

En la Biología existen niveles de complejidad a los que deben corresponder explicaciones hasta cierto punto autónomas.

Hacia una visión jerarquizada de los fenómenos evolutivos

JORGE SOBERON MAINERO*

EL PUNTO DE VISTA JERARQUICO

El decir que la vida es un fenómeno jerarquizado se ha convertido en un lugar común entre los biólogos. Se entiende por esto que los fenómenos biológicos están constituidos por entidades más o menos individualizadas, anidadas en diferentes niveles, y con leyes y características propias y autónomas hasta cierto punto. Los fenómenos que ocurren en un nivel dado *focal*, de la jerarquía son influidos por eventos y leyes que ocurren en el nivel focal, pero también por los correspondientes a los niveles superiores e inferiores.

La importancia de una visión jerárquica de los fenómenos evolutivos radica precisamente en qué tanto la relevancia de los diferentes fenómenos (unidad, adaptación, diversidad), como la manifestación de los diferentes mecanismos evolutivos (cambios aleatorios, selección, restricciones) varía de nivel a nivel. No es sino hasta muy recientemente que tal punto de vista ha sido asumido por los teóricos de la evolución como un programa explícito de investigación, proponiendo hipótesis y reinterpretando los datos a la luz de dicha visión jerárquica. El desarrollo teórico de la concepción jerárquica de la evolución es mucho mayor que el del cuerpo de datos *duros* que la apoyaría. Tal estado de

* Departamento de Ecología,
Instituto de Biología, UNAM





cosas me obligará a concentrarme en la parte conceptual, más que en la fragmentaria evidencia disponible.

En este trabajo presentaré y desarrollaré brevemente algunos elementos del punto de vista jerárquico, discutiendo primero cuáles son las características que cualquier entidad biológica debe presentar para poder ser considerada una Unidad de la Evolución (UE). En segundo lugar, analizaré brevemente la forma en que tales unidades se descomponen en otras de orden inferior y bajo qué condiciones tiene sentido hablar de unidades evolutivas de orden superior. El presente trabajo está basado principalmente en ideas propuestas por Dawkins, Eldredge, Lewontin, Vrba, Wimsatt.

LAS UNIDADES DE LA EVOLUCION

Intuitivamente resulta claro que la evolución tiene un componente de permanencia y otro de variación. Existen copias exactas de ciertas entidades biológicas, copias menos perfectas, y otras entidades, quizá relacionadas por parentesco, pero cuya divergencia de las primeras es tal que ya no se pueden considerar réplicas. Estas copias más o menos buenas constituyen el elemento de permanencia, y la variación aparece en la imperfección del copiado y en la preservación diferencial de ciertas co-

pias. Veamos entonces con más detalle estos dos aspectos fundamentales.

Para poder ser considerada una UE, la primera propiedad que una entidad debe poseer es la de replicarse (el factor de permanencia), produciendo copias (más o menos exactas) de sí misma. Tales entidades han sido llamadas *replicadores* por el evolucionista Richard Dawkins. Replicadores abióticos son, por ejemplo, las unidades básicas de los cristales. El replicador biológico por excelencia es el DNA en los seres vivos. Existen otros replicadores biológicos por encima del nivel del genoma. Por ejemplo, los organelos celulares, las células y los órganos de los metazoarios. ¿Acaso podríamos considerar a un individuo como un replicador? Los individuos de especies asexuales de protozoarios pueden ser considerados replicadores válidos, pero no así los individuos que se reproducen sexualmente, ni los metazoarios asexuales. La razón es simple. Los descendientes de estos últimos difícilmente pueden considerarse réplicas o copias de los ancestros. Al morir un individuo se borra del universo, y lo único que permanece son las copias de algunos de los replicadores que *viajaban* en él: una muestra de un genoma (pero no todo, en especies sexuales), copias de algunos, pero no todos, los caracteres fenotípicos (patrón de coloración, ta-

maño, etc.), y ciertamente la estructura básica de su especie, el cual es un replicador válido.

Los replicadores se mueven y *viajan* en *vehículos*, otro concepto debido a R. Dawkins. Los vehículos son conjuntos de replicadores ensamblados junto con estructuras auxiliares y que adquieren un cierto grado de individualidad e independencia. Vehículos típicos son los cromosomas, los individuos y las especies. Ciertos vehículos muy integrados (los organismos, p. ej.) tienen muchas características de replicadores.

Ahora bien, la sola cualidad de ser un replicador no basta para garantizar que una unidad cualquiera sea una UE. Se requieren más condiciones para que se dé la evolución. Dichas condiciones, relacionadas con el factor de variación son:

- 1) El replicador debe tener variabilidad fenotípica, o lo que es lo mismo, no todas las copias del replicador deben ser idénticas. Esta condición es prácticamente un corolario de la segunda ley de la termodinámica y su significado es obvio: sin cambio no puede haber evolución.
- 2) Parte (al menos) de la variabilidad fenotípica debe ser heredable. En efecto, supongamos que el patrón de coloración de las alas en una especie de mariposa fuera un replicador. El patrón puede diferir si la lluvia lavó diferencialmente a algunos individuos, pero claramente tales diferencias no son heredables. Los caracteres o cambios adquiridos en el nivel de este replicador no se heredan, por lo que llamaremos a tales replicadores *no lamarckianos*. Por otra parte, puede haber diferencias en el patrón de coloración que sean producto de diferencias genotípicas y que sí sean heredables. Otros replicadores, como las secuencias de material genético, sí heredan sus cambios fenotípicos adquiridos (las mutaciones), por lo que llamaremos a estos replicadores *lamarckianos*. Presentar variación fenotípica heredable es condición necesaria para considerar a un replicador como UE. Las novedades heredables introducidas en los replicadores, por cualesquiera mecanismos, tienen posibilidades de preservarse en las futuras generaciones y por lo tanto tienen potencial evolutivo. Por ejemplo, la llamada *evolución no darwiniana*, sustituciones aleatorias en péptidos o nucleótidos, es un caso de este fenómeno.

Existe además una tercera condición que se refiere no a la introducción y copiado de las novedades evolutivas, sino a su preservación diferencial.

Los replicadores nuevos pueden conservarse e incluso substituir a otros (sus predecesores o formas alternativas de un tipo de replicador) dentro de una población de vehículos por una variedad de razones, entre las cuales están la deriva y la selección natural. Veremos primero la selección.

- 3) La variación fenotípica heredable puede estar correlacionada con las probabilidades de que el replicador sobreviva y se replique. Se llama *adecuación* de un replicador a la tasa de copiado, la cual se mide de varias formas. La más simple e intuitiva es el cociente del número de copias en una generación al número de copias en la generación anterior. Lo que el principio de la Selección Natural dice es que la adecuación de algunos replicadores puede no ser aleatoria, sino variar sistemáticamente con las características fenotípicas heredables de los replicadores. Una variedad de un replicador puede tener una mayor adecuación que otra. Por ejemplo, ciertas variantes en el patrón de coloración de las mariposas puede resultar más difíciles de detectar para los depredadores que otras, por lo que es probable que sus copias se hagan más abundantes pasado cierto tiempo. Dawkins ha llamado a los replicadores que pueden influir en las probabilidades de su propia replicación, replicadores activos. La interacción con el medio ambiente determina las diferencias en la adecuación. El medio de un replicador incluye la matriz física inmediata donde se encuentra, pero también el medio de los vehículos donde se mueve.

Es también posible que procesos puramente estocásticos determinen el destino de las copias de un replicador en una población de vehículos. Tal sería el caso de la fijación por deriva génica de alelos en poblaciones pequeñas.

Resumiendo lo dicho hasta el momento: existen ciertas entidades en la naturaleza que son capaces de replicarse y de pasar a sus copias al menos parte de sus variaciones fenotípicas. Más aún, una subclase de tales entidades, los replicadores activos, pueden ser seleccionados a favor o en contra como resultado de la interacción del medio ambiente con el fenotipo del replicador.

Los procesos aleatorios intervienen no sólo en la producción de nuevas variantes, sino en su preservación diferencial.

Las condiciones 1) y 2) son condiciones suficientes para que una entidad sea una UE, y las condiciones 1), 2) y 3) son suficientes para constituir lo que podríamos llamar una Unidad de Evolución Darwiniana (UED). Sin embargo, no son condiciones necesarias, ya que solamente garantizan que la entidad sea, o bien una unidad evolutiva, o bien esté constituida por unidades evolutivas. Tenemos entonces que discutir cómo es que una UE se puede descomponer en otras. Resulta mucho más simple el análisis de la reductibilidad de unidades que el de el ensamblaje de las mismas. De hecho, nuestro entendimiento del proceso por el cual los replicadores y otros elementos funcionales y morfológicos de varios niveles se integran para formar al individuo, es insatisfactorio y fragmentario. En este trabajo solamente podemos mencionar este problema abierto, enfatizando al mismo tiempo su gran relevancia.

DESCOMPOSICION DE LAS UNIDADES EVOLUTIVAS

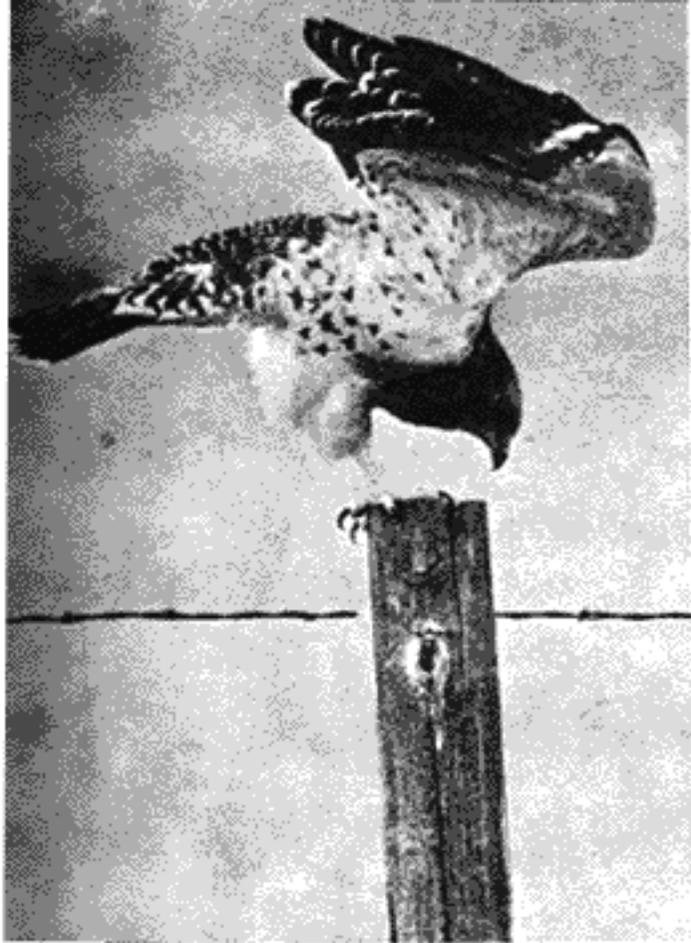
Los efectos fenotípicos de un replicador se pueden manifestar en niveles superiores. Esto es obvio y el mejor ejemplo es el efecto de los diferentes alelos en el color de los ojos, susceptibilidad a enfermedades, etc., de los individuos. Ahora bien, es posible que un carácter de un nivel superior sea descomponible, por lo menos hasta cierto punto, en los efectos debidos a varios replicadores de orden inferior. Por ejemplo, los llamados caracteres fenotípicos cuantitativos, son caracteres cuya medida (p. ej., la altura de un individuo) depende de los efectos pequeños de los alelos en muchos *loci*.

Cuando no existe dominancia, epistasia, etc., la altura de un individuo se descompone simplemente en la suma de los efectos debidos a cada alelo. Estos efectos aditivos, independientes del contexto genético, dan origen a la llamada variancia aditiva en el carácter fenotípico en cuestión. La variancia total que el carácter presenta en la población puede tener componentes debidos a los efectos dependientes del contexto genético (dominancia, etc.) y también componentes debidos a la acción del medio ambiente, errores de medida, etc. Un resultado central de la Genética Evolutiva es que la selección natural sólo puede actuar sobre la variancia aditiva de un carácter. La razón es simple: la parte no aditiva es aquella que proviene de los efectos genéticos que son dependientes del contexto, o sea, el efecto fenotípico de la dominancia, epistasia, etc., el cual cambia de generación en generación en forma aleatoria debido a la recombinación. En pocas palabras, solamente aquella parte de variancia de un carácter que se puede descomponer en variancia aditiva, es heredable (cumple con la propiedad No. 2).

Lo anterior sugiere que definamos a una UE (UED) como un replicador que cumple las condiciones 1 y 2 (más la 3 para un UED) y cuya variancia heredable (variancia heredable en la adecuación para UED) no es descomponible en variancia aditiva de UE de orden inferior. Obviamente, si en algún nivel de organización toda la variancia heredable de las UE es aditiva con respecto a caracteres de nivel superior, entonces no hay UE del nivel superior.

No es fácil encontrar ejemplos buenos de unidades evolutivas de orden superior, básicamente por falta de datos. El énfasis en los estudios evolutivos ha estado puesto, ya por muchos años, en las UE





del nivel genético, e incluso los evolucionistas que trabajan en el nivel orgánico (etólogos, ecólogos, etc.) asumen regularmente que los caracteres fenotípicos son, o la manifestación de los diferentes alelos (sin sobredominancia) en un solo locus, o reducibles a los efectos aditivos de varios *loci*. Tal suposición se adopta incluso cuando hay una ignorancia total del trasfondo genético del carácter fenotípico en cuestión, y se justifica sobre dos bases. En primer lugar, dilucidar el mecanismo genético de muchísimos caracteres fenotípicos puede ser difícil, o incluso imposible. En segundo lugar, en muchos casos se sabe que hay un buen porcentaje de variancia aditiva (ya que el carácter presenta un coeficiente de heredabilidad mayor que 0), lo cual justifica adoptar la suposición de reducibilidad a efectos genéticos. Una alternativa a este programa reduccionista, es la visión jerárquica que he descrito aquí. Dos problemas centrales surgen de inmediato:

- 1) Hay que demostrar la existencia de UE de nivel superior al genético. Esto es, hay que demostrar la existencia de replicadores, poseedores de variancia heredable (incluso de variancia heredable en la adecuación si se postula selección natural) no reducible a efectos aditivos de UE de nivel inferior.
- 2) Hay que establecer la importancia relativa de tales UE de nivel supergenético con respecto a las de nivel genético.

El trabajo no es fácil, ya que para demostrar la irreductibilidad es necesario desentrañar primero el mecanismo genético (o de orden inmediato inferior)

del carácter en cuestión, lo cual puede ser incluso imposible en términos prácticos. Sin embargo esta inexplorada área promete ser de central importancia para nuestro entendimiento de la evolución de los seres vivos ya que algunas de las UE de orden superior que han sido propuestas en una y otra ocasión son de una importancia manifiesta (p.ej., aquella parte del fenotipo que es común a todos los individuos de una especie, los grupos socialmente definidos de animales, y las especies).

Para ilustrar lo anterior, consideremos como ejemplo (hipotético) de una unidad evolutiva de nivel del organismo a la parte del fenotipo que es común a una especie (esto es más fácil de definir en animales que en muchas plantas). Por ejemplo, la arquitectura básica de *Homo sapiens*. Claramente, esta arquitectura se replica de una generación a la siguiente y presenta variancia heredable. No es seguro, sin embargo, que tal variancia heredable no sea descomponible en efectos genéticos aditivos. En efecto, malformaciones congénitas no necesariamente letales dependen del contexto cromosómico. Nótese que nuestro hipotético replicador *arquitectura básica* no es lamarckiano (si me amputan un brazo, no por eso mis hijos van a nacer sin el propio), el mecanismo profundo de la replicación del fenotipo es genético. Si se demostrara que la variancia heredable de este replicador es irreducible a efectos aditivos, tendría sentido considerar al núcleo fenotípico de la especie como una unidad de la evolución.

En resumen, estos replicadores poseedores de variancia heredable e irreducibles a replicadores de orden inferior son la materia prima de la evolución. Se pueden introducir novedades en ellos y asimismo, pueden ser seleccionados, básicamente a través de la interacción de los vehículos en los que viajan con los medios ambientes propios de cada nivel. Aunque hay excepciones, como tal vez el llamado DNA *egoista* (Doolittle y Sapienza) y los replicadores primige-

nios, actualmente la selección natural opera básicamente sobre los vehículos. Los replicadores sobreviven o no (y sus frecuencias relativas en una población cambian) parte por factores aleatorios y parte por selección de vehículos.

La muy abstracta visión que acabamos de presentar puede hacerse más concreta al discutir los fenómenos y las unidades evolutivas correspondientes a los niveles de organización más obvios. Claramente, los genes, supergenes, etc., son las UE más conocidas, y los individuos, el vehículo sobre el cual la selección natural opera con más intensidad. Por el momento las evidencias *duras* a favor de una teoría jeraquizada de la evolución, son casi inexistentes. Sin embargo, la evidencia indirecta, la necesidad de reinterpretación de muchos fenómenos macroevolutivos y la interesante posibilidad teórica, han conducido a muchos a plantearse explícitamente la selección de vehículos tales como los grupos y las especies, y la existencia de UE tales como el núcleo fenotípico de las especies, las estructuras sociales y los mecanismos de reproducción (sexual vs. asexual, p. ej.). No pasarán muchos años antes de que sepamos si esta nueva visión jerarquizada de la evolución nos permite alcanzar un nuevo nivel de entendimiento del mundo vivo. ⊕

LECTURAS RECOMENDADAS

1. Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype. The Gene as the Unit of Selection*. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
2. Vrba, E.S. (1984). What is a species Selection? *Syst. Zool.* 33(3):318-328.
3. Vrba, E.S. y N. Eldredge. 1984. Individuals, Hierarchies and Processes: Towards a more Complete Evolutionary Theory. *Paleobiology* 10(2):146-171.
4. Wimsatt, W.C. (1981). *Units of Selection and Structure of the Multilevel Genome*. En Giere, R. N. and P. Asquith (eds.). *PSA-1980*, vol. 2. Publicado por la Philosophy of Science Association, Michigan State University.

