

---

## MÁS ALLÁ DE LA SELECCIÓN NATURAL

### Beyond Natural Selection

CARLOS E. SARMIENTO M.<sup>1</sup>, Ph. D.

<sup>1</sup>Profesor Asistente, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. cesarmientom@unal.edu.co

Presentado 16 de septiembre de 2009, aceptado 27 de octubre de 2009, correcciones 25 de mayo de 2010.

#### RESUMEN

La explicación de la evolución de los organismos a través de selección natural es el núcleo del sistema conceptual de la biología gracias a su sencillez, a su poder explicativo así como a su coherencia con una cantidad impresionante de datos. No obstante, en algunos casos se ha transformado en un discurso por defecto que no permite penetrar y descubrir procesos mucho más complejos. Esta dificultad ha sido puntualizada por varios autores y el presente documento hace una síntesis de alternativas o delimitaciones al modelo de evolución por selección natural en varios niveles: se exploran las consecuencias del neutralismo genético. Se revisa cómo la complejidad de la relación genotipo y fenotipo puede dificultar la aplicación de un modelo genético simple de evolución por selección natural. Se discute la propuesta de extender la idea de neutralidad a los fenotipos mediante el modelo de equivalencia funcional. Se detallan algunos de los aspectos controversiales en la aplicación del concepto de adaptación y se discute cómo incluir la historia filogenética de los caracteres propuestos como adaptativos puede enriquecer la explicación de los mismos. Se revisan las consecuencias de estos análisis en cuatro áreas: adaptación, definición de especie, reconstrucción filogenética y conservación. Este documento en ningún momento niega el valor del modelo de evolución por selección natural, pero sí puntualiza la importancia de modelos distintos fuertemente afianzados en datos concretos rigurosamente analizados.

**Palabras clave:** adaptación, equivalencia funcional, neutralismo.

#### ABSTRACT

The explanation of the evolution of organisms through natural selection is the nucleus of the system of concepts of the biology thanks to its simplicity, its explanatory power and its coherence with an impressive amount of data. However, in some cases this model has become a by default discourse that does not allow to penetrate and discover much more complex processes. This difficulty has been pointed out by several authors and the present paper summarizes several of the alternatives or delimitations at several levels: the consequences of genetic neutralism are explored. The implications of the complex relationship between genotype and phenotype are studied since these may made difficult the use of simple genetic models for the study of evolution by natural selection. The proposal of extending a neutral model for morphological traits through the concept of functional equivalence is discussed. Some of the controversial aspects of the use of the concept of adaptation are analyzed and the insightful effect of including the phylogenetic history in the explanation of the origin of the proposed adaptive characters is discussed. The consequences of these analyses are reviewed in four areas: adaptation, species definition, phylogenetic reconstructions and conservation. At no point this document denies the value of the

model of evolution by natural selection but points out the importance of alternative models strongly supported by data rigorously analyzed.

**Key words:** adaptation, functional equivalence, neutralism.

## INTRODUCCIÓN

La cosmología occidental antigua, al igual que muchas otras, nos daba un lugar preponderante en el universo, pero en la medida en que la racionalidad y la necesidad por una mayor congruencia entre natura y nuestras ideas se hacían más fuertes, nuestra percepción del mundo debió ser alterada. Del modelo ptolomeico, donde la tierra era centro del universo, pasamos a un modelo copernicano donde el sol era el centro, el sol mismo era solo una de muchas estrellas y la Vía Láctea una de muchas galaxias. Años después y gracias principalmente a los trabajos de Darwin y Wallace pasamos de ser el centro de la creación a ser el resultado de causas naturales. Este cambio trajo como consecuencia, entre otras cosas, que fuéramos ubicados al mismo nivel de las demás especies y nos relacionáramos intrínsecamente con ellas a través de la historia evolutiva.

Como era de esperar, un cambio cultural de tal dimensión implicaba alterar radicalmente nuestra posición y razón de ser dentro del universo, lo que no toda la sociedad estaba dispuesta a hacer; sin embargo, el poder, la simplicidad y la coherencia de esta explicación natural a la gran diversidad biológica ha tenido un éxito indiscutible dentro de las ciencias y sus aplicaciones son trascendentes en áreas tan cercanas a nosotros como la agricultura y la medicina, por lo que su pertinencia y estatus es indiscutible en el conocimiento occidental moderno (Ayala, 2007). El modelo en sus elementos más básicos, y ya consolidado por los trabajos de mediados del siglo XX en lo que se conoció como la *nueva síntesis*, propone que la variación fenotípica de las poblaciones es producto de los genes alterados azarosamente y que frente, a condiciones específicas del ambiente, puede generar diferentes capacidades reproductivas en los organismos. De mantenerse continua esta reproducción diferencial por un largo tiempo, la composición de las poblaciones puede cambiar. Este proceso poblacional enfatiza la relación entre forma y función de manera que la forma es una respuesta directa a las exigencias de la función, lo que puede llevar a adaptación y también a especiación (Futuyma, 2005); nótese el papel secundario que juegan los aspectos estructurales de los caracteres.

Un ejemplo clásico de esta perspectiva es el trabajo de Nachman *et al.*, 2003, quienes estudian la variación en la coloración de la piel del ratón de abazones *Chaetodipus intermedius* (Merriam, 1889; Heteromyidae); esta especie vive en el desierto del suroeste de los Estados Unidos y habita en suelos de color claro y suelos de color oscuro. Estos investigadores identificaron que cada color de piel facilita que los animales pasen desapercibidos ante los depredadores en cada tipo de suelo e identificaron además los genes responsables de estas coloraciones. Tal labor de establecer tanto el fundamento genético de la variación fenotípica como su relación con las capacidades reproductivas de cada variante, se convirtió en eje de muchos de los estudios evolutivos del siglo XX pues así se podía modelar matemáticamente el cambio de los genes responsables del fenotipo e identificar el valor adaptativo de cada alelo. La explicación evolutiva de la compleja variación intraespecífica observada en natura se pone entonces en términos de óptimos adaptativos resultado de los genes (Andrade, 2009, p. 223-228).

Si bien desde los primeros años de la teoría de la evolución por selección natural se reconocían procesos alternos para explicar la diversidad biológica como la recombinación genética, la deriva genética, la alometría y el mismo azar, la selección natural sigue jugando un papel tan preponderante que no son pocas las voces que pregonan los inconvenientes de su preeminencia.

Minelli, 2003, plantea, por ejemplo, que el enfoque seleccionista solo dice la mitad de la historia pues esta da cuenta de cuáles variantes son exitosas pero no de dónde surgieron. En este ensayo se hará una breve revisión de las críticas más recientes al modelo clásico de evolución por selección natural tomando como eje conductor la descripción presentada en párrafos anteriores acerca del modelo evolutivo, para luego revisar los efectos que estas nuevas voces tendrían en la explicación de la evolución. Previendo lecturas apresuradas de este documento, debe aclararse que en ningún caso se está negando el proceso evolutivo o minimizando la efectividad de la explicación seleccionista o presentando opciones no fundadas en hechos empíricos verificables para explicar el origen de la diversidad actual; sin embargo, sí es claro que procesos distintos a la selección deben estar en la mente de quienes investigan o estudian la evolución pues esta puede ser más compleja o diversa de lo esperado.

#### LA MUTACIÓN

Los cambios en las secuencias de nucleótidos del ADN son un proceso primordialmente azaroso producto de los errores de copia o incluso durante la reparación, pero a estos no se les atribuye más propiedades que convertirse en proveedores de variación que será filtrada posteriormente por selección natural. En este sentido, la mutación recibe un papel subordinado a la selección natural en el proceso evolutivo.

Sin embargo, trabajos como los de Nei, 2007, han compendiado evidencia que sugiere que la mutación puede convertirse en la fuerza primaria de evolución fenotípica. Es decir que el origen de muchas de las variantes genotípicas depende de un proceso de cambio intrínseco que determinará la diversidad de un grupo. Esta afirmación concuerda con los planteamientos ya clásicos de Kimura, 1968, quien propuso que la alta variabilidad genética observada en natura es resultado de tasas constantes de mutación aleatoria que son particulares a cada gen; esta tendencia implica que muchas variantes tienen un valor funcional prácticamente neutral. El efecto de este proceso significa además que los niveles de diferenciación entre las poblaciones bajo evolución neutral, están en relación directa con el tiempo de separación de las mismas. A la luz de los recientes descubrimientos en biología del desarrollo y genómica de los fenotipos, se ha encontrado que esta tendencia abre las puertas a una gran cantidad de variación dentro de las poblaciones, lo que puede generar efectos inesperados en su evolución. Si bien controversial para el modelo seleccionista de evolución, los procesos que se deben a variaciones mutacionales neutras parecen ser mucho más frecuentes que lo que se había sospechado inicialmente.

Por ejemplo, Khaitovich *et al.*, 2004, identifican el ajuste de más de 10.000 genes de primates a un modelo de divergencia neutralista, mientras que otros autores encuentran resultados similares para peces y para *Drosophila*. Por otra parte, Niimura y Nei, 2006, encuentran que la cantidad de pseudogenes en los sistemas de receptores olfativos OR de varios grupos animales solamente es explicable por patrones neutralistas de duplicación génica. Esta tendencia es muy interesante si se tiene en cuenta que animales como los perros, que dependen fuertemente del olfato, presentan un número muy inferior de genes y pseudogenes que el encontrado en vacas y gallinas. Este hecho serviría para explicar, entre otras cosas, lo que hacia 1970 Thomas Jr. llamó la paradoja del valor C y que luego se denominó el enigma del valor C que describe la falta de correlación entre complejidad organísmica y cantidad de material genético (Gregory, 2001). En este sentido, las fuertes críticas de Lynch y Hill, 1986, a la preeminencia del uso de selección natural sobre modelos neutralistas, no solo resaltan las dificultades sociológicas que significa enfrentarse al *statu quo* sino el desconocimiento inconsciente o consciente de modelos desarrollados para poner a prueba hipótesis alternas.

#### LOS GENES, EL FENOTIPO Y LAS POBLACIONES

Los mendelistas de comienzos del siglo XX establecieron una relación lineal simple entre un alelo y su fenotipo y esta relación fue integrada por quienes como Ronald Fisher, desarrollaron un modelo gradualista o infinitesimal del proceso evolutivo (Orr, 2005). Particularmente en los caracteres continuos controlados por varios genes, se asume que cada variante y cada gen aportan la misma cantidad de variación al fenotipo. Esta explicación es aún la base de muchos desarrollos matemáticos de evolución, ya que la genética de poblaciones se sustenta en distribuciones de alelos y el surgimiento de nuevos genes o variantes es la explicación de la aparición de nuevos caracteres, especies y planes corporales (Freeman y Herron, 2001; Orr, 2005).

No obstante, tales relaciones entre fenotipo y genotipo son mucho más complejas; en primer lugar, los descubrimientos más recientes indican que hay desde cambios puntuales con efectos dramáticos en el fenotipo, hasta extensivos cambios en el genoma que apenas se expresan (Barton y Partridge, 2000; Minelli, 2003; Orr, 2005). Es el caso de los genes homeóticos Hox del pez *Gasterosteus aculeatus* L., 1758 y en el nematodo *Pristionchus pacificus* pues, si bien considerados de mayor importancia en la configuración de regiones corporales completas, presentan extensivos niveles de variación en los dominios de expresión que no se reflejan en el fenotipo (Minelli, 2003). En segundo lugar, el carácter adaptativo de cada mutación no es igual en cada momento ya que los eventos previos de adaptación hacen más difícil que las mutaciones recientes aporten positivamente a la supervivencia (Barton y Partridge, 2000); es decir que el orden en que las mutaciones ocurren puede tener efectos muy diferentes en la eficacia reproductiva del portador y por tanto en las posibilidades adaptativas (Orr, 2005). En tercer lugar, los cambios fenotípicos graduales que podrían llevar las poblaciones a adaptarse a un nuevo factor de selección dependen del orden en que las mutaciones aparezcan ya que cada mutación tiene un efecto específico sobre el fenotipo (Lenormand *et al.*, 2008)

Otro fenómeno mutacional con efectos notables es la duplicación génica pues conlleva la aparición de cantidades importantes de pseudogenes y familias de genes y, aunque puede estar favorecido inicialmente por selección natural al facilitar la expresión de mayor cantidad de un producto de alta demanda, se ha encontrado que luego puede darse un proceso interminable de duplicación y eliminación azarosa de copias génicas que tendrá incidencia en el origen de la complejidad biológica. Los efectos más notorios son el silenciamiento de genes, la variación en la regulación y la modificación de los patrones morfológicos con la aparición de novedades evolutivas (Niimura y Nei, 2006; Thomas y Robertson, 2008). Es así como Vogel y Chotia, 2006, encuentran una relación significativa entre el número de tipos celulares por taxón y el número de copias de familias de genes, mientras que Budd, 2006, acude a la reorganización de genes duplicados como explicación del origen de cambios morfológicos mayores a lo largo de la historia de lo viviente.

Adams y Wendel, 2005, encuentran que cambios en el número cromosómico de *Arabidopsis thaliana* (L.) implican fuertes rearrreglos en la complejidad estructural de esta especie (Adams, 2007). Así mismo, Wu *et al.*, 2004, relacionan las notables diferencias en la forma del pico en patos y gallinas con el cambio en el número de réplicas de genes reguladores. Abzhanov *et al.*, 2004, identifican que también las alteraciones en los patrones regulatorios son las responsables de la variación morfológica del pico en los pinzones de Darwin. Si bien la selección juega un papel demostrado en estas aves emblemáticas del estudio de la teoría evolutiva, lo que se ha descrito acerca de la evolución de la forma de sus picos, los resultados de extensos estudios de variación (Grant y Grant, 2002) así como sus reducidos tamaños poblacionales, sugieren la participación de procesos diferentes a la selección.

Esta compleja interacción de genes requeridos para la expresión de un determinado fenotipo, ha remplazado el énfasis dado al modelo de control de cascadas lineales por sistemas con

extensivos procesos de regulación cruzada y retroalimentación, al punto de establecer que son las unidades de redes genéticas o conjuntos de genes que interactúan modularmente en la conformación de un carácter, las responsables del fenotipo. Este concepto fue formalizado por García-Bellido, 1994, bajo el nombre de sintagmas y le permitió a Schlosser, 2002, plantear que las unidades de selección no pueden seguir siendo solamente los genes individuales sino que debe ponerse especial atención a los grupos de genes que interactúan modularmente, es decir a los sintagmas. Otra consecuencia de estos análisis es que debe reconsiderarse la explicación tradicional de la existencia de múltiples picos adaptativos como resultado de múltiples variantes génicas en la población o en las especies, pues el efecto de genes individuales puede verse oscurecido por el módulo en el que se encuentren, sea su acción positiva o deletérea sobre la eficacia reproductiva del individuo. Así mismo, Lenormand *et al.*, 2008, destacan que la multiplicidad de variantes génicas y de picos adaptativos puede facilitar el desarrollo de respuestas adaptativas bajo un modelo claramente estocástico.

Adicionalmente, cambios en la interacción de los módulos pueden tener efectos dramáticos en los fenotipos a lo largo de la historia de un grupo a pesar de que los genes se mantengan relativamente intactos. Esto implica que una estructura fundamentalmente idéntica puede aparecer más de una vez en la historia evolutiva. Whiting *et al.*, 2003, identificaron en una filogenia fuertemente respaldada de los insectos palo o phásmidos que las alas han aparecido y desaparecido repetidas veces, lo que significa cambios repetidos y coordinados en esqueleto, musculatura, fisiología y sistema nervioso. Por su parte, Gompel *et al.*, 2005, describen el papel de genes reguladores en la configuración de la forma y coloración de las alas en algunos insectos y proveen evidencia que indica que el surgimiento de una misma morfología se puede dar mediante reorganizaciones de los mismos genes en cada grupo. Así mismo, Rutherford y Lindquist, 1998, y Queitsch *et al.*, 2002, identifican genes como el responsable de la resistencia al choque térmico HSP90 cuya alteración desencadena una fuerte variación morfológica; se destaca además que este gen está presente tanto en *Drosophila* como en *Arabidopsis*. Tales cambios pueden resucitar fenotipos desaparecidos dentro de un grupo y validan la expresión de Schlosser, 2002, cuando se refiere a casos similares señalando que muchos caracteres pueden estar “perdidos pero no olvidados”. Esta evidencia, junto con muchos otros trabajos, documentaría el cuestionamiento que varios autores hacen a la ley de Dollo que afirma que la pérdida de estructuras complejas, y que el proceso evolutivo en general, son irreversibles (Collin y Miglietta, 2008).

El papel de la deriva génica y los tamaños poblacionales en la evolución se ha debatido desde hace bastante tiempo (Barton y Partridge, 2000) y Lynch, 2007, acude a los hallazgos recientes en biología evolutiva para hacer énfasis en el efecto limitante del tamaño poblacional sobre la selección natural ya que a menor tamaño poblacional mayor es el papel de los cambios debidos a la deriva. Este autor deja entrever que muchas características notables de la diversidad del planeta, como los sesgos en la composición de nucleótidos, la disparidad del número de genes, el origen de los sistemas reguladores de expresión génica, la presencia de cromosomas sexuales, e incluso la complejidad morfológica, pueden ser resultado de fenómenos no adaptativos.

#### LA ADAPTACIÓN

La adaptación como respuesta orgánica a las variaciones ambientales mediada por selección natural, es uno de los conceptos más atractivos de la biología moderna y existe gran cantidad de casos que muestran su preeminencia. No obstante, Orr, 2005, llama la atención a una fuerte desconexión entre los desarrollos teóricos de la genética evolutiva y los hallazgos más recientes acerca de la adaptación, indicando además que ni la visión gradualista micromutacional ni la visión neutralista son suficientes para desarrollar apropiadamente un modelo genético de adap-

tación. Según Orr, los análisis QTL propuestos desde finales del siglo XX (Falconer y Mackay, 1996) son en buena parte responsables de puntualizar las inconsistencias entre los modelos y lo que sucede en natura. No obstante, para una mejor comprensión de este tema, se invita al lector a la excelente revisión de Orr, 2005.

Otro aspecto importante cuando se afronta el tema de adaptación es nuestra tendencia a proponer adaptaciones en cuanto vemos un carácter. El melanismo industrial en las poblaciones inglesas de la polilla *Biston betularia* es un caso icónico que explica el incremento de las variantes oscuras frente a las variantes claras como resultado de la cripsis que les ofrece este nuevo color al posarse sobre los troncos de árboles ennegrecidos por el humo de las industrias de comienzos del siglo XX. Este sistema se convirtió en el ejemplo clásico de evolución en acción y aunque la explicación es en principio correcta, se le han encontrado algunas limitaciones como la presencia de poblaciones melánicas en lugares no contaminados (Futuyma, 2005). A pesar de esto, la aparición de melanismo en otros grupos ha despertado toda una serie de investigaciones buscando inmediatamente el valor adaptativo del melanismo.

La formulación de hipótesis de adaptación requiere extrema cautela y el mismo Darwin dio buen ejemplo. En su obra magna descarta cinco de siete propuestas populares de adaptación con base en el estudio comparativo de esas características en otros organismos (Darwin, 1858). Sin embargo, solo hasta cuando aparece el trabajo de Gould y Lewontin, 1979, la comunidad científica abre un debate fuerte sobre las implicaciones de proponer hipótesis adaptativas. En su publicación, Gould y Lewontin, 1979, hacen una analogía entre las detalladas y bien ajustadas ilustraciones que aparecen en las juntas de las columnas de una catedral y la explicación de adaptabilidad acerca de muchas partes de los seres vivos. Esas pinturas observadas por un visitante podrían concebirse como un ejercicio supremo de diseño donde ni siquiera estos pequeños espacios escaparon a la mente del arquitecto, pero en realidad estos dibujos son simplemente subproductos de los espacios que quedan en los arcos que sustentan las columnas y que de manera casi accidental el artista encargado de pintar la catedral aprovecha posteriormente para desarrollar una pintura. De la misma manera, las estructuras que apreciamos y definimos hoy como adaptaciones fruto de selección natural pueden tener un origen completamente estocástico. Si bien el trabajo de Gould y Lewontin ha sufrido críticas en aspectos fundamentales (Pigliucci y Kaplan, 2006), su mensaje principal tuvo y tiene aún la virtud de puntualizar otras opciones a selección natural y a adaptación como explicaciones definitivas.

Un caso característico de estas discusiones hace referencia al valor adaptativo de las reducidas patas anteriores de los tiranosaurios, para posteriormente demostrarse que tales estructuras solo son remanentes del crecimiento diferencial de otras partes corporales. Este ejemplo nos permite entrar en una de las explicaciones más antiguas que no acude a la adaptación como fuerza primaria del origen de las formas, la alometría o crecimiento diferencial de partes en relación con el tamaño corporal total del individuo. Esta idea fue desarrollada simultáneamente por Teissier y Huxley en 1936 (Gayon, 2000), que encuentra en tiempos modernos estudios comparativos supraespecíficos como los de Nijhout y Emlen, 1998, con escarabajos cornudos. En estos trabajos se aprecia que el tamaño de los cuernos afecta negativamente el crecimiento de los ojos incidiendo sobre sus hábitos y ecología ya que animales de ojos grandes se desempeñan mejor durante el día que los de ojos pequeños. En consecuencia, los factores de selección que afectan los cuernos, resultan teniendo efectos importantes en características distintas a la que están seleccionando.

Un ejemplo similar ocurre con *Callibia diana* (Stål, 1877), un mántido o rezandera que como todos los de su orden es depredador de una gran variedad de animales y que usa su pata raptorial como herramienta fundamental de caza. El estudio alométrico de la ontogenia de las partes

corporales de esta especie señaló que hay un crecimiento muy pronunciado de la pata raptorial con alargamiento de la tibia y torsión de sus espinas, lo que incrementa su alcance y agarre (Avendaño y Sarmiento, comunicación personal), pero también halló que otras estructuras, como el ancho de la cabeza, el ancho de la prozona y el largo de la metazona, mostraban crecimientos negativos hacia las fases finales del desarrollo. Si bien la pregunta inicial sería por el valor adaptativo de estas reducciones relativas, los datos sugieren que estas son en realidad fruto del crecimiento acelerado de los músculos coxales anteriores ubicados en la parte anterior de la prozona y responsables de la velocidad de extensión de la pata, siendo entonces las tres reducciones descritas un efecto colateral de la extensión de la prozona sin un valor adaptativo intrínseco. Un corolario interesante de estas alteraciones es que este cambio puede tener consecuencias mayores sobre la biología del animal pues el ancho de la cabeza, la otra estructura con crecimiento negativo, es clave en la determinación de la distancia a la presa de manera que una cabeza más angosta haría más impreciso el disparo de la pata raptorial durante la cacería.

Por otro lado, en razón a que la adaptación sucede a lo largo de generaciones, es un evento intrínsecamente temporal de manera que su historia revela aspectos completamente nuevos sobre su origen. El plumaje de las aves fue por mucho tiempo el referente de adaptación e incluso fue utilizado como argumento en contra del proceso evolutivo ya que las características estructurales y aerodinámicas de las plumas mostraban un ajuste funcional extremo, pero tal propuesta sufrió un fuerte cuestionamiento cuando los paleontólogos chinos encontraron ancestros de las aves sin capacidad de vuelo pero cubiertos de plumas (Cheng *et al.*, 1998). ¿Cuál es entonces la causa de la aparición de las plumas? Desde la sistemática filogenética se formaliza esta aproximación histórica al definir las adaptaciones como caracteres derivados fruto de la ventaja reproductiva que confieren al portador (Coddington, 1988), de manera que, al igual que todos los componentes históricos del estudio de los procesos evolutivos, se establece una relación inextricable entre sistemática y biología evolutiva pues la estructura del cladograma serviría para validar el componente temporal de una explicación adaptativa. Esta aproximación sirve además para formalizar conceptos desarrollados previamente como el de exaptación (Gould y Lewontin, 1979).

Los cuernos en escarabajos (Scarabaeoidea) son un caso excelente para ilustrar las implicaciones de una aproximación combinada entre la funcionalidad de las estructuras y la historia al estudio de la adaptación. Tradicionalmente se propone que estas estructuras exageradas son armas de lucha de los machos por las hembras donde el macho que logra derribar a su oponente es el que tiene acceso a la hembra que se encuentra observando en los alrededores. Se formaliza entonces esta observación de historia natural planteando que los cuernos son adaptaciones de despliegue sexual y por tanto que se originaron por selección sexual. Pero tal afirmación se enfrenta a varios problemas: por un lado, el estudio del ciclo vital de estos insectos revela que los inmaduros también tienen cuernos y Moczek *et al.*, 2006, hallan que los cuernos en los estados inmaduros son el medio que permite la muda de la cápsula cefálica, sobre todo en especies que se alimentan de raíces duras. Tales hábitos de alimentación están acompañados de un endurecimiento significativo de las mandíbulas imposibilitando la muda y solo a través del sobrecrecimiento de la parte anterior de la cabeza o del pronoto se puede generar un mecanismo de empuje y separación de la cápsula cefálica. En segundo lugar, hay especies en que las hembras pueden tener cuernos y especies en que los machos pueden no tenerlos. Los análisis de estos casos revelan que la expresión de este carácter está relacionada no solo con los hábitos de alimentación sino también con el tamaño corporal, pues al pasar el insecto por un umbral de tamaño, se activan los sistemas regulatorios para la formación del cuerno (Emlen *et al.*, 2006). En tercer lugar, la gran diversidad de tipos y ubicaciones de los cuernos hace más difícil la respuesta tradicional por estas estructuras. (Emlen *et al.*, 2005a; 2005b) mediante un análisis filo-

genético de los escarabajos del género *Onthophagus* muestran que hay una plasticidad histórica extrema en la morfología de sus cuernos, al punto que proponen un proceso neutral como la razón de su origen, regulado posteriormente por mecanismos hormonales dependientes del tamaño corporal y solo después, en algunos casos, adquiere funciones en el despliegue sexual.

Finalmente, a estos resultados con escarabajos hay que adicionar el estudio de Parzer y Mozcek, 2008, pues ellos encuentran que la variación de características clave de aislamiento reproductivo, como la genitalia, puede ser un subproducto de la aparición y crecimiento desproporcionado de los cuernos, los cuales a su vez dependen de la densidad de la población pues esta determina el grado de competitividad entre machos por las hembras; pero lo interesante es que se aprecia una relación inversa entre el tamaño del cuerno y el de la genitalia, de manera que la interfertilidad de una especie, primariamente definida por el tamaño de la genitalia, es un accidente del crecimiento diferencial de los cuernos, que a su vez es consecuencia de las variaciones de tamaño poblacional.

Con todos estos estudios pasamos entonces de una descripción de historia natural que extiende lo observado hoy a ser la explicación del origen de la estructura y la función, a un análisis que, a través del estudio comparativo en un marco filogenético y de desarrollo, nos permite entrever una historia mucho más compleja donde participan muchos otros fenómenos además de la selección natural.

A través de la estructuración y articulación de conceptos que sirven para analizar la relación forma-función, tales como equivalencia funcional, estructura jerárquica de la eficiencia funcional, morfoespacio teórico y desacoplamiento funcional, Wainwright, 2007, propone que distintas configuraciones de las partes de una estructura pueden lograr el mismo desempeño y por tanto serían equivalentes en términos adaptativos; en otras palabras, esta autora presenta un sistema equivalente al modelo neutralista de Kimura desarrollado para las variantes alélicas, pero para estructuras morfológicas; es interesante notar que Lynch y Hill ya desde 1986 (Lynch y Hill, 1986) habían desarrollado un modelo matemático para analizar casos de equivalencia adaptativa morfofuncional, aunque no son muchas las publicaciones al respecto.

Los peces predadores del género *Lepomis* son un ejemplo concreto de los planteamientos descritos. Estos animales succionan sus presas con su boca, y la fuerza de succión puede resumirse por la interacción de dos variables, el diámetro y la longitud bucal. Los análisis muestran que estos animales pueden desarrollar la misma fuerza de succión mediante combinaciones de distintas formas bucales, lo que crea una zona “morfológicamente neutra” donde todas las variantes ofrecen un resultado similar. Otro caso ilustrativo es el de Young *et al.*, 2007, quienes encontraron que distintas configuraciones de longitud y ángulo de la mandíbula en musarañas producen respuestas funcionales similares independientemente de la historia y hábitos de alimentación.

El paisaje epigenético de Waddington, 1942, usa la analogía de una esfera rodando cuesta abajo por una quebrada montaña para describir la ruta seguida por una estructura durante su desarrollo de acuerdo con limitantes de diversa índole. Se puede usar esta misma figura para hacer un relato de la historia evolutiva de los caracteres donde los valles son las rutas que puede tomar una morfología a lo largo de la evolución de un grupo mientras que las laderas y los picos son los distintos limitantes. En la visión explicativa clásica del origen de una estructura, seguir un estrecho valle u otro depende de su valor adaptativo y hay muy pocas opciones; además, una vez esta ruta se ha iniciado, el taxón no presentará cambios dramáticos en estas estructuras. Esta canalización del flujo es lo que algunos denominarían restricciones filogenéticas y adaptativas. No obstante, si incluimos todos los elementos descritos en este documento, los valles serán mucho más amplios dadas las múltiples posibilidades equivalentes y por tanto la ruta que tome una estructura estará definida por la interacción entre el azar y su valor adaptativo, siendo el

azar no solo un generador de variación sino también un elemento estabilizador o amortiguador de las rutas evolutivas que tome una estructura dentro de un taxón dadas las múltiples posibilidades equivalentes. Adicionalmente, es posible que un patrón morfológico presente saltos estructurales importantes en su historia; es decir que una morfología puede desaparecer y reaparecer a lo largo de la evolución del taxón.

#### CONSECUENCIAS DE ESTAS IDEAS

Todos los elementos descritos sugieren que se está dando un interesante proceso de ampliación del poder explicativo de la teoría de la evolución por selección natural al incluir formalmente conceptos derivados de la teoría de la evolución neutral, de los nuevos conocimientos acerca del desarrollo y de las teorías epigenéticas (Pigliucci, 2007), así como la creciente literatura que señala la necesidad de formalizar una teoría genética de la adaptación mejor articulada con los hallazgos recientes (Orr, 2005), toda vez que, de acuerdo con Waddington, 1942, los valles por donde se mueve el taxón a lo largo de su historia permiten la acumulación de una gran cantidad de variación genética neutra. Este cambio de perspectiva tiene varias consecuencias importantes:

1. Se cuestiona la reiterativa tendencia a ver adaptaciones en todas las características de los seres vivos. Una vez más, y haciendo eco de trabajos ya clásicos, debemos ser mucho más cautelosos y probar durante los análisis alternativas a la selección natural. Un conocimiento detallado del origen ontogenético y evolutivo de la estructura en estudio, así como de su diversidad, puede alterar notablemente afirmaciones acerca de la procedencia histórica de la estructura.
2. Se cuestionan nuestras concepciones acerca del proceso de especiación y la forma como definimos las especies, puesto que la plasticidad de los caracteres puede determinar que su demarcación requiera otro tipo de análisis. Son varios los autores que han planteado conceptos o aproximaciones más complejas para delimitar especies pues las visiones tradicionales que usan lo morfológico para definir las se enfrentan a casos problemáticos bien conocidos, como el de las especies definidas por la combinación de caracteres. No son pocas las voces que argumentarán a favor de un conjunto sólido de caracteres exclusivos para definir morfológicamente una especie, pero la realidad taxonómica señala un gran número de especies que carecen de estructuras exclusivas y que no pueden ser agregadas con otras especies sino que se definen por una combinación única.
3. Se deben reconsiderar algunas posiciones acerca de las aproximaciones metodológicas de la sistemática filogenética. Si bien han existido argumentos muy fuertes para criticar a quienes han asumido nociones más flexibles de homología y de evidencia filogenética, los datos sugieren que natura puede presentar mucha más plasticidad en la relación gen-estructura haciendo indispensable una revisión de estos dos conceptos. Wagner, 2007, por ejemplo, propone que la determinación de la condición homóloga de un carácter fenotípico debe tener en cuenta la unidad histórica que ha mantenido la red de genes responsables de la estructura ya que en muchos casos el mismo gen puede participar en la construcción de varias estructuras dependiendo de las interacciones que mantenga con otros genes.
4. Los eventos de fragmentación pueden potenciar la generación de múltiples variantes morfológicas en las especies dada la reducción en los tamaños poblacionales y el incremento de la deriva génica. Con esto no quiero decir que el dramático cambio ambiental que estamos ejerciendo sobre el planeta sea benéfico para la promoción de la biodiversidad porque en la gran mayoría de casos no estamos fragmentando las poblaciones sino eliminándolas. Además, debe recordarse que pequeños tamaños poblacionales pueden hacerse más vulnerables a perturbaciones adicionales del ambiente.

### AGRADECIMIENTOS

A Ángela Amarillo y Eugenio Andrade por sus comentarios a las versiones preliminares del documento. Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por su apoyo. También a los organizadores del encuentro “Darwin 200 años” realizado en la Universidad Nacional de Colombia en 2009 pues fue a través de este evento que se consolidó este trabajo; y a los asistentes donde esta propuesta se presentó.

### BIBLIOGRAFÍA

- ABZHANOV A, PROTAS M, GRANT B, GRANT P, TABIN C. Bmp4 and Morphological variation of beaks in Darwin's finches. *Science*. 2004;305:1462-1465.
- ADAMS K. Evolution of duplicate gene expression in polyploidy and hybrid plants. *J Hered*. 2007;98(2):136-141.
- ADAMS K, WENDEL J. Novel patterns of gene expression in polyploidy plants. *Trends Genet*. 2005;21:539-543.
- ANDRADE E. La ontogenia del pensamiento evolutivo. Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia; 2009.
- AYALA F. Darwin's greatest discovery: design without designer. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2007;104:8567-8573.
- BARTON N, PARTRIDGE L. Limits to natural selection. *Bioassays*. 2000;22:1075-1084.
- BUDD G. On the origin and evolution of major morphological characters. *Biol Rev*. 2006;81:609-628.
- CHENG P, DONG Z, SHEN S. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian formation of China. *Nature*. 1998;391:147-152.
- CODDINGTON J. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*. 1988;4(1):3-20.
- COLLIN R, MIGLIETTA M. Reversing opinions on Dollo's law. *Trends Ecol Evol*. 2008;23:602-609.
- DARWIN C. On the origin of species by means of natural selection. Murray; 1858.
- EMLÉN D, HUNT J, SIMMONS L. Evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in the expression of beetle horns: phylogenetic evidence for modularity, evolutionary lability, and constraint. *Am Nat*. 2005a;166:S42-S68.
- EMLÉN D, MARANGELO J, BALL B, CUNNINGHAM W. Diversity in the weapons of sexual selection: Horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*. 2005b;59:1060-1084.
- EMLÉN D, SZAFRAN Q, CORLEY L, DWORKIN I. Insulin signaling and limb-patterning: Candidate pathways for the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Heredity*. 2006;97:179-191.
- FALCONER D, MACKAY T. Introduction to quantitative genetics. Harlow: Longman; 1996.
- FREEMAN S, HERRON J. Análisis evolutivo, segunda edición. Madrid: Prentice Hall; 2001.
- FUTUYMA D. Evolution. Sunderland: Sinauer; 2005.
- GARCÍA-BELLIDO A. How organisms are put together. *Eur Rev*. 1994;2:15-21.
- GAYON J. History of the Concept of Allometry. *Am Zool*. 2000;40:748-758.
- GOMPEL N, PRUD'HOMME B, WITTKOPP P, KASSNER V, CARROLL S. Chance caught on the wing: cis-regulatory evolution and the origin of pigment patterns in *Drosophila*. *Nature*. 2005;433:481-487.

- GOULD S, LEWONTIN R. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1979;205:581-598.
- GRANT P, GRANT B. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science.* 2002;296:707-711.
- GREGORY T. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biol Rev.* 2001;76:65-101.
- KHAI TOVICH P, WEISS G, LACHMANN M, HELLMANN I, ENARD W, MUETZEL B, *et al.* A neutral model of transcriptome evolution. *PLoS Biol.* 2004;2(5):682-689.
- KIMURA M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature.* 1968;217:624-626.
- LENORMAND T, ROZE F, ROUSSET F. Stochasticity in evolution. *Trends Ecol Evol.* 2008;24(3):157-165.
- LYNCH M. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2007;104:8597-8604 suppl.
- LYNCH M, HILL W. Phenotypic evolution by neutral mutation. *Evolution.* 1986;40(5):915-935.
- MINELLI A. The development of animal form. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.
- MOCZEK A, CRUICKSHANK T, SHELBY J. When ontogeny reveals what phylogeny hides: gain and loss of horns during development and evolution of horned beetles. *Evolution.* 2006;60:2329-2341.
- NACHMAN M, HOEKSTRA H, D'AGOSTINO S. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2003;100(9):5268-5263.
- NEI M. The new mutation theory of phenotypic evolution. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2007;104(30):12235-12242.
- NIIMURA Y, NEI M. Evolutionary dynamics of olfactory and other chemosensory receptor genes in vertebrates *J Hum Genet.* 2006;51:505-517.
- NIJHOUT H, EMLEN D. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1998;95:3685-3689.
- ORR A. The genetic theory of adaptation: a brief history. *Nat Rev Genet.* 2005;6:119-127.
- PARZER F, MOCZEK P. Rapid antagonistic coevolution between primary and secondary sexual characters in horned beetles. *Evolution.* 2008;62(9):2423-2428.
- PIGLIUCCI M. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution.* 2007;61(12):2743-2749.
- PIGLIUCCI M, KAPLAN J. Making sense of evolution. Chicago: University of Chicago Press; 2006.
- QUEITSCH C, SANGSTER T, LINDQUIST S. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature.* 2002;417:618-624.
- RUTHERFORD S, LINDQUIST S. Hsp90 as a capacitor of morphological evolution. *Nature.* 1998;396:336-342.
- SCHLOSSER G. Modularity and the units of evolution. *Theory Biosci.* 2002;121:1-80.
- THOMAS J, ROBERTSON H. The *Caenorhabditis* chemoreceptor gene families. *BMC Biol.* 2008;6:42.
- VOGEL C, CHOTIA C. Protein family expansions and biological complexity. *PLoS Comput Biol.* 2006;2(5):370-382.
- WADDINGTON C. The epigenotype. *Endeavour.* 1942;1:18-20.
- WAINWRIGHT P. Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007;38:381-401.
- WAGNER G. The developmental genetics of homology. *Nat Rev Genet.* 2007;8:473-479.

WHITING M, BRADLER S, MAXWELL T. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature*. 2003;421:264-267.

WU P, JIANG T, SUKSAWEANG S, WIDELITZ R, CHUONG C. Molecular Shaping of the Beak. *Science*. 2004;305(5689):1465-1466.

YOUNG R, HASELKORN T, BADIYAEV A. Functional equivalence of morphologies enables morphological and ecological diversity. *Evolution*. 2007;61(11):2480-2492.