

Capítulo 22. La selección natural

De acuerdo con el propio relato de Darwin, el concepto de selección natural se le ocurrió en 1838 leyendo el "Ensayo sobre el principio de población" de Malthus. Darwin comprendió que todas las poblaciones -no sólo la población humana- están condenadas potencialmente a exceder los recursos de los que depende su existencia. Sólo una pequeña fracción de los individuos que podrían existir, nace, sobrevive y llega a reproducirse. Según Darwin, los que sobreviven son los que se encuentran "favorecidos", para usar su propio término, por ser portadores de ligeras variaciones ventajosas. Este proceso de mayor supervivencia y reproducción de los "favorecidos" fue llamado por él selección natural, por analogía con la selección artificial practicada por los criadores de animales y plantas domésticos.

La selección natural se define como la reproducción diferencial de genotipos que resulta de las interacciones entre los organismos individuales y su ambiente y, de acuerdo con la Teoría Sintética de la evolución, es la principal fuerza de la evolución. La selección natural puede actuar produciendo cambios o manteniendo la variabilidad dentro de una población.

La selección natural puede operar solamente sobre las características expresadas en el fenotipo. La unidad de selección es el fenotipo completo: la totalidad del organismo. En casos extremos, un sólo alelo puede ser decisivo en la selección pero, generalmente, un fenotipo exitoso es el resultado de la interacción de muchos genes.

Las tres tipos principales de selección natural son la selección normalizadora, la selección disruptiva y la selección direccional. Otro tipo de selección es la selección dependiente de la frecuencia y una quinta categoría es la selección sexual.

La selección natural implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. Generalmente, el resultado de la selección natural es la adaptación -aunque imperfecta- de las poblaciones a su ambiente. La adaptación al ambiente biológico resulta de la interacción recíproca de especies de organismos, es decir, de la coevolución. La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas.

Se han propuesto que la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto pleiotrópico y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética pueden dar origen a nuevas características, en forma alternativa a la selección natural. Recientemente, se han introducido nuevos conceptos relativos a la adaptación para distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen. Entre ellos, se cuentan la exaptación, la no aptación y la aptación, para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones.

Selección natural y mantenimiento de la variabilidad

En el curso de las controversias que llevaron a la formulación de la Teoría Sintética, algunos biólogos argumentaron que la selección natural serviría sólo para eliminar al "menos apto" y, en consecuencia, tendería a reducir la variación genética de las poblaciones, actuando en este sentido como una fuerza antievolutiva. La genética de poblaciones moderna ha demostrado que esto no es cierto. La selección natural puede ser un factor crítico para preservar y promover la variabilidad en una población.

Hay muchos ejemplos de cómo puede mantenerse la variabilidad en los que diversas fuerzas selectivas puedan estar operando simultáneamente. Un buen ejemplo lo constituyen el color y los patrones de bandado en caracoles.

En distintas especies de caracoles terrestres del género *Cepaea* coexisten diversas coloraciones de la concha del caracol. Además, la concha puede presentar hasta cinco bandas longitudinales de color. La evidencia fósil indica que estos diferentes tipos de conchas han coexistido durante más de 10.000 años. Los caracoles presentan un tipo de polimorfismo denominado polimorfismo equilibrado, en contraposición al polimorfismo llamado transitorio. En los ambientes uniformes, por ejemplo, hay una frecuencia más alta de caracoles sin bandas, mientras que en los hábitat

irregulares y variados, como los pisos de los bosques, la mayoría tiende a ser bandeada. De modo análogo, los hábitat más verdes tienen la mayor proporción de conchas amarillas, pero entre los caracoles que viven sobre fondos oscuros, las conchas amarillas son mucho más visibles, resultando claramente desventajosas a juzgar por el éxito de captura de este tipo de concha por los zorzales, sus predadores naturales. Sin embargo, se encuentran ambos tipos de conchas en las distintas colonias, distantes unas de otras.

Parecen existir factores fisiológicos que están correlacionados con los diferentes patrones de coloración de las conchas, dado que los genes que controlan ambos aspectos conformarían un grupo de ligamiento. Esto explicaría, aunque no de manera concluyente, por qué están presentes los dos tipos. Se han hecho experimentos que muestran, por ejemplo, que los caracoles sin bandas (especialmente los amarillos) son más resistentes al calor y al frío que aquellos que presentan bandas. En otras palabras, es probable que el polimorfismo se haya mantenido porque están operando varias presiones selectivas diferentes, las cuales actúan en forma conjunta.

El resultado de estas interacciones es el mantenimiento de las variaciones genéticas que determinan el color y la formación de bandas, de modo que se establece un polimorfismo equilibrado.

Tipos de selección

Las tres categorías principales de la selección natural son: la selección normalizadora, en la cual se eliminan los fenotipos extremos de la población; la selección disruptiva, en la que se seleccionan los fenotipos extremos a expensas de formas intermedias; y la selección direccional, en la que uno de los extremos es favorecido, empujando a la población a lo largo de una vía evolutiva particular.

Otro tipo de selección es la selección dependiente de la frecuencia, en la cual la aptitud de un fenotipo disminuye a medida que se hace más común en la población y se incrementa a medida que se hace menos frecuente. Una quinta categoría, la selección sexual, es el resultado de la competencia en la búsqueda de pareja; puede aumentar en gran medida la reproducción diferencial, sin mejorar la adaptación a otros factores ambientales.

El resultado de la selección natural: la adaptación

La selección natural da como resultado la adaptación, con sus varios significados y manifestaciones múltiples. Implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. En muchos casos, las adaptaciones que resultan de la selección natural pueden correlacionarse claramente con factores ambientales o con las presiones selectivas ejercidas por otros organismos.

Algunas variaciones fenotípicas intraespecíficas siguen una distribución geográfica y pueden ser correlacionadas con cambios graduales de temperatura, humedad o alguna otra condición ambiental. Esta variación gradual de una característica o de un complejo de características en correlación con un gradiente ambiental es conocida como clina.

Por otra parte, una especie que ocupa muchos hábitat diferentes puede presentar características ligeramente diferentes en cada uno de ellos. Cada uno de estos grupos que presenta fenotipos diferentes es conocido como un ecotipo. Estas diferencias entre los ecotipos ¿están determinadas completamente por el ambiente?, ¿o representan adaptaciones resultantes de la acción de la selección natural sobre la variación genética?

Experimentos realizados en la planta *P. glandulosa* demostraron que muchas de las diferencias fenotípicas halladas entre los ecotipos de *P. glandulosa* se debían a diferencias genéticas. No resulta sorprendente que en ambientes muy diferentes se hayan seleccionado distintas características. A lo largo del tiempo, las diferencias genéticas entre las plantas individuales han terminado por expresarse como diferencias genéticas entre los subgrupos de la población de *P. glandulosa*, que constituyen los actuales ecotipos. Este proceso puede ser el primer paso en la formación de nuevas especies.

Cuando las poblaciones de dos o más especies establecen interacciones tan estrechas que cada una ejerce una notable fuerza selectiva sobre la otra, ocurren ajustes simultáneos que dan como resultado un proceso de coevolución. Uno de los más importantes, en términos del número de especies e individuos que intervienen, es la coevolución de las flores y sus polinizadores o el de las plantas e insectos, aquellos dos aliados y enemigos ancestrales.

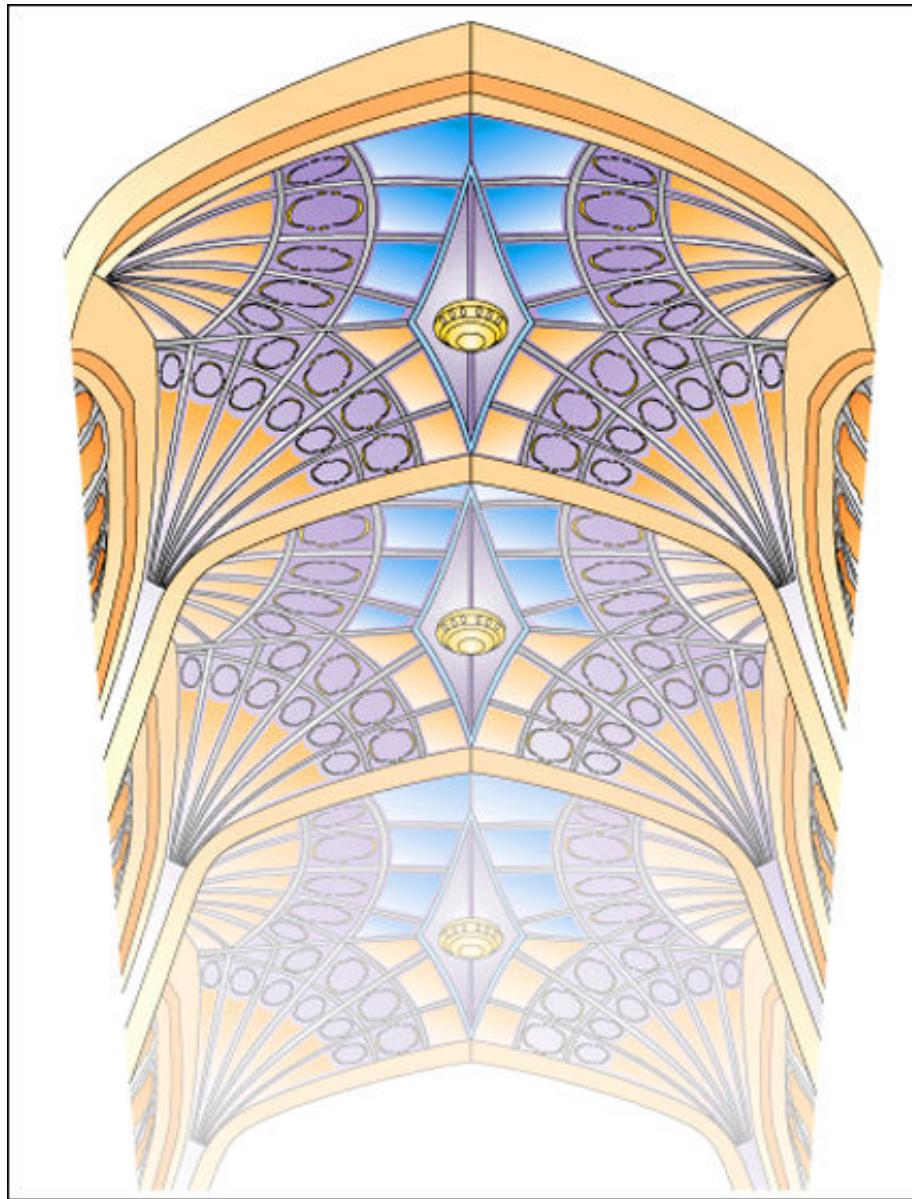
La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas. Darwin expresó su cautela acerca del alcance explicativo de la selección natural, cuando en el prólogo de *El origen de las especies* afirmaba: "...estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio más importante, si bien no el único, de modificación". Sin embargo, a partir de 1940, los genetistas que adherían a la Teoría Sintética endurecieron su postura alrededor de este argumento.

En el marco de la síntesis evolutiva, toda característica de un organismo era interpretada como una adaptación y, por lo tanto, como el resultado del proceso de selección natural. Dos décadas más tarde, se comenzó abandonar esta ortodoxia.

Por una parte, la teoría neutralista plantea que la mayoría de las variantes genéticas a nivel molecular no confieren ventaja ni desventaja al portador, por lo que se fijan o se pierden por deriva genética. Por otra parte se ha cuestionado la idea de que la selección natural es capaz de producir adaptaciones óptimas, ya que las posibilidades de cambio están drásticamente limitadas tanto por factores intrínsecos -como el programa genético, los patrones de desarrollo y la estructura del organismo-, como por factores extrínsecos -como la constante modificación del nicho que hace que la especie siempre esté un paso atrás de los requerimientos del ambiente-.

Otra de las críticas planteadas apunta a cuestionar la omnipotencia de la selección natural, es decir, ¿puede la selección natural, actuando en forma constante, perfeccionar crecientemente las características de las especies hasta llegar a producir adaptaciones óptimas? La respuesta de los críticos es un no rotundo, ya que la selección natural no hace "lo que quiere" sino "lo que puede". Si la selección natural, operando a través del cambio en las frecuencias génicas, fuera el único proceso capaz de explicar la diversidad de la vida, las posibilidades serían ilimitadas.

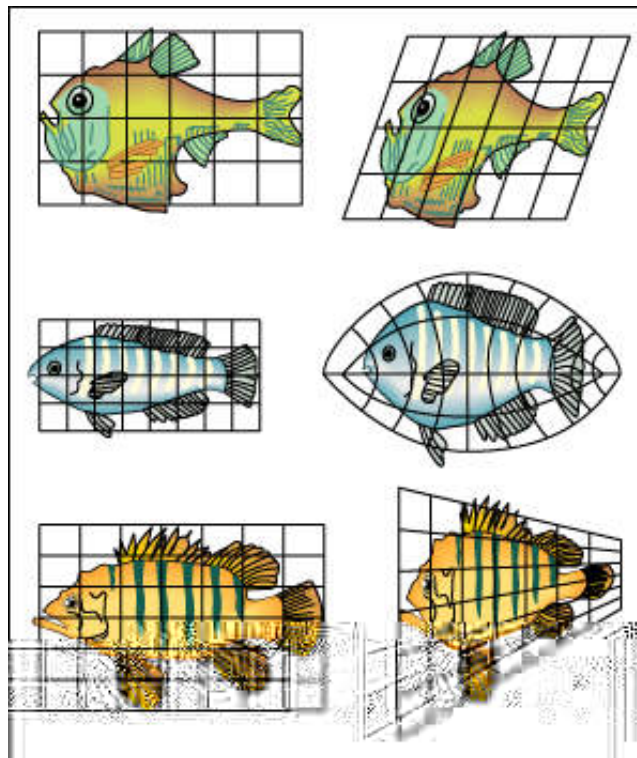
Si bien toda adaptación es una característica orgánica que se establece gradualmente, mediante un proceso de selección natural que permite acumular las pequeñas variaciones favorables, es necesario comprender que no toda característica de un organismo representa una adaptación. Los biólogos evolutivos que cuestionan esta postura la denominan panseleccionista.



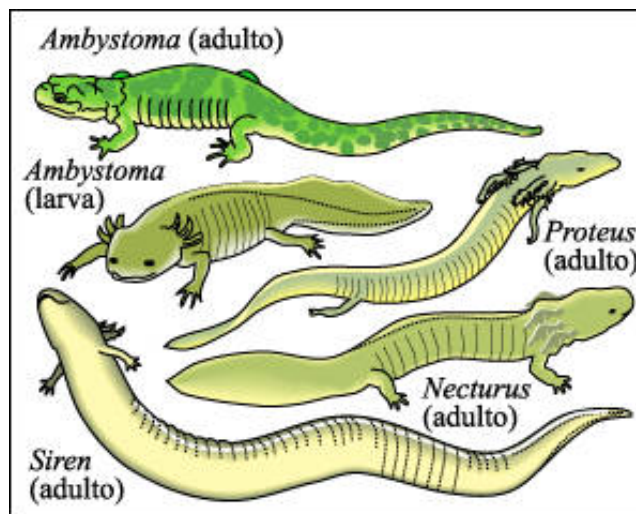
El diseño en forma de bóveda en abanico de este techo implica que necesariamente debe existir una estructura central formada por dos triángulos enfrentados. Parecen importantes pero, ¿tiene acaso una finalidad?

Estos biólogos no niegan la existencia de la adaptación, pero desplazan el interés a una mirada más plural, que permite considerar al organismo globalmente y recurrir a explicaciones alternativas a la selección natural para interpretar el origen de sus características. Conforme a los diferentes procesos que operan en las poblaciones, es posible comprender que algunos caracteres se fijan por deriva genética, es decir que su presencia se debe simplemente al azar. También es necesario considerar que una parte de la variación representa un ajuste al medio sin base genética, de modo que no se ha establecido mediante selección natural.

Se ha propuesto que en muchos casos las nuevas características pueden surgir mediante mecanismos alternativos a la selección natural tales como la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto de la pleiotropía y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética.



Una simple transformación, dada por el crecimiento diferencial de distintas partes de un mismo plan estructural (alometría), podría explicar diferencias complejas entre especies.



Los cambios de los tiempos de desarrollo (heterocronías) pueden producir novedades evolutivas.

Las salamandras adultas de los géneros *Proteus*, *Necturus* y *Siren* tienen branquias toda su vida. Esta es una característica neoténica si se las compara con las etapas correspondientes a larva y adulto de algunas de las especies de salamandras del género *Ambystoma*.

Por otra parte, se ha discutido que no siempre la función que desempeña una estructura en un tiempo dado revela el proceso que explica su establecimiento. En muchos casos, estructuras que se han establecido por procesos alternativos a la selección natural pasan a cumplir una función adaptativa y son modeladas por la selección natural.

En otros casos, estructuras que se establecieron gradualmente por selección natural desarrollando una cierta función, pasan a desempeñar una función diferente en otra etapa de la evolución. Para estos casos se ha introducido el concepto de exaptación para denominar a las características que son incorporadas selectivamente a partir de otra previamente existente, el concepto de neofunción para denominar a las características nuevas y el de aptación para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones. Esta terminología permite distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web