de variación y una fuente diferente de selección, y ocurren diferentes manifestaciones de diferentes supervivencias diferenciales, con consecuencias diferentes. En la teoría Darwinista la selección no produce la materia prima de la variación. Sin embargo, la variación sola, sin la selección que le dé forma, es incompleta.

La fuente y la naturaleza de la variación, un aspecto importante de la teoría evolutiva ha sido poco considerado, pues desde los tiempos en que los padres de la genética de poblaciones, notablemente Fisher, Haldane y Wright, demostraron que las medidas de idoneidad genética eran cuantificables, los estudios del mecanismo de evolución han hecho gran énfasis sobre la selección, es decir sobre la supervivencia diferencial.

Deficiencias y todo, existe un consenso acerca de la selección natural, la discusión no es acerca de la selección misma sino acerca de la unidad y los objetos de la selección, que se puede resumir formulando dos preguntas de gran importancia: ¿existe una unidad de selección? ¿Y Cuáles son los objetos que se seleccionan por selección natural? O, dicho de otra manera, ¿cuales son los blancos de la selección?

Las respuestas producen un poco de confusión. Un análisis de Lloyd (2) y Brandon (3) y de la literatura citada allí, me llevó a pensar que la confusión se origina de dos cosas: algunas diferencias conceptuales básicas, y principalmente una falla en limitarse a una definición rigurosa de los términos. Parece un buen momento para ofrecer

una crítica cuidadosa de los argumentos de lado y lado de la confusión.

La selección Darwiniana es un proceso que ocurre en dos pasos: i. La generación de una gran cantidad de variación, substrato del segundo paso y ii. El proceso propio de selección o eliminación. La unión de las nociones de variación y selección puede eliminar equívocos en la terminología.

La selección es un término usado por los ganaderos ingleses del siglo XIX, y considerado adecuado por el mismo Darwin (4). La dificultad empieza con la descripción exacta del proceso de selección. Primero Herbert Spencer y luego Alfred Russel Wallace, le hicieron notar a Darwin que en la naturaleza no hay agente que "seleccione el mejor". Los beneficiarios de la selección son los individuos que sobreviven una vez que los menos aptos, en un ambiente particular, han sido eliminados. La selección natural es un proceso de eliminación no al azar, en palabras de Spencer, y la supervivencia del más apto es una noción legítima siempre y cuando se defina bien el término "más apto".

Darwin, además, (5) apreció otro tipo de selección, la selección sexual; la

escogencia, por parte de las hembras, de machos particulares, y de las batallas, en especies poligínas, entre los machos, para tener el mayor número posible de hembras, y por lo tanto, de idoneidad genética, como decimos en la actualidad. Hoy la selección sexual se llama "la selección para tener éxito reproductivo" y se reconoce que incluye muchos otros fenómenos tales como los conflictos entre padres e hijos, la rivalidad entre hermanos, inversiones desiguales de los dos padres, tasas desiguales de división entre los organismos procarióticos, y mucho del tema de la sociobiología. En todos los casos ocurre selección, pura y llana, y no eliminación. Es difícil deshacernos de la impresión de que esta segunda selección fuese más importante que la primera.

Para Darwin, y para casi todo el mundo desde 1859, el blanco de la selección era el individuo. La entidad que sobrevive o muere, que se reproduce o no, es el individuo. Todo esto parece, superficialmente, una tautología. Pero mirando un poco por debajo de la superficie nos damos cuenta que la tautología desaparece, y quedan problemas centrales de teoría biológica. La controversia empieza con el propio Darwin en 1971 (4) al reconocer, quizás equivocadamente, que el grupo social es potencialmente objeto de selección, y en 1962 Wynne-Edwards (6) propuso al grupo como objeto de selección argumentando que la dispersión, y otros movimientos poblacionales solo se podrían explicar, aceptando a los grupos como los objetos de la selección. Lack (7) y Williams (8) criticaron intensamente las ideas de Wynne-Edwards, y demostraron que este autor había interpretado mal sus observaciones, las que tenían que ser explicadas con el individuo como blanco de la selección. Aquí se resuelve un problema y comienza otra serie de problemas, pues, aparecen dos unidades de selección. Lack adoptó la selección individual tradicional pero Williams optó por pos-

tular al gene como el blanco de la selección.

La naturaleza de la selección puede ser separada en dos nociones; selección ¿para qué? y selección ¿de qué?. En ambas preguntas subyace la noción de generación de variación, y selección propiamente dicha. La pregunta selección de que se refiere a la entidad particular que es seleccionada, o, dicho de otra manera, cual es la entidad que tiene una mayor probabilidad de supervivencia, o una mayor probabilidad de reproducirse exitosamente, o alternamente de ser eliminada.

Selección ¿para qué?

La respuesta a esta pregunta es más o menos evidente. Es el fenotipo, o cualquier aspecto de este es favorecido por la selección, si favorece la supervivencia o el éxito reproductivo. Se puede estar hablando de una mejora estructural o de un proceso fisiológico, un comportamiento nuevo, o una modificación de este, una mejora en la utilización de los recursos ambientales, en fin, de cualquier modificación del fenotipo que aumente la sobrevivencia y el éxito reproductivo. Inclusive se puede estar hablando de una estructura secundaria particular, de una macromolécula particular (9). Puesto que el genotipo causa el fenotipo, la selección escoge automáticamente aquellos componentes del genotipo que contribuyen al fenotipo seleccionado. El fenotipo se selecciona directamente, y el genotipo indirectamente. La selección ¿para qué? incluye también, cualquier nivel de organización biológica, desde el nucleótido, pasando por el patrón de codones (10) hasta la especie, y podría llegar al ecosistema, pero solo cuentan aquellos beneficios, que explican el proceso de selección, los beneficios accidentales no cuentan. El resultado neto de la selección continua y permanente, es la adaptación de los organismos. Adaptación a medios ambientes particulares, ni más ni menos.

Selección ¿de qué?

La entidad particular que es seleccionada, necesita una discusión profunda acerca de los niveles de la selección. La mayor parte de los estudiosos de la biología "piensan" que el individuo es el blanco principal de la selección. Otros blancos, en niveles más altos y más bajos de las jerarquías de los seres vivos, no son ampliamente aceptados, ni tampoco son bien entendidos o aún bien discutidos. ¿Existen otros blancos de la selección a otros niveles? No parece razonable tener una biología tan variada, con un solo mecanismo de evolución, y con un solo blanco de esta (9, 10). Miraremos algunos de los blancos que se proponen.

El Gene

La genética de poblaciones había adoptado la idea de que el gene es la entidad principal del cambio evolutivo y por tal razón, cuando en 1966 Williams (7) propuso adoptar al gene como el blanco objeto de la selección, la idea no cayó como una sorpresa y fue apoyada por Richard Dawkins (11). La idea, concordante con los espíritus reduccionistas de la época, fue ampliamente aceptada, para luego ser severamente criticada (12, 13), aún por autores que inicialmente la habían aceptado. Los críticos hacen notar los argumentos más obvios y contundentes. Los genes no son objetos independientes, y por lo tanto ni son visibles a la selección ni pueden servir como blanco. Además, el mismo gene puede ser benéfico en la condición de heterocigoto, pero letal en la condición del homocigoto, como ocurre por ejemplo con el gene de la anemia falciforme. La bondad de muchos genes depende del contexto genético.

El pleiotropismo de muchos genes, y las interacciones complejas entre los genes que especifican fenotipos poligénicos, también le quitan vigor a

la noción de que los genes sean blancos de selección. En este sentido la genética molecular ha sido muy ilustrativa. Los replicadores genéticos son seleccionados indirectamente, a través del fenotipo; combinaciones de genes, como por ejemplo los cromosomas, no son objetos de selección, pero los organismos que los portan si lo son.

El gameto

Debido a los números y a las ratas de éxito de los gametos, es posible pensar que tales entidades puedan estar sujetas a selección intensa. Pero se sabe tan poco acerca de la idoneidad gamética, que este hecho casi nunca se menciona en la literatura. Se presume, sin demostración, que el éxito que tiene, por ejemplo, un espermatozoide de un vertebrado terrestre, en la fertilización de un huevo, no tiene relación con las propiedades de su genoma haploide, que producen adultos reproductivamente exitosos. Las propiedades que le dan éxito al espermatozoide son la habilidad para nadar, para sensar los huevos y para penetrarlos. Estas son propiedades del fenotipo extendido del macho, y no tienen nada que ver con el genoma haploide de los gametos, el cual, al nivel de resolución actual, no tiene influencia sobre la capacidad fertilizadora de ellos. A este nivel, el factor más importante es el azar. Gametos de otros organismos, como por ejemplo polen y los gametos, de organismos acuáticos, que nadan libremente, parecen tener propiedades gameto-específicas, con influencia sobre el éxito reproductivo. Estos si podrían ser blancos reales de selección.

El organismo individual

El término individuo es usado aquí con el significado común, la aclaración es importante, pues los filósofos han aplicado el término a "particulares" como por ejemplo la especie. La mayor parte de los estudiosos de la biología, han considerado al individuo

como el blanco objeto de la selección, pero lo que parece ser visible a la selección es el fenotipo, como lo ha discutido tan profundamente el profesor Mayr (14). De acuerdo a la teoría genética, cada genotipo produce, por interacción con el medio ambiente, un rango de fenotipos al que Woltereck en 1909 (15) llamó "la norma de la reacción". Cuando un genetista dice que el genoma es un programa para dirigir el desarrollo, está estableciendo un aspecto importante de toda la teoría genética, pero sería equivocado tomarlo en una manera determinista. El desarrollo del fenotipo incluye muchos procesos estocásticos que eliminan la posibilidad de una relación uno a uno, entre el genotipo y el fenotipo. Por lo tanto debemos pensar que el fenotipo y no el genotipo, es el blanco objeto de la selección.

El término fenotipo es amplio, incluye características estructurales y de comportamiento, y a los productos que se originan de comportamientos, como por ejemplo, nidos y telarañas. Diferentes expresiones fenotípicas del mismo genotipo pueden variar considerablemente en su aporte a la idoneidad. La selección "ve" el fenotipo que representa al genotipo subyacente (2). El profesor Dawkins (16) llama a los productos que resultan del comportamiento el "fenotipo extendido", pero no hay ninguna razón para pensar, que los programas genéticos de los comportamientos, sean de naturaleza diferente de la de los programas que especifican la morfología, y por lo tanto la noción de fenotipo extendido parece ser superflua, excepto quizás al referirse a la especie humana, en donde los productos que resultan del comportamiento no dependen directamente de los genes.

Selección del grupo

La controversia acerca de que los grupos, en forma de todos coherentes, puedan servir como blancos de la selección, no tiene una respuesta categórica. De-

pende. Hay ensamblajes de individuos, es decir grupos, que pueden ser blancos de la selección y hay grupos que simplemente no pueden serlo. Es obvio que un grupo, cuyo valor selectivo es el promedio aritmético, de las idoneidades de los individuos que lo componen, no es blanco de la selección. Si tal grupo es particularmente exitoso, debemos pensar que tal éxito depende de la idoneidad superior de los individuos que lo componen. Si por el contrario, debido a la interacción entre los individuos, o a otras interacciones sociales, como por ejemplo el compartir el trabajo, resulta que la idoneidad del grupo es mayor, o menor, que el promedio aritmético, entonces estamos frente a un grupo que puede ser objeto de la selección. Darwin mismo (4) notó tal noción en una discusión de grupos de seres humanos primitivos.

Un grupo particularmente exitoso, de ardillas, debido a que tiene un sistema eficiente de centinelas que anuncian a los depredadores; un grupo de leonas que se separan para bloquear el escape de sus víctimas; un grupo de chimpancés que se organizan muy bien para atacar otros grupos; son algunos ejemplos en los cuales el grupo actúa como una unidad, y puede ser la entidad favorecida por la selección. Nótese que los ejemplos son de animales con cerebros relativamente grandes.

Selección a niveles superiores

En los años que siguieron a la publicación del origen de las especies, el pensamiento acerca de la selección no era muy claro, y a menudo se decía que tal característica evolucionó para "bien de la especie". Tal noción, que hoy se oye entre los clérigos y las amas de casa cultas, es equivocada. Las características son seleccionadas, porque benefician a ciertos individuos de una especie y luego los genes y las características, se esparcen a todos los

miembros de tal especie. La especie no es una unidad que sea objeto de la selección.

Una especie puede causar la extinción de otra especie. Hoy en día la literatura está llena de tales ejemplos y Darwin (4) describió en 1859 la exterminación de muchas especies de animales y plantas, nativas a New Zealand, debido a la introducción de especies competidoras traídas por los ingleses. ¿Son estos ejemplos de selección al nivel de las especies? ¿Son, por el contrario eventos de recambio de las especies? La selección propiamente dicha ocurre al nivel de los individuos de las dos especies, que compiten por los recursos. La extinción ocurre porque los individuos de una especie, le ganan la batalla a todos los individuos de la otra especie. ¿Ocurre la selección al nivel de familias? ¿De clades? No. En estos casos también la selección ocurre al nivel de los individuos.

El blanco objeto de la selección ha recibido varios nombres, algunas veces equívocos o confusos, por el significado que tienen en la vida diaria. Analicemos algunos de ellos:

Unidad de selección

El término fue introducido por Lewontin (13). El término unidad usualmente se refiere a una entidad mensurable; tenemos unidades de longitud, tiempo y peso, y unidades eléctricas como voltio, vatio, etc. También usamos la palabra unidad para entidades concretas, como por ejemplo unidades políticas o escolares. El problema radica en que la noción de unidad de selección no se refiere a esa clase de unidades.

Replicador

Dawkins (16) dice que "podemos definir un replicador, como una entidad en el universo que interactúa con su mun-

do, incluyendo otros replicadores, en tales maneras que hace copias de sí mismo"; y afirma además que "la molécula de DNA es un replicador obvio". Resulta que selección del replicador es esencialmente una palabra nueva para establecer que los genes sean los blancos objeto de la selección. Considerando que es el fenotipo del individuo lo que se selecciona la palabra replicador se vuelve completamente inútil. Pero el término parece estar en conflicto con el pensamiento Darwiniano. En selección, es importante producir nuevos fenotipos, que le permitan a ciertos individuos sobrevivir a cambios en el ambiente. Puesto que el gene no es un blanco objeto de la selección, cualquier énfasis acerca de la precisión en la replicación, no tiene nada que ver con los argumentos. La evolución no es el cambio en frecuencias de genes sino el mantenimiento y mejoramiento de la adaptabilidad y el origen de la diversidad. Los cambios en las frecuencias de genes son efectos de la evolución, no su causa. El reduccionismo ejercido en la noción de selección del gene, se ha pasado el umbral de la utilidad analítica.

Vehículo

Dawkins (16) describió a los individuos como vehículos, cuando se dio cuenta de que el individuo tiene que ver con el proceso de selección, pero lo vio solo como un método de transporte para los genes, y no se dio cuenta del punto decisivo, de que el fenotipo es más que un vehículo para el genotipo, y el término vehículo no es capaz de hacer sobresalir la función importante del fenotipo, en el proceso de la selección.

Interactor.

Hull (18) se dio cuenta de que el blanco objeto de la selección actúa como un "todo cohesivo con su ambiente" y de ahí apreció la poca utilidad del tér-

mino vehículo. El autor propone el término interactor, para hacer énfasis sobre la interacción con el ambiente y lo describe como "una entidad que interactúa directamente, como un todo cohesivo, con su ambiente, en tal manera que la replicación es diferencial." El término no es muy malo, pero es débil; por una parte hace énfasis sobre la replicación y no sobre la producción de variabilidad, y por otra parte, el término no es específico para el blanco objeto de la selección. Cada célula es un interactor; cada órgano de un organismo interactúa con los otros órganos; las especies interactúan; individuos también interactúan. Por último, durante el proceso de eliminación no se hace evidente la interacción. La noción de interacción parece ser más pertinente a biología funcional, que a la biología evolutiva.

Meme

Dawkins (17) introdujo el término meme, para describir las entidades sujetas a selección en la evolución cultural; pero el término parece ser un sinónimo del término "concepto", en cuyo caso es innecesario. Conceptos no se restringen ni a un individuo, ni a una generación, pueden persistir durante períodos largos, y son susceptibles a evolucionar, es decir cambiar con el tiempo.

Selecton.

El profesor Mayr (19) ha propuesto recientemente el término selecton y lo define como una "entidad discreta y un todo cohesivo, un individuo o un grupo social, cuya sobrevivencia y reproducción exitosa son favorecidas por la selección, debido a que el selecton posee ciertas propiedades".

Las excepciones de la biología

A diferencia de las regularidades del mundo físico que no tienen excepcio-

LOS OBJETOS DE LA SELECCIÓN

nes, las regularidades del mundo biológico si las tienen; si uno quiere describir la biología en términos de regularidades, debe tener en cuenta su naturaleza probabilística. La descripción de la selección, en la literatura científica, está basada casi exclusivamente en la observación de plantas y animales, los que se toman como si fueran realmente típicos. Es posible que los procesos de selección sean diferentes en invertebrados, que viven en colonias, en organismos que se reproducen uniparentalmente, en protistas y en or-

ganismos procarióticos. En los casos mencionados es difícil para el investigador, determinar que es un individuo; asunto muy importante, dado el papel central del individuo en el proceso de selección darwiniana. Se necesita más conocimiento para poder decidir si la selección en esos grupos puede describirse en los mismos términos que la selección en organismos con reproducción sexual.

Se ha pensado que el primer paso en la selección, la generación de variabi-

Rev Fac Med UN Col 2000 Vol. 48 N° 2

dad, que incluye mutación y recombinación, es en alto grado un proceso azaroso. Empiezan a emergir mecanismos de genética, tales como el motor molecular, el motor meiótico, y los genes egoístas, que hacen pensar que es posible sobreponer los poderes de la selección, por medio de estos mecanismos genéticos. Sin embargo, las relaciones entre las cosas no son tan simples. No parece necesario tener una sola unidad de selección, solo parece necesario definir bien las cosas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. **Mojica T.** Rev. Fac. Med. U. Nal , Vol.44 No 4 197-201 1996.
2. **Lloyd,E.** in Keywords in Evolutionary Biology, eds. Keller, H. F. & Lloyd, E. (Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.1992.
3. **Brandon, R.** Adaptation and Environment (Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.).1990
4. **Darwin, C.** On the Origin of Species (John Murray, London). 1859.
5. **Darwin, C.** The Descent of Man (John Murray, London). 1871
6. **Wynne-Edwards, V. C.** Animal Dispersion in Relation to Social Behavior (Oliver & Boyd, Edinburgh). 1962
7. **Lack, D.** Population Studies of Birds (Clarendon, Oxford), 299-312. 1966
8. **Williams, G. C.** Adaptation and Natural Selection (Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.). 1966
9. **Mojica, T. Y C. E. Molano.** Observaciones inéditas. 1999
10. **Mojica, T. Y J. I. Moreno.** Observaciones inéditas 1999.
11. **Dawkins, R.** The Selfish Gene (Oxford Univ. Press, Oxford). 1976
12. **Wimsatt, W. C.** in Scientific Discovery, ed. Nickels, T. (Reidel, Dordrecht, The Netherlands), 219-259.1980
13. **Sober, E. & Lewontin, R. C.** Philos. Sci. 49, 157-180. 1982
14. **Mayr, E.** Animal species and Evolution (Harvard Univ. Press, Cambridge, MA), p. 184-189.1963
15. **Woltereck, R.** Verh. Dtsch. Zool. Ges. 19, 150-172. 1909
16. **Dawkins, R.** Z. Tierpsychol. 47, 61-76. 1978
17. **Dawkins, R.** in Current Problems in Sociobiology, ed. King's College Sociobiology Group (Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.), 45-64. 1982
18. **Hull, D.** Annu. Rev. Ecol. Syst. 11, 311-333.1980
19. **Mayr, E.** Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 2091-2094. 1998