

Genética de la selección natural

La investigación genética está demostrando que la selección natural desempeña en la evolución de los genes una función mayor de la admitida

• • • H. ALLEN ORR

Algunos conceptos se han desarrollado tarde en la historia de una disciplina científica, debido a su complejidad, sutileza o dificultad. La selección natural no fue uno de éstos. Aunque, comparada con otras ideas científicas revolucionarias, su concepción ha sido reciente —Charles Darwin y Alfred Russel Wallace escribieron sobre la misma en 1858; *El origen de las especies* de Darwin se publicó en 1859—, la teoría de la selección natural se construye sobre ideas de elegante simplicidad. En unas condiciones dadas, unos organismos sobreviven mejor que otros. Aquéllos dejan mayor número de descendientes, con lo que llegan a ser, andando el tiempo, predominantes. De ese modo, el ambiente “selecciona” a los organismos mejor adaptados a las condiciones actuales. Si las condiciones ambientales cambian, predominarán los organismos que posean las características mejor adaptadas al nuevo ambiente. El darwinismo fue revolucionario, no porque presentara afirmaciones obscuras de la biología, sino porque sugirió una lógica natural de extrema sencillez.

A pesar de esa simplicidad, la teoría de la selección natural ha recorrido un largo y tortuoso camino. La afirmación de Darwin de que las especies evolucionaban fue bien recibida por los biólogos; no así la hipótesis de que la selección natural regía buena parte de los cambios evolutivos. Es más, la selección natural no se aceptó como fuerza

motriz de la evolución hasta bien entrado el siglo xx.

El estatuto de la selección natural se halla ahora asentado, tras decenios de trabajo empírico tenaz. Pero el estudio de este proceso no ha terminado. Debido al desarrollo de nuevas técnicas experimentales y al creciente interés en los mecanismos que subyacen bajo la selección natural, la investigación sobre ese dominio conoce hoy de mayor actividad que dos decenios atrás. Los trabajos experimentales en curso sobre la selección natural se centran en tres cuestiones: ¿se trata de un proceso común? ¿Qué cambios genéticos dan lugar a las adaptaciones producidas por selección natural? ¿Cuál es la función de la selección natural en la especiación?

El concepto

La mejor forma de apreciar la evolución que se produce mediante selección natural consiste en estudiar organismos cuyo ciclo biológico sea tan corto que nos permita observar muchas generaciones. Algunas bacterias se reproducen, se dividen, cada media hora. Imaginemos una población bacteriana formada por dos tipos

EL ARTE del taxidermista y la pericia del conservador se combinan para mostrar la variedad de formas vivas a que la evolución ha dado lugar en el reino animal. La fotografía se tomó en la sala de biodiversidad del Museo de Historia Natural de Nueva York.

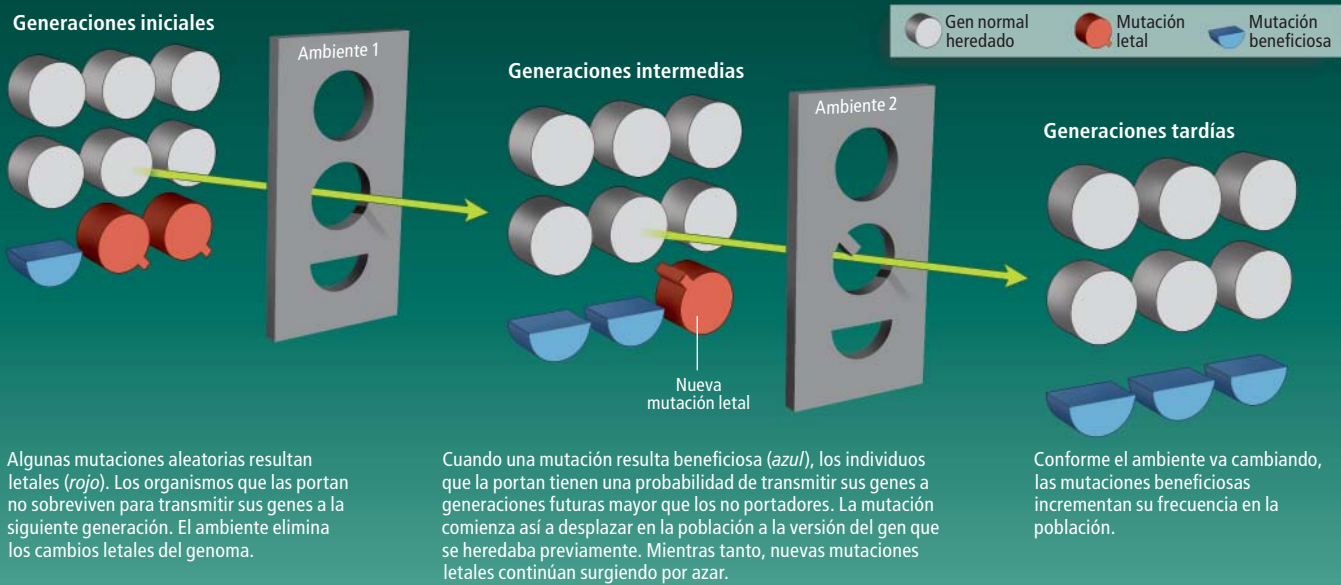
CONCEPTOS BASICOS

- Charles Darwin propuso que la selección natural dirigía la evolución mediante cambios heredados que aumentaban la supervivencia. Esta hipótesis tuvo que competir con otras teorías hasta alcanzar la aceptación actual.
- Se creía que las mutaciones genéticas aleatorias, que no tienen efectos positivos ni negativos, eran responsables de muchos de los cambios a escala molecular. Sin embargo, experimentos recientes muestran que la selección natural de mutaciones génicas beneficiosas es bastante común.
- Estudios de la genética de las plantas muestran que los cambios en un gen pueden ejercer efectos notables en las diferencias adaptativas entre especies.



○ ○ ○ Mutación y selección natural

La evolución mediante selección natural corresponde a un proceso de dos pasos: primero surgen en la población mutaciones genéticas aleatorias; después, el ambiente escruta los organismos que portan dichas mutaciones.



genéticos que inicialmente se componen del mismo número de células. Las bacterias de tipo 1 producen sólo descendientes de tipo 1 y las de tipo 2 producen sólo descendientes de tipo 2. Supongamos que el ambiente cambia repentinamente, por la introducción de un antibiótico, y que las bacterias de tipo 1 son resistentes al mismo pero no las de tipo 2. En el nuevo entorno, las del tipo 1 serán más eficaces, es decir, estarán mejor adaptadas, que las de tipo 2. La supervivencia y, por tanto, la tasa de reproducción serán mayores en las de tipo 1. Las de tipo 1 producirán más descendientes que las de tipo 2.

El concepto de “eficacia biológica” expresa la probabilidad de sobrevivir o reproducirse en un ambiente dado. El resultado de esa selección, repetida innumerables veces en diferentes contextos, es lo que observamos en la naturaleza: plantas y animales (y bacterias) que se adaptan de diversas maneras a su entorno.

Los expertos desmenuzan el argumento precedente en detalles biológicos más ricos. Se sabe que las variantes genéticas se originan por mutaciones en el ADN, es decir, cambios aleatorios en la secuencia nucleotídica (la cadena de letras A, G, C y T) que constituye el “lenguaje” del genoma. Se conoce también la tasa a la que surge un tipo de mutación común (el cambio de una letra del ADN por otra): cada nucleótido de cada gameto en cada generación tiene una opción sobre mil millones de mutar a otro nucleótido. Más importante todavía,

se han descubierto algunos de los efectos de las mutaciones sobre la eficacia biológica. La inmensa mayoría de las mutaciones aleatorias resultan perjudiciales (reducen la eficacia biológica); sólo una pequeña minoría resultan beneficiosas (incrementan la eficacia biológica). Las mutaciones suelen resultar dañinas por la misma razón que muchos errores en los códigos informáticos: en sistemas exquisitamente afinados, las modificaciones aleatorias, por mínúsculas que sean, tienden a alterar, más que a mejorar, una función.

La evolución adaptativa constituye, por tanto, un proceso de dos pasos, en el que se da una estricta división del trabajo entre la mutación y la selección. En cada generación, las mutaciones aportan a la población nuevas variantes génicas. La selección natural hace una criba: según el ambiente, reduce la frecuencia de las variantes “malas” (no adaptativas) e incrementa la frecuencia de las “buenas” (adaptativas). Una población cuenta con numerosas variantes génicas, una suerte de arsenal que le ayuda a enfrentarse a los cambios ambientales. El gen que protege del antibiótico a las bacterias de tipo 1, por ejemplo, puede que anteriormente, en un medio sin fármaco, resultara inútil o incluso perjudicial; en el nuevo ambiente, en cambio, permite la supervivencia de las bacterias de tipo 1.

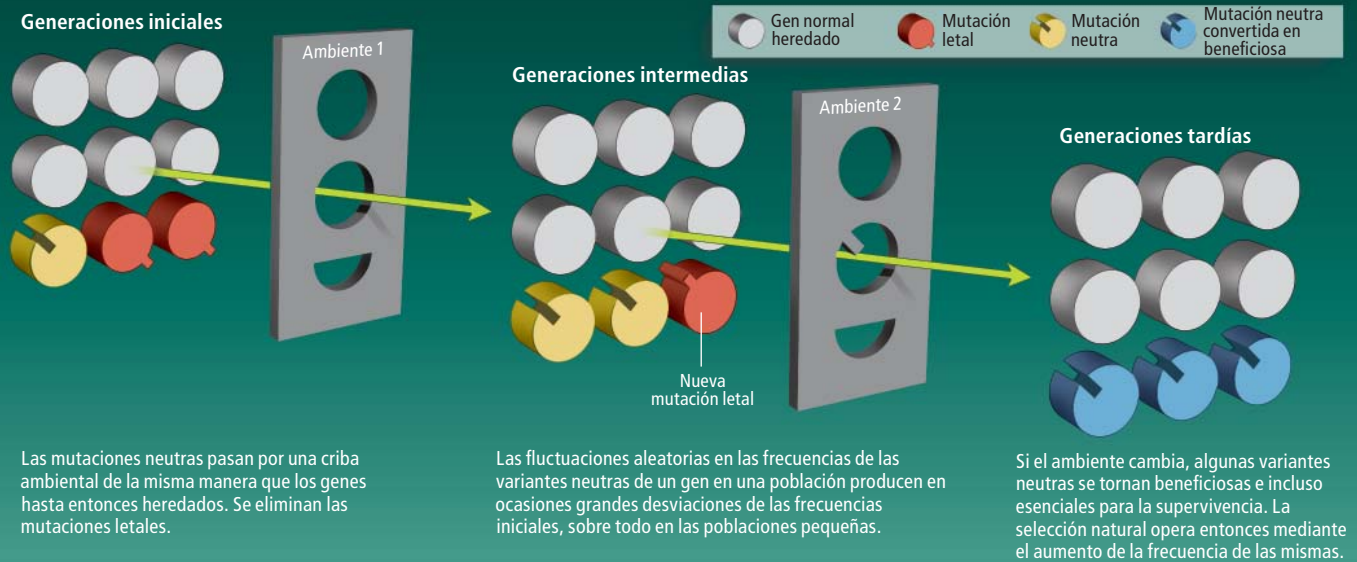
También la biología matemática ha arrojado luz sobre la selección natural. Se ha demostrado que cuanto más adaptativa es una

El autor

H. Allen Orr ocupa la cátedra Shirley Cox Kearns de biología en la Universidad de Rochester. Investiga las bases genéticas de la especiación y la adaptación. Recibió la medalla Darwin-Wallace otorgada por la Sociedad Linneana de Londres y el premio Dobzhansky de la Sociedad para el Estudio de la Evolución.

○ ○ ○ Evolución neutra y deriva genética

Se creía que muchas de las mutaciones génicas que persisten en la población durante múltiples generaciones eran neutras (*amarillo*), es decir, sin efecto en la supervivencia ni en la reproducción. En un proceso de deriva genética, esos cambios en la población fluctúan de forma aleatoria de una generación a otra. La supuesta abundancia de las mutaciones neutras fue la razón por la que se pensó que la deriva genética, y no la selección natural, era la fuerza principal que modulaba los cambios en el ADN de las poblaciones. Nuevos hallazgos demuestran que también la selección natural dirige el cambio génico.



variante génica, mayor es el incremento de su frecuencia en la población. Puede calcularse incluso la tasa de ese incremento. Y se ha descubierto que la selección natural es una “vigilante” incansable: detecta, entre variantes génicas, diferencias en eficacia biológica asombrosamente pequeñas (de una parte entre un millón, en una población de un millón de individuos).

Un punto destacable de la argumentación en pro de la selección natural es que su lógica parece válida para cualquier nivel y entidad biológica: de genes a especies. Desde Darwin, los biólogos han considerado que las diferencias en eficacia biológica se daban entre individuos. Sin embargo, la selección natural operaría, en principio, también sobre otras entidades biológicas. Podría pensarse que las especies con una amplia distribución geográfica presentarían tasas de supervivencia (como especie) mayores que las especies de área geográfica limitada. Después de todo, las especies con una distribución amplia toleran con mayor facilidad que las especies con un área restringida la extinción de algunas poblaciones locales. Según esa lógica de la selección natural, con el tiempo debería incrementar la proporción de especies con una distribución amplia.

Aunque ese argumento se considera formalmente correcto (los evolucionistas sospechan que la selección opera, en ocasiones, a un nivel superior), suele aceptarse que la selección

natural actúa especialmente sobre individuos o variantes génicas. Una de las razones a favor de esa hipótesis es que la vida de un individuo es mucho más corta que la de una especie. Por tanto, la selección natural de individuos supera con creces la selección natural de las especies.

¿Es común la selección natural?

Una de las cuestiones de apariencia más sencilla que se han planteado sobre la selección natural ha resultado ser una de las más complejas. ¿En qué grado es responsable la selección natural de los cambios en el acervo génico de una población? Nadie pone en duda que la selección natural dirige la evolución de la mayoría de los caracteres físicos de los seres vivos. ¿Cómo explicar sino estructuras tan distintas como los picos, los bíceps y los cerebros? Sin embargo, se desconoce en qué medida la selección natural determina los cambios que se producen a escala molecular. En otras palabras, ¿qué proporción del cambio evolutivo acumulado en el ADN tras millones y millones de años se debe a la selección natural?

Hasta los años sesenta del siglo pasado, se dio por supuesto que la respuesta a la pregunta anterior era “casi el ciento por ciento”. Pero un grupo de genéticos de poblaciones, liderado por Motoo Kimura, cuestionó abiertamente esa visión. Kimura adujo que la evolución molecular no estaba dirigida por la selección

natural “positiva”, en la que una variante rara o minoritaria incrementara su frecuencia por la selección del medio, sino que casi todas las mutaciones que persistían o alcanzaban tasas elevadas en una población eran neutras desde el punto de vista de la selección, es decir, no ejercían ningún efecto apreciable (positivo o negativo) sobre la eficacia biológica. Por supuesto, las mutaciones perjudiciales siguen surgiendo a una tasa elevada, pero al no alcanzar frecuencias altas, constituyen vías evolutivas sin salida. Dado que las mutaciones neutras son prácticamente invisibles en el ambiente actual, ese tipo de cambios se propagan sigilosamente por la población, alterando con el tiempo el acervo génico de la misma. Estamos hablando de la deriva genética aleatoria, núcleo de la teoría neutralista de la evolución molecular.

Hacia los años ochenta del siglo pasado, muchos genetistas evolutivos habían ya aceptado la teoría neutralista. Pero los datos que la respaldaban eran, sobre todo, indirectos. Faltaban pruebas más sólidas. Dos avances han facilitado la superación del obstáculo. En primer lugar, se han ideado pruebas estadísticas sencillas para distinguir cambios neutros de cambios adaptativos en el genoma. En segundo lugar, las nuevas técnicas han permitido secuenciar genomas completos de diversas especies, proporcionando una ingente cantidad de datos a los que se aplican las pruebas estadísticas aludidas. Los nuevos datos sugieren que la teoría neutralista subestima la importancia de la selección natural.

En un estudio del grupo de David J. Begun y Charles H. Langley, de la Universidad de California en Davis, se compararon las secuencias de ADN de dos especies de moscas de la fruta del género *Drosophila*. Se analizaron unos 6000 genes de cada especie; se centró la atención en los genes que habían divergido desde que las dos especies se separaron del ancestro común. Mediante las pruebas estadísticas, se estimó que la evolución neutra podía excluirse, por lo menos, en un 19 por ciento de los 6000 genes. En otras palabras, la selección natural era responsable de la divergencia evolutiva de una quinta parte de los genes estudiados. (Dado que se usó una prueba estadística conservadora, la proporción podría ser, en realidad, mucho mayor.)

De ese resultado no se desprende que la evolución neutra sea irrelevante; después de todo, algunos de los genes del 81 por ciento restante debieron de evolucionar por deriva genética. Lo que sí demuestra es que la selección natural desempeña una función en la divergencia de las especies mucho más importante de lo que suponían los defensores de la evolución neutra. Estudios similares indican que la selección na-

LA EVOLUCION EN ACCION

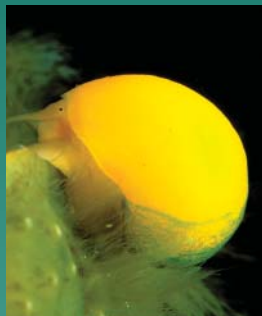
En algunos animales, los cambios adaptativos se han producido con la rapidez suficiente como para poderlos observar.



Conejo salvaje (Australia)
Conforme se adaptaban al clima caluroso y seco de Australia, los animales traídos desde Europa cambiaron el tamaño corporal, el peso y el tamaño de las orejas.



I-iwi, *Vestiaria coccinea* (Hawaii)
Conforme su fuente de néctar preferido empezó a desaparecer, esta ave buscó el néctar en cualquier otro sitio. Se le ha acortado el pico.



Caracol marino (Nueva Inglaterra)
La concha de los caracoles cambia de forma y aumenta en grosor, en respuesta a su depredador, el cangrejo marino.

tural suele dirigir el cambio evolutivo, incluso en las secuencias de ADN.

Genética de la selección natural

Los biólogos que estudian las características físicas normales (picos, bíceps o cerebro) saben que la selección natural ha sido la responsable del cambio evolutivo. Sin embargo, a menudo ignoran cómo ha ocurrido. Hasta fecha reciente, apenas se conocían cambios genéticos responsables de la evolución adaptativa. Merced a los nuevos avances genéticos, podemos ahora abordar esta y otras cuestiones fundamentales sobre la selección. Cuando los organismos se adaptan mediante selección natural a un ambiente nuevo, ¿lo hacen debido a cambios en unos pocos genes o en muchos? ¿Podrían identificarse esos genes? ¿Están implicados los mismos genes en casos independientes de adaptación al mismo ambiente?

No resulta fácil responder a las preguntas anteriores. La principal dificultad reside en que el incremento de la eficacia biológica debido a una mutación beneficiosa puede ser muy pequeño, con la consiguiente parsimonia en los cambios evolutivos. Una solución consiste en colocar poblaciones de individuos con una elevada tasa de reproducción en ambientes artificiales, donde las diferencias en eficacia biológica sean mayores y, por tanto, más rápida la evolución. Conviene que el número de individuos de las poblaciones sea suficiente para proporcionar un flujo continuo de mutaciones. En dichos experimentos evolutivos, suele colocarse una población de microorganismos genéticamente idénticos en un ambiente nuevo al que deben adaptarse. Como todos los individuos empiezan compartiendo la misma secuencia de ADN, la selección natural opera sólo sobre las mutaciones surgidas durante el experimento. Se registra el cambio de la eficacia biológica en el tiempo mediante la medida de la tasa de reproducción en el nuevo ambiente.

Algunas de las investigaciones sobre evolución más interesantes se han llevado a cabo con bacteriófagos, virus que infectan a bacterias. El tamaño reducido del genoma de los bacteriófagos permite la secuenciación completa del mismo al inicio, al final o en cualquier momento del experimento. Ello facilita la detección de cualquier cambio genético que la selección natural “aprehenda” y perpetúe luego en el tiempo.

K. Kichler Holder y James J. Bull, de la Universidad de Texas en Austin, realizaron un experimento con dos especies de bacteriófagos estrechamente relacionadas: Φ X174 y G4. Ambos virus infectan a *Escherichia coli*, la bacteria intestinal común. Los bacteriófagos

se expusieron a una temperatura excepcionalmente elevada para que se adaptaran al nuevo ambiente cálido. En ambas especies, la eficacia biológica aumentó drásticamente en el ambiente nuevo, en el transcurso del experimento. Con mayor precisión, en ambos casos la eficacia biológica mejoró rápidamente al comienzo del experimento y se estabilizó con el tiempo. Holder y Bull identificaron las mutaciones génicas que causaban el aumento de la eficacia biológica.

Selección en la naturaleza

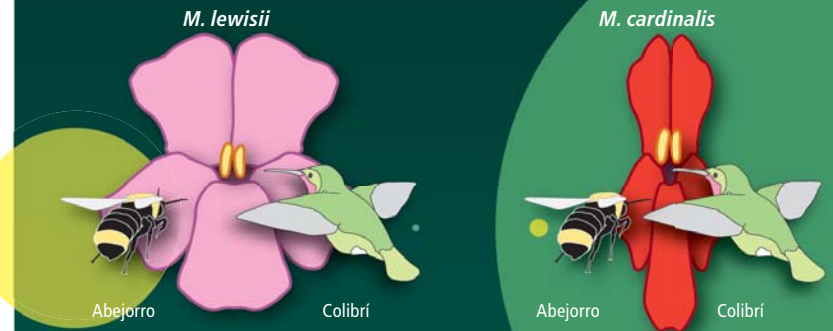
Aunque los estudios experimentales de la evolución suministran una visión sin precedentes de una selección natural en marcha, se limitan a organismos sencillos en los que la secuenciación repetida del genoma completo resulta factible. Pero podría ocurrir que las condiciones del experimento estuvieran imponiendo una presión selectiva mayor que la que se da en la naturaleza. Sería interesante, pues, realizar estudios en organismos superiores en condiciones más naturales. (Para ello debería diseñarse otro método, que permitiera investigar el ritmo glacial de la mayor parte del cambio evolutivo.)

Los evolucionistas suelen centrarse en poblaciones o especies que han estado separadas durante tiempo suficiente, para poder descubrir las diferencias adaptativas producidas por la selección natural y someterlas luego a escrutinio genético. Douglas W. Schemske, de la Universidad estatal de Michigan, y H. D. Bradshaw Jr., de la Universidad de Washington, analizaron el efecto de la selección natural en dos especies de plantas del género *Mimulus*. Mientras que la polinización primaria de *Mimulus lewisii* la realizan los abejorros, la de *M. cardinalis*, especie íntimamente emparentada, la llevan a cabo los colibríes. Los datos obtenidos a partir de otras especies muestran que en el género *Mimulus* la polinización por aves evolucionó a partir de la polinización por abejas.

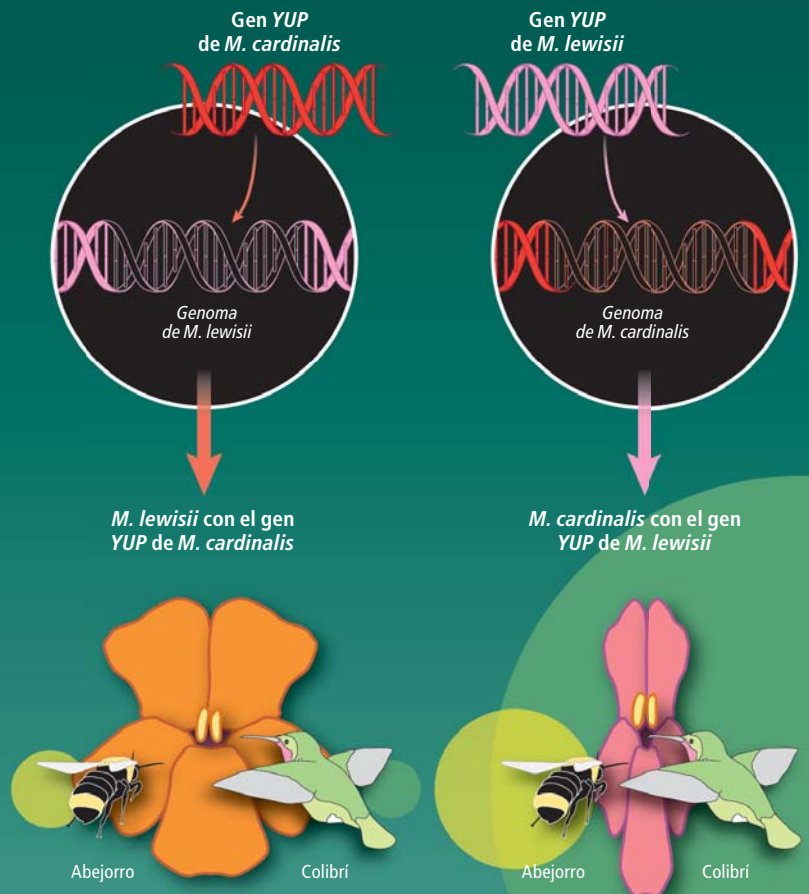
M. lewisii tiene flores rosas; *M. cardinalis*, rojas. El color de la flor explica muchas de las diferencias en la preferencia del polinizador. Cuando Schemske y Bradshaw cruzaron las dos especies, observaron que las diferencias en el color de la flor estaban controladas en gran parte por lo que pareció ser un solo gen, el *Yellow Upper* o *YUP*. A partir de esos hallazgos, produjeron dos tipos de híbrido. En los híbridos de un tipo, *YUP* provenía de *M. cardinalis* y el resto del genoma de *M. lewisii*; las flores resultantes eran naranjas. El otro tipo de híbridos correspondía a la imagen especular del anterior: el gen *YUP* provenía de *M. lewisii*, el resto del genoma de *M. cardinalis* y las flores eran rosas.

●●● Especiación con un solo gen

Dos especies del género *Mimulus* que rara vez se cruzan en la naturaleza deben gran parte de su aislamiento reproductivo a los polinizadores: a *M. lewisii* la polinizan casi siempre los abejorros y casi nunca los pájaros (*abajo, izquierda*); *M. cardinalis* muestra un patrón inverso: la polinizan casi siempre los pájaros y casi nunca los abejorros (*abajo, derecha*). El color de las flores explica en buena medida tales diferencias. Del control de las diferencias cromáticas se encarga sobre todo un gen: el *Yellow Upper* o *YUP*. En el esquema, el área del círculo amarillo y el del círculo verde reflejan la frecuencia de las visitas de los polinizadores.



Estudios en *Mimulus* muestran que las mutaciones en lo que parece ser un solo gen contribuyen a la divergencia de una nueva especie. Se crearon dos tipos de híbridos mediante el desplazamiento de una pequeña región cromosómica que contiene *YUP*. Los colibríes visitaron 68 veces más al híbrido *M. lewisii* que a la planta *M. lewisii* pura. De manera similar, los abejorros visitaron al híbrido *M. cardinalis* 74 veces más que a la planta *M. cardinalis* pura.



Cuando trasplantaron los híbridos a su hábitat natural, observaron que *YUP* ejercía un efecto notable sobre los polinizadores. Los colibríes visitaron alrededor de 68 veces más las plantas *M. lewisii* portadoras del *YUP* de *M. cardinalis* que las plantas *M. lewisii* puras. En el experimento recíproco (plantas *M. cardinalis* con *YUP* de *M. lewisii*) aumentaron a 74 veces más las visitas de los abejorros. Por tanto, *YUP* desempeñó una función clave en la evolución de la polinización por aves en *M. cardinalis*. Los estudios de Schemske y Bradshaw demostraron que la selección natural puede construir adaptaciones a partir de un gen.

El origen de las especies

Una de las afirmaciones más destacadas de Darwin era que la selección natural explicaba la formación de nuevas especies; después de todo, el título de su obra maestra es *El origen de las especies*. Sin embargo, ¿es ello cierto? ¿Qué función desempeña la selección natural en la especiación, la bifurcación de un linaje? Estas cuestiones siguen ocupando hoy una posición central en la biología evolutiva.

Para entender el debate sobre la especiación, debemos antes comprender el significado del término “especie”. A diferencia de Darwin, los biólogos modernos suelen adherirse al “concepto biológico” de especie: las especies están reproductivamente aisladas entre sí, es decir, su constitución genética evita el intercambio de genes. En otras palabras, cada especie está dotada de un acervo génico propio.

Se considera que dos poblaciones deben estar geográficamente aisladas para que se produzca el aislamiento reproductivo. Los pinzones, que habitan varias de las islas Galápagos, famosos porque Darwin los describió en *El origen de las especies*, divergieron en las especies que hoy conocemos, una vez se encontraron aislados desde el punto de vista geográfico.

La evolución del aislamiento reproductivo se da de varias maneras. Durante el cortejo, la hembra de una especie puede rechazar a los machos de otra (si las dos especies entran en contacto geográfico). Las hembras de la mariposa *Pieris occidentalis* no se aparean con los machos de la especie cercana *P. protodice* probablemente porque los machos de cada especie exhiben un patrón alar distinto. Aun cuando ambas especies realizaran el cortejo y se apareasen, la falta de viabilidad o la esterilidad de los híbridos resultantes constituirá otra forma de aislamiento reproductivo: si todos los híbridos, descendientes de dos especies, mueren o son estériles, los genes no fluyen de una especie a otra. Para los biólogos contem-

poráneos, la cuestión de si la selección natural dirige el origen de las especies se reduce a la pregunta de si la selección es responsable del aislamiento reproductivo.

Durante la mayor parte del siglo xx, se creyó que la respuesta a la cuestión anterior era negativa. Se pensaba que el factor crítico en el proceso de especiación correspondía a la deriva genética. Investigaciones recientes sobre el origen de las especies sugieren que la hipótesis de la deriva genética es errónea. La selección natural desempeña una función clave en la especiación.

Constituye un buen ejemplo de ello la historia evolutiva de las dos especies *Mimulus* mencionadas. Dado que los polinizadores rara vez se equivocan al elegir la especie de *Mimulus* que visitan, las dos especies permanecen aisladas en cuanto a su reproducción. Aunque ambas especies coincidan en la misma área de Norteamérica, un abejorro que visita *M. lewisii* rara vez visitará *M. cardinalis* y el colibrí que visita *M. cardinalis* rara vez visitará *M. lewisii*. Así, el polen difícilmente se transferirá entre las dos especies. Schemske y sus colaboradores demostraron que el 98 por ciento del bloqueo total en el flujo genético entre las dos especies se debía al polinizador. La selección natural moldeó, pues, la adaptación de las plantas a los polinizadores, con lo que produjo un fuerte aislamiento reproductivo.

Otra prueba de la función de la selección natural en la especiación ha venido de un lugar inesperado. En los últimos decenios se han identificado media docena de genes que causan en los híbridos esterilidad o inviabilidad. Esos genes, estudiados sobre todo en moscas de la fruta (*Drosophila*), desarrollan varias funciones normales: codifican enzimas, proteínas estructurales y proteínas de unión al ADN.

Esos genes exhiben dos patrones llamativos. Primero, muchos de los genes que causan problemas en los descendientes híbridos han divergido muy rápidamente. Segundo, los estudios de genética de poblaciones demuestran que esa evolución acelerada estuvo guiada por la selección natural.

Los estudios de *Mimulus* y la esterilidad de los híbridos en las moscas de la fruta son sólo la punta del iceberg de una extensa y creciente bibliografía que revela la mano de la selección natural en la especiación. La selección natural constituye una fuerza evolutiva clave, que no dirige sólo los cambios evolutivos dentro de las especies, sino también el origen de especies nuevas. Aunque algunos profanos sigan cuestionando la adecuación y aceptación de la selección natural, el estatuto que hace algunos decenios adquirió entre los biólogos evolutivos no hace sino consolidarse.

Bibliografía complementaria

POLLINATORS PREFERENCE AND THE EVOLUTION OF FLORAL TRAITS IN MONKEYFLOWERS (MIMULUS). Douglas W. Schemske y H. D. Bradshaw, Jr. en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 96, n.º 21, pág. 11.919-11.915; 12 de octubre, 1999.

THE ECOLOGY OF ADAPTATIVE RADIATION. Dolph Schuller. Oxford University Press, 2000.

SPECIATION. Jerry A. Coyne y H. Allen Orr. Sinauer Associates, 2004.

THE GENETIC THEORY OF ADAPTATION: A BRIEF HISTORY. H. Allen Orr en *Nature Reviews Genetics*, vol. 6, n.º 2, págs. 119-127; febrero, 2005.

THE ORIGIN OF SPECIES. Charles Darwin. Dover Thrift Editions, 2006.