

LA ENCRUCIJADA DE LA TEORIA SINTETICA: EXPANSIONISMO O NUEVA SINTESIS TEORICA

Vicente Dressino

Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Buenos Aires. Argentina

PALABRAS CLAVE teoría evolutiva; problemas teóricos; cambio conceptual; selección natural; epigenética

RESUMEN El debate actual en biología evolutiva está focalizado en los aportes de la epigenética, en los cambios conceptuales del término "gen" y sus repercusiones en la teoría sintética de la evolución. En este sentido, se plantean dos corrientes principales, una sostiene la expansión de la teoría a través del agregado de nuevas disciplinas como la epigenética y evo-devo. Por otro lado, los partidarios de la resíntesis proponen la necesidad de una nueva teoría sin los supuestos teóricos de la anterior. Los expansionistas se basan en el preconcepto de que cualquier agregado conceptual o disciplinar puede ser asimilado a la teoría sin que se presenten contradicciones teóricas y metodológicas. Por otra parte, los partidarios de la resíntesis afirman que los aportes de la epigenética

no se corresponden con los postulados reduccionistas de la teoría ya que los cambios epigenéticos no son de origen genético, poniendo en tela de juicio el accionar de la selección natural. Otro factor de importancia para la teoría es el cambio conceptual del término "gen" que afecta a la raíz misma de sus postulados teóricos. El objetivo del presente trabajo es discutir esta situación fundamentado en los tres siguientes ejes problemáticos, el rol de la selección natural, el cambio en el concepto de "gen" y la situación de la epigenética en el contexto evolutivo. Se concluye que la resíntesis teórica representa la alternativa más racional para la biología evolutiva en concordancia con los nuevos datos empíricos. *Rev Arg Antrop Biol* 12(1):15-25, 2010.

KEY WORDS evolutionary theory; theoretical problems; conceptual change; natural selection; epigenetic

ABSTRACT The current debate in evolutionary biology focuses on the contributions of epigenetics, on the conceptual changes of the term "gene" and its impact on the synthetic theory of evolution. In this sense, there are two main streams. On one hand, some authors support the expansion of the theory through the addition of new disciplines such as epigenetics and evo-devo. On the other hand, the supporters of resynthesis propose the need of a new theory without the theoretical assumptions of the previous one. The expansionists are based on the preconception that any concept or discipline added can be assimilated to the theory without presenting theoretical or methodological contradictions. Moreover, the resynthesis' supporters

affirm that the contributions of epigenetic do not correspond to reductionist postulates of the theory, since epigenetic changes do not have a genetic origin, questioning the power of natural selection. Another important factor for the theory is the conceptual change in the term "gene" that affects the root of its theoretical postulates. The goal of this paper is to discuss the theory based on the three problematic issues: the role of natural selection, the change in the concept of "gene" and the position of epigenetics in the evolutionary context. It is concluded that theoretical resynthesis is the most rational alternative for the evolutionary biology in accordance with new empirical data. *Rev Arg Antrop Biol* 12(1):15-25, 2010.

En biología suelen ocurrir cosas muy particulares y hasta sorprendentes para otras ciencias. Un ejemplo de esto puede ser el establecimiento de la teoría sintética de la evolución a través de un documento fundacional elaborado en el año 1946 y firmado por los fundadores de la sociedad para el estudio de la evolución. Entre los firmantes se distinguen claramente a Mayr, Dobzhansky, Sewall Wright y G.G. Simpson, entre otros (Smocovitis, 1996). Esto es, mediante una simple acta fundacional podemos dar por establecida una teoría sin existir acuerdos básicos sobre su estructura y alcance. De esta forma y sin una aceptación unánime por la comunidad de

biólogos hasta entrada la década de los '70 se estableció la teoría sintética de la evolución. Teoría que, por otra parte, posee una historia de ciento cincuenta años con conceptos prácticamente inalterados desde su inicio como el de selección natural, adaptación y procesos como la gradualidad del cambio.

Financiamiento: Proyecto de Incentivos a la Investigación: 11/N448 "La Teoría sintética de la evolución. Necesidad de una resíntesis o de una ampliación teórica". Universidad Nacional de La Plata.

Correspondencia a: Vicente Dressino. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 1900 La Plata. Buenos Aires. Argentina. E-mail: vdressino@gmail.com, vdress@fcnym.unlp.edu.ar

Recibido 29 Septiembre 2010; aceptado 18 Noviembre 2010

Esta permanencia invariante de los conceptos anteriormente mencionados está generando un problema de difícil solución, debido al crecimiento de la base empírica. En efecto, cuando se utiliza una teoría elaborada durante el siglo XIX para dar cuenta de procesos o fenómenos acumulados durante fines del siglo XX y comienzos del presente siglo, sólo pueden esperarse contradicciones lógicas, epistémicas y teóricas. Las contradicciones lógicas surgen debido a la falta de deducibilidad en ciertas hipótesis, por ejemplo, la supuesta ley o principio de Hardy-Weinberg para explicar el equilibrio genético de una población, siempre que no esté sometida a mutaciones, reproducción, factores selectivos, etc., esto es suponer que un organismo se desarrolla en un medio adiabático sin relación termodinámica con el entorno. Más adelante se verán los problemas que presenta este principio frente a los nuevos conceptos de la genética. Las contradicciones epistémicas porque teóricamente Darwin estructuró su teoría sobre el método inductivo de Whewell (1848) aplicando su “convergencia de inducciones”. Y, como veremos más adelante, este aspecto es importante en el argumento respecto a la defensa de la expansión de la síntesis. Por último, las contradicciones teóricas que se relacionan con nuevos campos disciplinares, que generan nuevas problemáticas y requieren nuevos principios teóricos para dar cuenta de su inserción como elementos explicativos novedosos no contemplados por la teoría. A modo de ejemplo, la incorporación de la biología del desarrollo (evo-devo) largamente postergada y la epigenética, aportan marcos teóricos absolutamente novedosos y por fuera de la teoría. Esto está generando un profundo debate en los últimos años acerca del auténtico estatus teórico de la teoría.

Teniendo en cuenta los aspectos mencionados anteriormente, el objetivo del presente trabajo es analizar tres problemas centrales de la teoría sintética, esto es, la selección natural, el significado del gen y los alcances de las explicaciones epigenéticas en el contexto evolu-

tivo y a partir de lo anterior, reflexionar sobre la necesidad de expandirla o proceder a una resíntesis teórica.

LA SELECCION NATURAL ¿UN CONCEPTO INDISCUTIDO?

Sin pretender realizar un revisionismo histórico, es útil recordar que hasta los años 80 del siglo pasado, se llevaron a cabo acalorados debates acerca del estatus tautológico de la selección natural. Estos debates surgieron de la misma obra de Darwin en el origen de las especies y su definición de selección natural según el siguiente esquema:

H1) Todas las especies producen un número superior de crías que las necesarias para ser reemplazadas.

H2) A pesar de H1, el número de miembros de una especie es relativamente constante.

D1) Existe una lucha por la supervivencia.

H3) Todos los organismos varían en forma apreciable.

D2) Luego, existe la selección natural o supervivencia del más apto.

Las primeras críticas de los filósofos no se hicieron esperar ya que la deducción dos representa una tautología que tiene la siguiente forma: el que sobrevive es el más apto y el más apto es el que sobrevive. Y por principio, en ciencias las tautologías no son aceptadas porque no aportan novedades cognoscitivas. Los esfuerzos por remediar esta situación llevaron al planteo de una fórmula propuesta por Mayr basada en el éxito reproductivo diferencial de organismos portadores de genes favorables. De esta forma, los organismos que dejan una mayor representación de genes a la siguiente generación son los seleccionados. Esta definición prescinde de la calidad de la descendencia y apela a la cantidad de la representación. En efecto, los organismos con estrategias r dejan una gran cantidad de descendencia sin mayores cuidados parentales. En cambio, los estrategas K producen pocas crías a las que les brinda un cuidado durante toda la etapa del desarrollo.

RESINTESIS O EXPANSIONISMO DE LA TEORIA SINTETICA

Cada estrategia es efectiva según el entorno en que se desenvuelva, sin embargo, el éxito reproductivo puede estar representado en una gran cantidad de mamíferos por una cría. Se podrá objetar que una cría es la diferencia respecto a otro organismo que no deja ninguna, pero lo cierto es que las variables que influyen en la reproducción son tan difusas que la mera atribución a la composición genética resulta trivial. A modo de ejemplo, la disponibilidad de alimento, la calidad del mismo, el cuidado materno, simbiosis, parasitismo, etc., pueden ser aspectos determinantes a la hora del aporte de descendencia no dependiente de la composición genética del reproductor.

Por otra parte, la definición basada en el éxito reproductivo no es funcional cuando se aplica a organismos con reproducción asexual o que presentan parte de su ciclo reproductivo con este tipo de reproducción. En efecto, los organismos que presentan este tipo de reproducción en cualquiera de sus variantes (esporulación, poliembriónia, partenogénesis, etc.) son técnicamente clones y no presentan variabilidad genética sobre la que pueda actuar la selección natural. Sin embargo, algunos biólogos aseveran que este tipo de organismos presentan cierto grado de variabilidad, pero ésta no se debe a variabilidad genética sino al fenómeno de *splicing* alternativo. Y en este sentido, conviene tener en cuenta que los organismos que utilizan este tipo de reproducción (procariotas, etc.) componen la biomasa principal del planeta.

También es interesante destacar que cuando hablamos de éxito reproductivo diferencial, no solemos tener en cuenta las modificaciones que pueden afectar la realización de dicho éxito. A modo de ejemplo, el simbiote *Wolbachia* (Bacteria, Rickettsiaceae) afecta a la mayoría de los artrópodos, feminizando a los machos para asegurar su transmisión de descendencia que se realiza básicamente a través de las hembras. Este mecanismo cambia el éxito reproductivo del organismo al sacrificar a los machos y alterar la proporción de sexos en la población (Rodgers-Gray et al., 2004;

Saridaki y Bourtzis, 2010). Por lo tanto, la selección natural no podría aplicarse a este tipo de fenómenos y a muchos otros relacionados en donde confluyan simbiosis y parasitismo afectando la representación de sexos o el comportamiento sexual de los hospedadores.

Otro problema no menor es la idea de que la selección natural es la causa de las adaptaciones. En este sentido, Walsh (2000) asevera que la consecuencia de este enfoque es la reducción de la selección natural a la generación de adaptación. En efecto, si la selección natural es el éxito reproductivo diferencial de un organismo y la selección es la causa de la adaptación, se desprende que la reproducción diferencial genera adaptaciones. Este razonamiento formal escapa a una gran cantidad de biólogos que emplean esta cadena de razonamiento en forma intuitiva sin pensar en las conclusiones que se derivan de la misma. Es ilógico argumentar que las adaptaciones surgen por reproducción diferencial, tampoco existe evidencia empírica que avale esta argumentación. Además, los usos que se hacen del concepto de selección natural abarcan niveles organizacionales no vinculados con éxito reproductivo. Así por ejemplo, se habla de selección natural en la evolución química (Fernando y Rowe, 2007) en la que las moléculas con mayor afinidad son “seleccionadas” frente a las moléculas con menor afinidad. También se encuentran aplicaciones de la selección natural en niveles más extremos como el cuántico (Blume-Kohout y Zurek, 2006, 2008), basados en el principio de decoherencia cuántica de estados energéticos, donde los niveles con mayor energía son los seleccionados, lo que repercutiría sobre todos los niveles organizacionales superiores. Obviamente, en estos sentidos de selección se pierde la perspectiva reproductiva en la representación de genes. Las referencias a la selección genética son tan numerosas que escapan al alcance de este trabajo, sin embargo, es a este nivel donde se presentan problemas insalvables según las nuevas concepciones de gen como veremos más adelante.

Según Darwin (1859) en referencia a los alcances de la selección propuso que “It may said that natural selection is daily and hourly scrutinising, throughout the world, every variation, even the slightest; rejecting that which is bad, preserving and adding up all that is good; silently and insensibly working, whenever and wherever the opportunity offers, at the improvement of each organic being in relation to its organic and inorganic conditions of life.” (Darwin, 1859:84). Esta multiplicidad de niveles de acción que se adjudica a la selección natural desde su origen, ha llevado a Orzack y Sober (1996) a postular que la selección natural es ubicua, esto es, actúa en todos los organismos, a todos los niveles de organización, en todas partes y en todo momento. Pero a mi entender, existe el problema que según el método científico, la ubicuidad de la selección es indemostrable y por otra parte, esta propiedad convierte a la selección natural en un concepto metafísico, lo que nuevamente escapa a toda contrastabilidad científica.

Nos encontramos así, en un callejón sin salida, o damos a la selección natural una caracterización inaceptable tanto lógica como epistemológica o redefinimos el concepto. El problema radica (sin pretender entrar en ámbitos de la sociología de la ciencia) en que el origen del concepto deviene de la selección artificial hecha por los criadores de ganado y otros tipos de animales y de una fuente no vinculada con la ciencia sino con la religión. En efecto, la selección natural presenta características semejantes a las que se le atribuyen a dios. Un argumento en el mismo sentido fue propuesto por Mayr (1997) que aseveró “It was possible to take over almost all of this literature into Darwinism simply by replacing the explanatory causal factor: it was not God who perfected the design but the action of natural selection. Scores of similar cases could surely be found in which the essential structure of a theory was left untouched; only the basic causal factor was replaced.” (Mayr, 1997:71). Es decir y utilizando una analogía de Jorge L.

Borges, la selección natural sería una especie de “Alef” que tiene la capacidad de visualizar y manipular diferentes planos espacio-temporales en todo el universo.

Asimismo y continuando con este tipo de argumentación, Gould (1982) afirmó que la selección natural es un creador que construye la adaptación paso a paso. En este sentido, para Gould, el lamarckismo es una teoría antidarwiniana porque aporta variación dirigida, los organismos perciben sus necesidades y por consiguiente adaptan su cuerpo y pasan estas modificaciones directamente a la descendencia. Sin embargo, por lo expresado anteriormente por Mayr y Gould, el darwinismo también aduce variación dirigida, pero en este caso dada por la selección natural. Es por estas razones que el concepto de selección natural es complejo desde su inicio. El porqué de que los biólogos continuamos utilizando este concepto -acuñado en el siglo XIX o incluso antes- sin espíritu crítico y con dudosa contrastabilidad empírica, es una pregunta que requiere de un profundo estudio sociológico de la ciencia que supera los objetivos del presente trabajo.

EL CONCEPTO DE “GEN” Y LA SELECCIÓN NATURAL

Es ampliamente reconocido en la comunidad científica que la teoría sintética puede catalogarse como gen-centrista. Esto es, los postulados esenciales de la teoría tienen como entidad principal al gen. Este reconocimiento no supone una aceptación indiscutida, pero a partir del desarrollo de la genética molecular se puede afirmar que cuenta con un gran consenso.

Sin pretender realizar un estudio histórico, es necesario revisar algunos momentos clave en la definición de “gen”. Así, desde sus comienzos hasta nuestros días el concepto de “gen” tuvo un cambio conceptual de magnitud considerable. Por lo tanto, cuando leemos artículos comprendidos entre 1900 y 2010 el término “gen” refiere a conceptos to-

RESINTESIS O EXPANSIONISMO DE LA TEORIA SINTETICA

talmente diferentes (Gerstein et al., 2007). Obviamente, esto representa un problema para la teoría sintética, además de significar un serio inconveniente para los genetistas que no están seguros si lo que ellos llaman “gen” tiene el mismo significado que en el resto de la literatura científica.

El primer antecedente moderno puede ser encontrado en el año 1909 con el trabajo de Johannsen basado en los trabajos de Mendel. La conceptualización del gen, según Johannsen, eran aquellas condiciones, subestructuras y determinadores que están presentes en las gametas en vías únicas e independientes por medio de las cuales se especifican las características del organismo. Entre 1910 y 1920 genetistas como Sturtevant y Morgan conceptualizaban al gen como una entidad abstracta que era responsable de la forma en que los fenotipos se transmitían entre generaciones. Un cambio radical se produjo en 1953 con la publicación del modelo teórico de doble hélice por Watson y Crick que mostró la posibilidad de que el ADN funcionara como molécula hereditaria. Los pares de bases permitían comprender cómo podía ser copiada la información genética. Este trabajo representó un hito en la historia de la genética a partir del cual la biología molecular tuvo un desarrollo exponencial que continúa hasta nuestros días. En 1957 Francis Crick en una conferencia en la Sociedad Británica de Biología Experimental postula el “dogma central” de la biología molecular, esto es, el flujo de la información circula desde el ADN al ARNm (transcripción) y desde el ARN a las proteínas (traducción). De aquí se concluye “un gen una proteína” (Gerstein et al., 2007; Stein, 2007).

A partir de 1970 con el desarrollo de nuevas técnicas y con la incorporación de algoritmos computacionales, surge el concepto de “gen nominal” definido por la secuencia de bases más que como el locus responsable de un fenotipo (Griffiths y Stotz, 2006).

Actualmente, a partir del proyecto genoma humano, la definición de gen sufre

cambios radicales. En este sentido, un gen fue definido como un segmento de ADN que contribuye a la función del fenotipo. Si no hubiera una función demostrada, un gen puede ser caracterizado por la secuencia, transcripción u homología. Posteriormente, un consorcio vinculado con el proyecto anterior, denominó “gen” a una región localizable de secuencia genómica que se corresponde con una unidad de herencia, la que se asocia con regiones reguladoras, regiones de transcripción y/o otras regiones de secuencia funcional (Pearson, 2006). En esta definición es claro que el gen está compuesto por diversos elementos y que no es un punto o entidad discreta en la fibra de ADN. Es así, que según Gingeras (2007) debido a la compleja organización de la transcripción y otras características observadas en los genomas, debe dejarse de lado el término “gen” y reemplazarlo por “transcriptoma” (transcripts). Y en el mismo año, Gerstein y colaboradores debido a la imposibilidad de conceptualizar al “gen” como una unidad ubicada en un locus determinado proponen una definición modular de gen constituida por la siguiente definición: “The gene is a union of genomic sequences encoding a coherent set of potentially overlapping functional products.” (Gerstein et al., 2007:677).

Los debates y problemas acerca de qué es un gen continúan en la actualidad, pero en este punto es preciso asumir que a partir del año 2007 un gen no representa en absoluto una unidad en un punto determinado de la fibra de ADN tal como se desarrollan todos los argumentos de los biólogos sintéticos. Y este problema no es menor o como fuera minimizado por Francisco Ayala (comunicación personal, 2009) que estos debates forman parte de aspectos cotidianos de la ciencia, pero que no afectan en nada a la teoría. Sin embargo, a mi entender cuando los problemas de definiciones se refieren a términos fundamentales de la teoría, entonces estamos en presencia de un gran problema que pone en tela de juicio a su propia estructura lógica.

EL ROL DE LA EPIGENETICA COMO MECANISMO EVOLUTIVO

Los problemas teóricos relativos al concepto de “gen” que hemos visto anteriormente, están generando una gran cantidad de inconvenientes en la teoría sintética. En efecto, las consecuencias más evidentes son que no existe una unidad claramente demarcable de herencia y que los conceptos de “locus” y “alelo” también se encuentran en revisión debido a que si no existe un gen tampoco deberían existir ni un locus ni un alelo. De cualquier modo, la unidad de herencia está siendo cuestionada y por consecuencia, todo el andamiaje explicativo de la teoría.

Pero los problemas de la teoría no se restringen sólo al ámbito de la genética sino al desarrollo de una disciplina estrechamente vinculada: la epigenética. Waddington definió la epigenética como la rama de la biología que estudia las interacciones causales entre los genes y sus productos que dan lugar al fenotipo. Por lo visto anteriormente, esta definición se encuentra desactualizada por la controversia suscitada sobre el concepto de “gen”. En este punto nos introducimos en una nueva situación que afecta tanto a la epigenética y a su impacto como explicación evolutiva.

A partir de la publicación de Waddington (1942) sobre la herencia de caracteres adquiridos comenzó un desarrollo acelerado de la epigenética y sus obvias implicancias en la biología evolutiva. ¿Pero cuáles pueden ser las implicancias de un tipo de herencia “no genética” en la evolución? En este sentido, Jablonka y Lamb (1995, 1998, 2005, 2007, 2010) desarrollan diversas ideas acerca de la importancia de la epigenética como agente evolutivo. Las autoras aseveran que las marcas epigenéticas heredables que portan los “genes” pueden influenciar la aparición de variantes alélicas, aún en “ausencia de selección”. Y debido a que las marcas epigenéticas son influenciadas por el ambiente y generan cambios en la secuencia de ADN, el rol del ambiente en la evolución

no se restringe al de un agente de selección sino que también es un agente de variación (Jablonka y Lamb, 1995). El problema con esta visión es que la acetilación de las histonas incide en la expresión génica y las histonas no forman parte de los genes. Se produce aquí un quiebre conceptual respecto a la dominancia exclusiva del mecanismo de selección como agente depurador de variantes y pasa a ser un agente generador de variación. Y por otra parte, se consideran a las marcas epigenéticas como un mecanismo por fuera del proceso selectivo.

Asimismo, la relación entre epigenética y evolución se observa a través de los “monstruos felices” producidos epigenéticamente que difieren de los “monstruos genéticos” (según la metáfora de Goldschmidt). En efecto, los cambios epigenéticos en respuesta a cambios ambientales pueden resultar en la aparición de un nuevo fenotipo en muchos individuos en la población al mismo tiempo (Jablonka y Lamb, 1995). Por lo tanto, el problema de la “soledad” de los monstruos felices que luchan por sobrevivir y aparearse, no existe. En los sistemas epigenéticos el mismo cambio puede ser inducido en más de una célula en el organismo y en más de un organismo. Por ende, estos sistemas pueden producir cambios heredables rápidos, reversibles y coordinados (Jablonka y Lamb, 1998). La consecuencia de estos mecanismos sobre la especiación puede considerarse a través del desencadenamiento de los cambios genéticos que éstos generan (Jablonka y Lamb, 1998; Turner, 2009). Esto plantea una importante alternativa al pensamiento único sobre la imposibilidad de que una nueva especie surja por efecto de una mutación, como fuera propuesto por Goldschmidt en 1943 para dar cuenta de la macroevolución.

Este panorama nos permite reconocer algunos aspectos clave en relación a la incorporación de la epigenética a la teoría sintética, cosa que se discutirá en el siguiente apartado. En primer lugar y en función de lo expresado anteriormente los cambios epigenéticos pue-

den dar lugar a procesos de especiación. En segundo lugar, los procesos epigenéticos se vinculan principalmente con el transcriptoma y no con los genes. Por lo tanto, la selección natural no tiene influencia a este nivel de complejidad.

LA PROPUESTA EXPANSIONISTA DE LA TEORIA SINTETICA Y SUS DIFICULTADES

La inquietud y el reconocimiento acerca de la necesidad de una expansión de la teoría sintética comenzaron fuertemente a partir de la década de los '80 del siglo pasado. Sin embargo, las distintas propuestas expansionistas respondían con diversas críticas a la teoría. Efectivamente, uno de los primeros aportes en este campo provino de Stebbins y Ayala (1981) quienes frente a las críticas a la teoría sintética (que siempre existieron) en referencia a su incapacidad de explicar los fenómenos macroevolutivos, expusieron lo innecesario de una nueva síntesis. Los argumentos esgrimidos eran que los fenómenos microevolutivos eran compatibles con el gradualismo y el saltacionismo. Sin embargo, posteriormente en el mismo trabajo, los autores se contradicen al aseverar que la macroevolución es un campo autónomo del estudio evolutivo y que en un "sentido epistemológicamente muy importante" (sic) la macroevolución está separada de la microevolución. Estas consideraciones generaron desconcierto por lo contradictorias y por el reconocimiento de que la teoría sintética no podía dar cuenta de la macroevolución. Luego, no podía explicar ni el origen de los nuevos clados ni las novedades morfológicas y por lo tanto, era una teoría restringida a explicar solamente los fenómenos microevolutivos.

Según Gould (1982, 2002), el problema de la expansión de la teoría sintética se circunscribe a su estructura jerárquica. En efecto, el autor reconoce que una estructura jerárquica expandida no representaría al darwinismo, pero capturaría el hecho esencial de la visión

darwiniana, esto es, la evolución por selección en cada nivel organizacional. Obviamente, esta aseveración destruye por completo cualquier definición de selección natural conocida hasta el momento y arroja un cono de sombra sobre los alcances de la selección. Por otra parte, la propuesta expansionista de Gould se centra mayormente en la justificación de la capacidad de la teoría sintética para explicar los procesos macroevolutivos. Sin embargo, los argumentos de Gould no logran superar los problemas que la síntesis moderna presenta para dar cuenta del origen y evolución de los clados superiores a la especie. Cabe recordar que la definición de selección natural encuentra obstáculos insalvables para su aplicación a niveles jerárquicos superiores al individuo. Y esta situación se convierte en un argumento contradictorio en Gould, si tenemos en cuenta la analogía que el autor realiza respecto a la selección natural como una criba que es sacudida por los factores ambientales. Es decir, parece ser que la selección natural es un ente diferente del medio ambiente.

Otro aspecto que generó el planteo de expansión de la teoría sintética fue el surgimiento de evo-devo como un campo disciplinar nuevo en el escenario científico. Esto representó un verdadero desafío para la moderna síntesis debido a la marginación histórica de la embriología en las explicaciones evolutivas, a pesar de que Darwin había señalado la importancia de la embriología para su teoría. En este sentido, la incorporación de evo-devo en el marco de la teoría sintética generó una fuerte conmoción en los biólogos partidarios de la teoría sintética (Carroll, 2000). Según Carroll, las nuevas metodologías empleadas por evo-devo generan un marco totalmente nuevo en las relaciones filéticas entre los organismos, modificando las descripciones hechas por los métodos tradicionales. El autor argumenta que existen cuatro requerimientos para expandir la teoría. 1- La utilización de la información de la biología molecular respecto al control genético de la forma corporal en diferentes phyla

mediante el establecimiento de la posición y configuración de los apéndices en distintos clados dentro de phylum específicos para la regulación de diferencias anatómicas y fisiológicas que están sujetas a selección dentro de las especies. 2- El empleo del conocimiento emergente de la interacción de genes que controlan los rasgos cuantitativos para formular una metodología descriptiva para comprender cómo la selección controla su evolución. 3- El establecimiento de modelos cuantitativos para investigar el cambio morfológico significativo asociado con la adaptación a diferentes ambientes o sistemas de vida sobre escalas de tiempo variables. 4- Reconocimiento de la importancia de la transferencia horizontal de genes a través de la historia de la vida. Estas propuestas son cuestionables en la actualidad, como se señaló anteriormente, por el excesivo centrismo de los genes en las explicaciones evolutivas, además de la imposibilidad de caracterizar o ubicar a los genes como fuera propuesto a partir del proyecto genoma. Asimismo, la transferencia horizontal de genes implica un inconveniente para la teoría, porque el accionar de la selección natural actuaría sobre genes exógenos al linaje evolutivo del organismo.

Finalmente, Carroll propone como conclusión la necesidad de una nueva síntesis evolutiva -en contradicción con su propuesta original de expansión- mediante ítems actualmente inalcanzables, como el conocimiento de los cambios en la biología del desarrollo de todos los organismos multicelulares y la integración de todas las formas de vida que han existido sobre la tierra. Estos requerimientos exceden metodológicamente al desarrollo de cualquier teoría, al menos en la actualidad. Asimismo, Tuomi (1992) partiendo de premisas diferentes a las anteriores llega a una conclusión similar, al afirmar la necesidad de una nueva comprensión conceptual de los sistemas evolutivos y dispositivos tácticos para el análisis de nuevos aspectos de los procesos evolutivos.

Los argumentos sostenidos mediante la in-

clusión de nodos disciplinares llevó a Dressino y Lamas (2006) desde un enfoque distinto al darwiniano, a sostener la necesidad de un marco multiteórico para la biología evolutiva. Estos nodos disciplinares se sustentaban básicamente en disciplinas emergentes como evo-devo, eco-devo y la epigenética. De esta forma, gran parte de las explicaciones que la teoría sintética no lograba solucionar de manera adecuada, eran cubiertas exitosamente por los nodos antes mencionados. Sin embargo, el gran desarrollo de la biología molecular y en especial del proyecto ENCODE dejó un tanto desactualizada aquella propuesta. Una perspectiva similar, aunque dentro del paradigma darwiniano, fue realizada por Araújo (2006) defendiendo la compatibilidad de la teoría sintética con un sistema teórico múltiple. En cambio, el bioantropólogo Máximo Sandín (1997, 2005) propone, sobre la base de los hallazgos de elementos virales y bacterianos, una total revolución teórica y la necesidad de sustituir a la teoría sintética por otra teoría científica. El problema, en mi opinión, es que no se cuenta con una teoría rival del alcance de la sintética para proponer una auténtica revolución científica tal como fuera sostenida por Kuhn. En el mejor de los casos existen teorías alternativas de menor alcance explicativo, pero insuficientes para constituir una auténtica teoría rival unificada.

Por otra parte, Kutschera y Niklas (2004) proponen una expansión teórica sobre la base de una visión estructuralista. En este sentido, los autores plantean una gran teoría sintética expandida basada en un sistema abierto compuesto de muchas subteorías que tratan sobre diversos aspectos del proceso evolutivo. A modo de ejemplo, sostienen un marco unificado en donde, la geología, la sociobiología, la biología del desarrollo, la evolución experimental, etc., constituyan sendas ramas pertenecientes a la expansión. Por razones obvias, en esta propuesta no se tiene en cuenta la deducibilidad de las hipótesis que debe presentar toda teoría debido a que las subteorías

intervinientes pertenecen en realidad a campos disciplinares diversos y con problemáticas particulares. Sin embargo, este esquema no se diferencia de la situación actual ya que la teoría dominante en realidad es una red de teorías interrelacionadas (Mahner y Bunge, 1997). Esta situación genera innumerables problemas teóricos y metodológicos referentes a la generación de hipótesis y su contrastabilidad.

Como síntesis de lo expuesto resulta claro que las diversas propuestas para solucionar distintas anomalías de la teoría sintética, oscilan entre una expansión y un cambio radical. La variedad de propuestas se fundamenta en razones no compatibles entre sí para generar un marco explicativo coherente. Lo que sí queda claro es la insatisfacción con la estructura y el alcance explicativo de la teoría.

ES NECESARIA UNA EXPANSION O UNA RESINTESIS TEORICA: CONSIDERACIONES FINALES

A lo largo del trabajo se han discutido aspectos esenciales que generan desconcierto o dificultades explicativas en la teoría evolutiva. El desarrollo de evo-devo, la epigenética y los diversos proyectos genoma, generaron una situación de vacío teórico a nivel evolutivo. Es por ello que en el año 2009 se realizó en Austria el encuentro de Althenberg 16 para tratar con los dieciséis biólogos evolutivos más importantes -con ausencias significativas- el problema de la expansión de la síntesis. Esta reunión realizada, sin fundamento y a puertas cerradas, llevó a la periodista científica Suzan Mazur (2010) a plasmar su indignación en un libro en el que desarrolla el concepto de "industria evolutiva". En efecto, los científicos nos desarrollamos en una comunidad con ideologías y preconceptos particulares de cada entorno. Estos preconceptos afectan de forma directa o indirecta nuestra investigación, pero lo que es claro que la forma de pensar de una comunidad particular influye en el abordaje de nuestros resultados.

Lo anterior puede verse claramente en los distintos aspectos que se relacionan con el desarrollo de la teoría sintética. Lo que pretendí mostrar a lo largo del trabajo, fue que los fundamentos teóricos y epistémicos de la teoría sintética que pudieron tener algún tipo de sustento en épocas anteriores, en la actualidad muestran una gran debilidad. Es por ello que, lo que surgió como teoría devenida a dogma impuesto por fuertes intereses comerciales, impide el surgimiento de propuestas novedosas.

Los desarrollos de evo-devo, epigenética, etc. se presentan como serios obstáculos para una teoría que en realidad constituye una trama teórica. No se pueden incorporar de forma indiscriminada conceptos generalmente mal definidos, subteorías, disciplinas, etc. para sostener una estructura teórica que no logra explicar ni predecir satisfactoriamente ciertos aspectos de la evolución. Por otra parte, parafraseando a Gould (2002), si la selección natural no logra superar el corte K1 la lógica darwiniana se desplomaría porque invalidaría a la selección natural como fuerza creativa. Esto supone una contradicción con las aseveraciones del autor referidas anteriormente respecto a la selección como criba. Indudablemente, el cribado no tiene nada de creativo. Asimismo, como se explicó anteriormente la selección procede descartando las combinaciones desfavorables y por lo tanto, no posee propiedades creativas. Por otra parte, los mecanismos vinculados con la transferencia horizontal de genes, la herencia epigenética o las mutaciones dirigidas, por ejemplo, constituyen auténticos motores evolutivos con una representación creativa muy superior a la selección natural.

Las diversas propuestas de expansión presentan incongruencias insalvables porque intentan unificar sistemas, disciplinas o metodologías completamente diversas. Quizás el problema resida en la definición misma de teoría, cosa que escapa a los fines de este trabajo. Sin embargo, las teorías cambian, transmutan y se reemplazan por otras con mayor alcance explicativo. No existen argumentos valederos

para sostener de manera desproporcionada una teoría con ciento cincuenta años de antigüedad. Las razones sociológicas son obvias, las científicas dudosas. El presente trabajo sostiene, al igual que otras propuestas vistas anteriormente, la necesidad de una resíntesis. Sin embargo, si bien las conclusiones pueden ser coincidentes, las metodologías y las estrategias de abordaje han sido diferentes en cada caso. Es por ello, que sugiero la necesidad de reemplazar la actual teoría por una nueva síntesis que incluya los nuevos conocimientos de la biología desde el rol de los virus y bacterias, hasta los ya vistos de la epigenética, transferencia horizontal de genes, etc. y con un extenso debate acerca de la semántica de los conceptos utilizados. La polisemia de términos ha sido una constante a lo largo de la historia de la teoría sintética hasta nuestros días, en lugar de ser una excepción. En esta nueva síntesis, las diversas hipótesis deberían mantener cierta conectividad y deducibilidad a diferencia de lo observado actualmente. La magnitud de esta propuesta corresponderá a las nuevas generaciones de biólogos que con creatividad y desapego a los dogmas, superarán exitosamente a los maestros que los precedieron.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a la Dra. Gisela Lamas por su análisis y crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Araújo AM. 2006. Estará em curso o desenvolvimento de um novo paradigma teórico para a evolução biológica? En: Pereira Martins LAC, Regner ACK, Lorenzano P, editores. *Ciências da vida: Estudos filosóficos e históricos*. Campinas: Associação de Filosofia e História da Ciência no Cone Sul 2:1-27.
- Blume-Kohout R, Zurek WH. 2006. Quantum Darwinism: Entanglement, branches, and the emergent classicality of redundantly stored quantum information. *Phys Rev A* 73:062310.
- Blume-Kohout R, Zurek WH. 2008. Quantum Darwinism in Quantum Brownian Motion. *Phys Rev A* 101:240405.
- Carroll RL. 2000. Towards a new evolutionary synthesis. *TREE* 15:27-32.
- Darwin C. 1859 *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Dressino V, Lamas SG. 2006. La necesidad de un marco multitéorico para la biología evolutiva. En: Pereira Martins LAC, Regner ACK, Lorenzano P, editores. *Ciências da vida: Estudos filosóficos e históricos*. Campinas: Associação de Filosofia e História da Ciência no Cone Sul 2:453-468.
- Fernando C, Rowe J. 2007. Natural selection in chemical evolution. *J Theor Biol* 247:152-167.
- Gerstein MB, Bruce C, Rozowsky JS, Zheng D, Du J, Korbel JO, Emanuelson O, Zhang ZD, Weissman S, Snyder M. 2007. What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. *Genome Res* 17:669-681.
- Gingeras TR. 2007. Origin of phenotypes: Genes and transcripts. *Genome Res* 17:682-690.
- Gould SJ. 1982. *Darwinism and the expansion of evolutionary theory*. Science 216:380-387.
- Gould SJ. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Griffiths PE, Stotz K. 2006. Genes in the postgenomic era. *Theor Med Bioeth* 27:499-521.
- Jablonka E, Lamb MJ. 1995. *Epigenetic inheritance and evolution: the lamackian dimension*. New York: Oxford University Press.
- Jablonka E, Lamb MJ. 1998. Epigenetic inheritance in evolution. *J Evol Biol* 11:159-183.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2005. Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. Massachusetts: MIT Press.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2007. Précis of evolution in four dimensions. *Behav Brain Sci* 30:353-365.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance. En: Pigliucci M, Müller GB, editores. *Evolution: the extended synthesis*. USA: MIT Press. p 137-174.
- Kutschera U, Niklas KJ. 2004. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* (2004) 91:255-276.
- Mahner M, Bunge M. 1997. Foundations of biophiloso-

RESINTESIS O EXPANSIONISMO DE LA TEORIA SINTETICA

- phy. New York: Springer.
- Mayr E. 1997. *This is Biology: The science of the living world*. USA: Harvard University Press.
- Mazur S. 2010. *The Altenberg 16: An expose of the evolution industry*. California: North Atlantic Book.
- Orzack SH, Sober E. 1996. How to formulate and test adaptationism. *Am Nat* 148:202-210.
- Pearson H. 2006. Genetics: What is a gene? *Nature* 441:398-401.
- Rodgers-Gray T, Smith JE, Ashcroft AE, Isaac RE, Dunn AM. 2004. Mechanisms of parasite-induced sex reversal in *Gammarus duebeni*. *Int J Parasitol* 34:747-753.
- Sandín M. 1997. Teoría sintética: crisis y revolución. *AR-BOR* 623-624:269-304.
- Sandín M. 2005. La transformación de la evolución. *Bol R Soc Esp Hist Nat (Sección Biológica)* 100:139-167.
- Saridaki A, Bourtzis K. 2010. Wolbachia: more than just a bug in insects genitals. *Curr Op Microbiol* 13:67-72.
- Smocovitis VB. 1996. The evolutionary synthesis and evolutionary biology. Princeton: Princeton University Press.
- Stebbins GL, Ayala F. 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science* 213:967-971.
- Stein M. 2007. El gen, version 2007. *Research*eu* 53:32-35.
- Tuomi J. 1992. Evolutionary synthesis: A search for the strategy. *Philosophy of Science* 59:429-438.
- Turner BM. 2009. Epigenetic responses to environmental change and their evolutionary implications. *Phil Trans R Soc B* 364:3403-3418.
- Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 3811:563-565.
- Walsh DM. 2000. Chasing shadows: natural selection and adaptation. *Stud Hist Phil Biol & Biomed Sci* 31:135-153.
- Whewell W. 1848. *Philosophy of the inductive sciences, founded upon their history*. London: John W. Parker.

