

# ¿Qué es la SELECCIÓN NATURAL?

César A. Domínguez, Juan Fornoni y Paula Sosenski

Si hay diferencias heredables entre individuos relacionadas con su supervivencia y reproducción, entonces las variantes exitosas se volverán la norma en las poblaciones naturales. Este proceso darwiniano explica la evolución de las especies, incluyendo a la nuestra.

## **Una pequeña digresión a manera de introducción**

La época que nos ha tocado vivir se caracteriza, entre otras cosas, por una de las crisis ambientales más profundas que ha vivido el planeta (Wilson, 1993). A diferencia de otros eventos de esta magnitud que fueron causados por cambios climáticos drásticos, actividad geológica y/o por el impacto de meteoritos, las causas de la crisis actual parecen estar asociadas a las actividades humanas. Un solo ejemplo basta para ilustrar el efecto que ahora ejercemos sobre el planeta. Durante el largo camino recorrido desde la época de los primeros cazadores-recolectores hasta la sociedad altamente tecnificada de nuestros días, la humanidad ha incrementado sus necesidades de energía de manera exponencial al grado que ahora consumimos cerca del 25% de la productividad primaria neta que se produce en la Tierra. El uso desproporcionado, y muy probablemente indiscriminado, de los recursos naturales por una sola especie tiene enormes consecuencias sobre el destino del resto de los organismos que junto con nosotros pueblan el planeta. Es curioso que la celebración del Año de la Evolución —es decir, los 200 años del natalicio de Charles Darwin y los 150 años desde la publicación de su famosísimo libro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*— ocurra en medio de una crisis de magnitudes planetarias que tiene el potencial de afectar prácticamente a todas las especies que habitan nuestro planeta. Hace sólo 150 años que se propuso que las especies no son estáticas, que

La celebración del Año de la Evolución –es decir, los 200 años del natalicio de Charles Darwin y los 150 años desde la publicación de su famosísimo libro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*– ocurre en medio de una crisis de magnitudes planetarias que tiene el potencial de afectar prácticamente a todas las especies que habitan nuestro planeta



evolucionan, que el principal mecanismo detrás de este fenómeno es la selección natural, y que tanto la biodiversidad como la adaptación son el resultado de este mecanismo. Es irónico pensar que en este corto periodo la actividad humana ha generado nuevas e intensas presiones de selección sobre prácticamente todos los organismos del planeta, incluidos nosotros mismos, y que podrían producir la *sexta gran extinción*.

Este escenario nos lleva a preguntarnos, posiblemente de manera ingenua, qué hubiera ocurrido si el hombre fuera más conciente de su papel en la naturaleza. Es probable que hubiéramos sido más prudentes si los argumentos biológicos fueran parte del lenguaje común y se tomaran en cuenta en las decisiones del día a día. Ésta es la razón por la que nos atrevemos a escribir una vez más sobre evolución y selección natural. Estos dos conceptos están más ligados a nuestra cotidianidad de lo que en realidad nos imaginamos, y más allá de lo académico, estamos seguros que nos ayudarán a entender mejor nuestro lugar en este planeta.

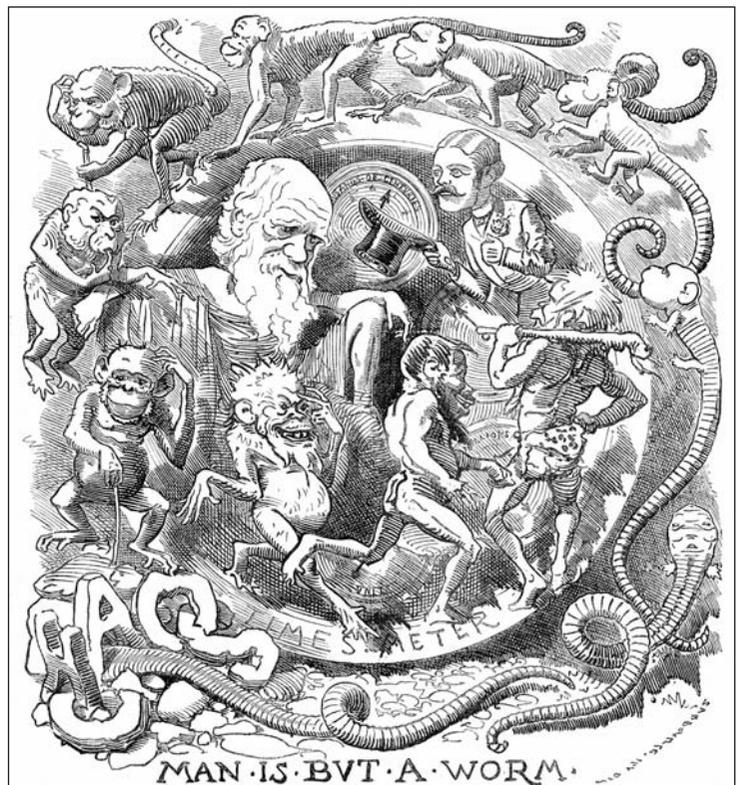
Estamos pues celebrando el Año de la Evolución. ¡Larga vida a la evolución y a su principal mecanismo: la selección natural!

Aunque mucha gente piensa que el concepto de selección natural es muy simple, la teoría tiene una gran variedad de expresiones que se asocian con los diferentes niveles (ADN, ARN, genes, individuos, etc.) y disciplinas (genética molecular, genética de poblaciones, genética cuantitativa, etc.) de la biología. En consecuencia, sería imposible que en el corto espacio del que disponemos abordáramos todos los aspectos relacionados con el proceso de selección natural. Por esta razón, y dado que el objetivo de esta contribución es proporcionar una visión general y asequible sobre el significado y la importancia de la selección natural para aquellos que no son profesionales de la biología, hemos reducido los aspectos técnicos al máximo y enfatizado los fenómenos que ocurren al nivel del individuo. Obviamente, esta visión es nece-

sariamente parcial y excluye muchos aspectos importantes que deberían ser revisados por las personas interesadas en el tema.

### ¿Qué es la selección natural?

Más allá de controversias y debates ocurridos fuera del ámbito académico, el concepto de selección natural ha sobrevivido 150 años de escrutinio científico y desafíos originados desde disciplinas tan diversas como la filosofía y la psicología. No hay muchas ciencias que puedan preciarse de un logro semejante. El modelo de la historia de la ciencia propone que los paradigmas funcionan por largos periodos de estabilidad conceptual, hasta que llega un momento en que los nuevos descubrimientos no pueden ser explicados con el paradigma vigente. Cuando esto ocurre es necesario proponer un nuevo paradigma que sea capaz de explicar los hechos ya conocidos, así como los nuevos descubrimientos. Disciplinas tan respetables y de larga tradición como la astronomía y la física han experimentado importantes cambios de paradigma a través del tiempo. Por ejemplo, la concepción del universo cambió diametralmente cuando Copérnico propuso su teoría heliocéntrica del



Cartel cómico del *Punch's Almanack* de diciembre de 1881 sobre la teoría de la evolución de Charles Darwin. Como se puede observar, la idea no fue bien vista por muchos medios.

Sistema Solar, modificando así la visión de Ptolomeo de que la Tierra era el centro del universo (sucesos similares ocurrieron en la física con los descubrimientos de Newton y Einstein). En contraste, el paradigma de la biología representado por la teoría de la evolución por selección natural ha mantenido su vigencia a lo largo del tiempo. En lugar de que el paradigma se debilite por avances teóricos y empíricos tan importantes como la genómica y la biología molecular, estos descubrimientos han robustecido la teoría (Mayr, 1993; Gould, 2002) y en algunos casos permitirán extender sus alcances (Pigliucci, 2007).

Llegamos entonces al punto en el que hay que preguntarnos qué es y cómo funciona la selección natural. Obviamente, el mejor lugar para buscar esta definición es precisamente en el capítulo 3, *La lucha por la existencia*, de *El origen de las especies* (1859):

*...any variation, however slight and from whatever cause proceeding, if it be in any degree profitable to an individual of any species, in its infinitely complex relations to other organic beings and to external nature, will tend to the preservation of that individual, and will generally be inherited by its offspring. The offspring, also, will thus have a better chance of surviving, for, of the many individuals of any species which are periodically born, but a small number can survive. I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection,...*

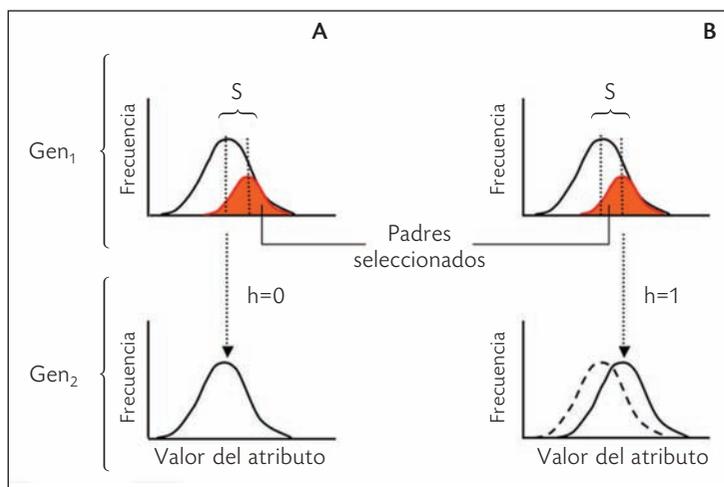
Una lectura cuidadosa de este párrafo revela que la definición moderna de selección natural está basada enteramente en los conceptos ofrecidos por Darwin. En primer lugar, él enfatiza la importancia de la variación [fenotípica] como la materia prima del proceso de selección natural. Asimismo, propone que si algu-

na de las variantes ofrece ventajas (es decir, que se reflejen en el éxito reproductivo), esta variante tenderá a prevalecer sobre las demás. Finalmente señaló, aún sin un conocimiento de los mecanismos de herencia, que estas variantes deben ser heredables de padres a hijos. Estos conceptos siguen siendo vigentes 150 años después de que fueron planteados. De hecho, aunque la definición de selección natural que hoy se maneja está expresada en términos más técnicos, mantiene la esencia del planteamiento original de Darwin.

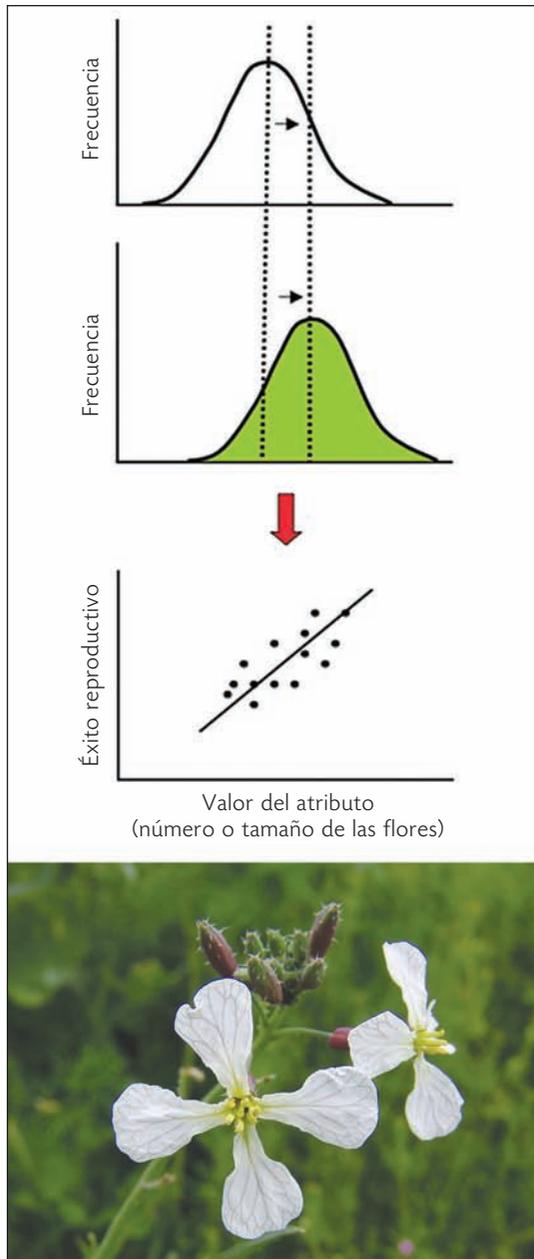
Actualmente, la selección natural es concebida como un *proceso* que requiere del cumplimiento de tres condiciones (Endler, 1986):

1. Variación entre los individuos de una población en algún atributo o característica (*variación*).
2. La existencia de una relación significativa entre la variación en el atributo y la habilidad para aparearse, la fecundidad y/o la sobrevivencia (*diferencias en adecuación*).
3. La variación fenotípica debe tener un componente heredable (*herencia*).

Si estos requisitos se cumplen, entonces (1) habrá un cambio predecible en uno o varios de los momentos de la distribución fenotípica del atributo (la media, la varianza, o la covarianza); y (2) la distribución del atributo en la progenie diferirá de la de los padres por un factor determinado por la intensidad del cambio en la distribución fenotípica y la magnitud del componente genético del atributo (si la población no está en equilibrio). En otras palabras, si las condiciones 1 y 2 se cumplen, el efecto de la selección natural se manifestará como un cambio en la distribución fenotípica del atributo dentro de una generación. Esto significa que la selección natural puede ocurrir sin el requisito de la herencia, pero de hacerlo así sus efectos quedarán restringidos a una sola generación (Figura 1A). Esta situación se conoce como *Selección Natural*



**Figura 1.** A) Cuando la variación en un atributo no es heredable ( $h = 0$ ), los efectos de la selección se restringen a una sola generación. B) En contraste, cuando el atributo es heredable (por ejemplo  $h = 1$ ), los cambios fenotípicos se manifiestan en las siguientes generaciones; entonces la distribución del valor del atributo de los hijos se desplaza con respecto a la de los padres.



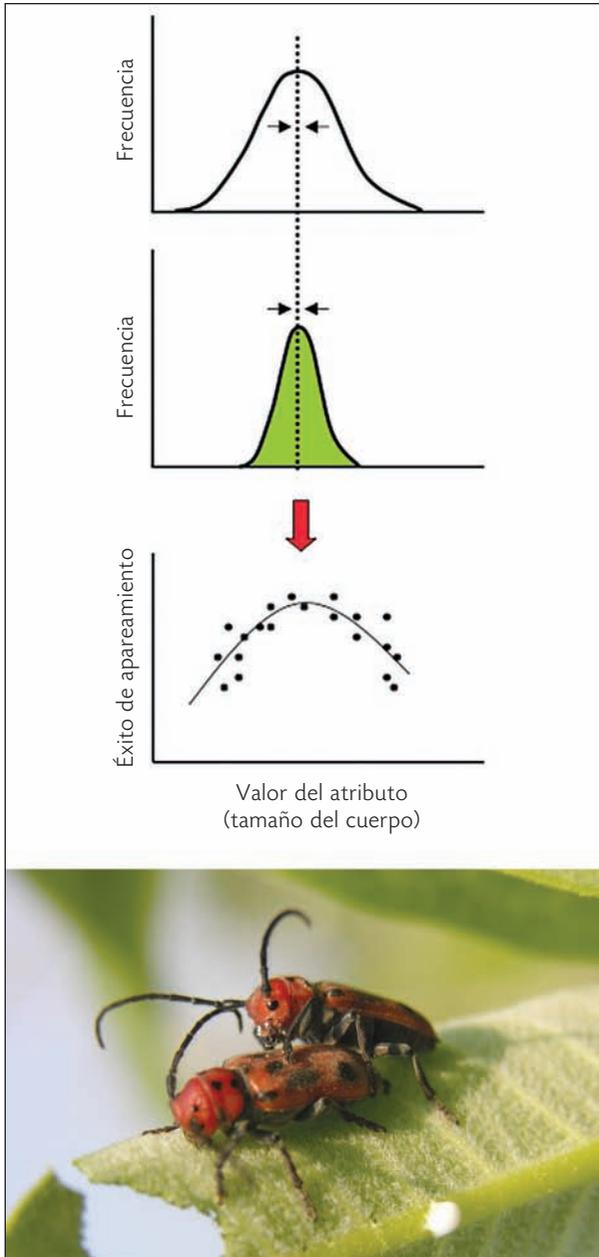
**Figura 2.** La distribución fenotípica antes (en blanco) y después (en verde) del evento de selección en que se favoreció a los individuos con un valor alto del atributo. *Ejemplo:* al analizar la relación entre el número y tamaño de las flores, y el éxito reproductivo de *Raphanus raphanistrum*, se encontró un patrón de selección direccional positiva sobre estos dos atributos. Las plantas con un mayor número de flores producían más frutos y semillas que las que tenían pocas flores. En el mismo sentido, las plantas con flores grandes tuvieron una adecuación más alta que aquellas con flores pequeñas. Esto podría deberse a que ambos atributos están relacionados con las preferencias de los polinizadores (Tomado de Conner *et al.*, 1996, *Evolution* 50, 1127-1136).

*Fenotípica* (Falconer, 1981; Lande y Arnold, 1983). Si además de que se cumplan las condiciones 1 y 2, la condición 3 también se cumple, entonces estaremos hablando de la *Respuesta Evolutiva a la Selección Natural* (Falconer, 1981). Es decir, en contraste con la selección natural fenotípica, la presencia de un componente heredable significativo hace posible que la selección natural que ocurre en una generación tenga efectos que se manifiestan a través de las generaciones (Figura 1B).

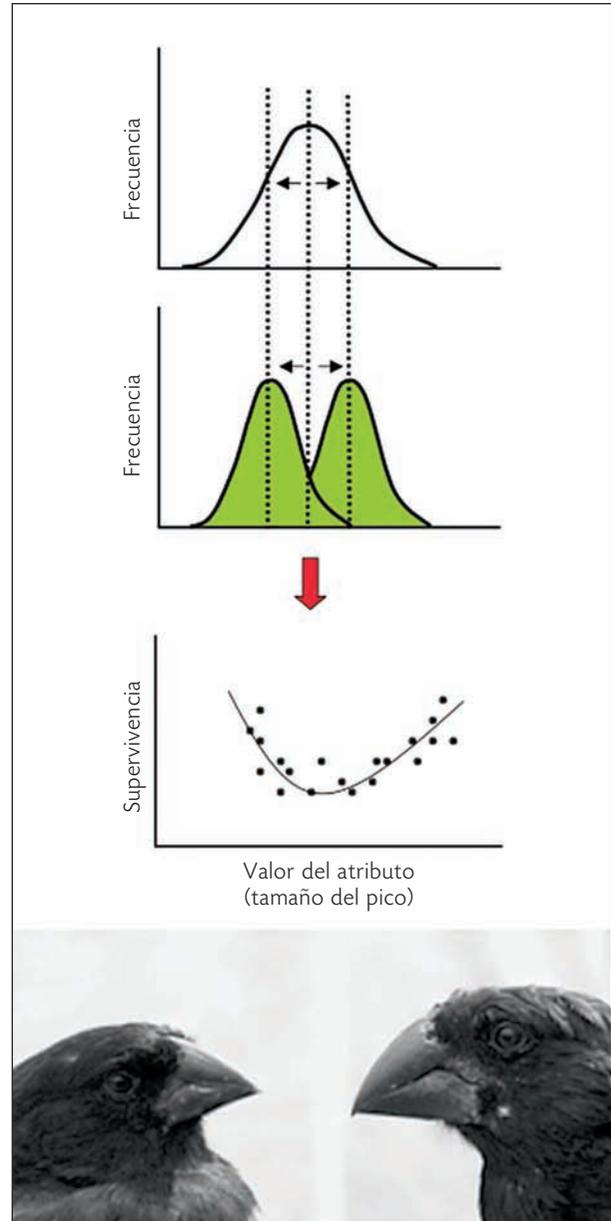
### Selección individual

En la sección anterior se estableció que el efecto de la selección natural se manifiesta a través de cambios en los momentos (media, varianza y covarianza) de la distribución fenotípica de los atributos. Este hecho es muy importante, ya que permite identificar los diferentes tipos de selección, así como estimar su intensidad (Lande y Arnold, 1983). En el caso de la *Selección Direccional*, por ejemplo, se observará una relación significativa entre el valor del atributo y el éxito reproductivo de los individuos. Es decir, la selección favorecerá a los individuos que se hallan en alguno de los extremos de la distribución fenotípica. Si este es el caso, el valor promedio del atributo (Figura 2) se modificará con respecto al valor que tenía la distribución antes del evento selectivo. En el caso más sencillo, la magnitud de este cambio constituirá una medida de la fuerza con la que operó la selección. Este parámetro se conoce como el *diferencial de selección direccional* ( $S$ ).

Otra posibilidad es que la selección natural afecte la varianza de la distribución fenotípica. Si este es el caso, entonces estaremos hablando de selección *Estabilizadora* o de selección *Disruptiva*. Si los individuos que se encuentran cerca del valor promedio de la distribución fenotípica tienen mayor éxito reproductivo que los que se encuentran hacia los extremos, entonces observaremos una reducción en la varianza de la distribución fenotípica y ningún cambio en la media (Figura 3). Este tipo de selección se conoce como *estabilizadora* ya que mantiene el valor promedio de la distribución a través de las generaciones. En contraste, la selección *disruptiva* se caracteriza porque los individuos con valores cercanos a la media tienen una desventaja reproductiva. Esta desventaja se manifestará como un aumento en la varianza de la distribución fenotípica (Figura 4). Cuando la selección disruptiva opera de manera sostenida a través de las generaciones favorece la evolución de polimorfismos. En ambos casos la intensidad de la selección será proporcional al cambio en la varianza (Endler, 1986).

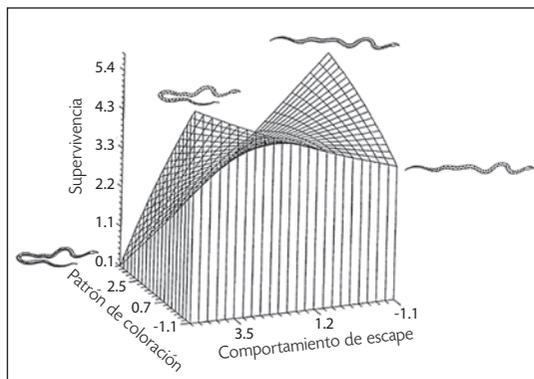


**Figura 3.** La distribución fenotípica del atributo antes (en blanco) y después (en verde) del evento selectivo que favoreció a los individuos cercanos al valor promedio del atributo. *Ejemplo:* un estudio experimental mostró que el tamaño corporal de los machos del escarabajo *Tetraopes tetraophthalmus* estaba asociado con su éxito de apareamiento. Los machos que se apareaban tuvieron valores fenotípicos intermedios de tamaño corporal, comparados con los machos que no se apareaban. Éste es un claro ejemplo de *selección estabilizadora*, pues las hembras prefirieron aparearse con machos de tamaño mediano probablemente porque éstos les resultaron más atractivos o presentaron alguna característica fisiológica ventajosa en términos reproductivos (Tomado de: Mason, 1964, *Evolution* 18, 492-497).



**Figura 4.** La distribución fenotípica del carácter antes (en blanco) y después (en verde) de la selección, donde los individuos que están en los dos extremos de la distribución del atributo son favorecidos. *Ejemplo:* los pinzones *Geospiza fortis* de pico largo que viven en las Islas Galápagos, tienen la capacidad de comer semillas duras, lo que les confiere ventajas en términos de supervivencia, mientras que a los de pico pequeño les va bien comiendo semillas más suaves. En contraste, los pinzones con picos de tamaño intermedio tienen una tasa de mortalidad más alta porque no pueden consumir las semillas tan eficientemente como los pinzones que están en los extremos fenotípicos. Éste es un caso de *selección disruptiva* sobre el tamaño del pico (Hendry *et al.*, 2009, *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 753-759; Fotografía tomada de Hendry *et al.*, 2006, *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 1887-1894).

## El proceso darwiniano de selección natural es capaz de explicar todos los aspectos adaptativos de un organismo a un tipo de vida específico en un ambiente particular



**Figura 5.** Las culebras de la especie *Thamnophis ordinoides* han desarrollado dos atributos que les sirven para defenderse de los depredadores: el patrón de coloración (con o sin rayas) y el comportamiento de escape (movimientos en reversa). En un estudio para evaluar la relación entre la supervivencia y estas dos características, se encontró que existe *selección correlativa* para la combinación de ambos atributos. Las culebras con rayas (con un valor alto para este atributo), que de manera poco frecuente huyen haciendo movimientos en reversa (es decir, que tienen un valor bajo o negativo para este atributo) presentan una alta supervivencia (como se observa en el pico de la derecha). En contraste, las culebras sin rayas, sobreviven más cuando son muy propensas a la reversión, pero les va mal cuando emplean poco este movimiento (el pico del lado izquierdo). (Figura tomada y modificada de Brodie, 1992, *Evolution* 46, 1284-1298).

Obviamente, los tipos de selección que hemos descrito anteriormente sólo se aplican a aquellos casos en los que analizamos *únicamente* un atributo. No es difícil imaginar que la consideración de dos o más atributos rápidamente incrementa la complejidad del análisis de selección. Aunque no es nuestro interés hacer una descripción de los detalles metodológicos involucrados en el estudio de la selección natural, es necesario señalar que los análisis basados en un solo rasgo ofrecen una visión parcial del proceso selectivo. Seguramente existen casos en la naturaleza en los cuales la selección opera sobre sólo uno de los muchos atributos que componen a un organismo. Sin embargo, sería plausible pensar que lo más común es que la selección opere sobre varios atributos de manera simultánea, es decir, que opere sobre la combinación de atributos (Figura 5). Este tipo de selección se conoce como *Selección Correlativa* (Lande y Arnold, 1983). Este concepto es fácil de entender si pensamos que un organismo está compuesto por un gran número de rasgos que deben funcionar de manera coordinada. Sería inconcebible, por ejemplo, pensar que los diferentes dedos de una mano son seleccionados de manera independiente, o bien, que las alas de las aves evolucionan independientemente del resto del cuerpo. En ambos casos, el funcionamiento apropiado de estas adaptaciones es fuertemente dependiente de la interacción con otras partes del organismo. Esto sugiere que de manera similar a lo que haría un ingeniero, el proceso de selección natural *diseña* a los organismos de tal manera que sus diferentes partes trabajen en conjunto. Este tipo de consideraciones ha generado un gran interés por entender la dinámica de la selección correlativa y sobre cómo evoluciona la integración entre los diferentes atributos de un organismo para producir un fenotipo funcional (*Integración Fenotípica*).

Es importante señalar que el efecto de cualquiera de los tipos de selección descritos anteriormente no se limita a cambiar los momentos de la distribución fenotípica. De hecho, este proceso repetido a través de muchas generaciones es capaz de generar la sorprendente diversidad de organismos que pueblan el planeta y las adaptaciones que los caracterizan. Existen muchísimos ejemplos de adaptación y es realmente difícil escoger cuál podría ser el más adecuado para ilustrar este punto. Después de pensarlo un momento, uno llega a la conclusión de que cualquier ejemplo ilustrará el punto de manera adecuada, así que hemos escogido uno de nuestros favoritos.

*Macropinna microstoma* es un pez que se describió en 1939 y que desde entonces desconcertó a los biólogos. Este animal tiene ojos en forma de barril, por lo que durante mucho tiempo se pensó que tenía una visión de túnel que limitaba su capacidad

para atrapar presas. Estudios recientes (Figura 6) han cambiado este enfoque por completo, ya que han mostrado que estos peces son capaces de rotar sus ojos y enfocar cualquier objeto en un ángulo de casi 180°. Lo más impresionante es que los ojos están localizados dentro de la cabeza en un domo transparente relleno de líquido translucido que funciona como una enorme lente. Esta espectacular adaptación en la que una parte de la cabeza funciona como una lente, ilustra dramáticamente la enorme potencialidad de la selección natural para generar novedades evolutivas.

En resumen, el proceso darwiniano de selección natural es capaz de explicar todos los aspectos adaptativos de un organismo a un tipo de vida específico en un ambiente particular. Es decir, la selección natural es un sistema de retroalimentación correctiva que favorece a los individuos que más se aproximan a la mejor organización disponible para un ambiente ecológico dado (Williams, 1992).

### Selección social

La sección anterior podría generar la falsa impresión de que todas las presiones de selección se expresan como efectos fijos. Es decir, supone que en un ambiente dado existe un valor del atributo que hace máximo el éxito reproductivo (ésta

es una situación simplificada). En estas circunstancias la selección natural tenderá a desplazar la distribución fenotípica del atributo (en un proceso que ocurre a través de muchas generaciones) hasta que la media coincida con ese valor. Este valor se define como el óptimo y el proceso que empuja a las poblaciones hacia él se conoce como optimización. Pensemos por ejemplo en el famosísimo pez arquero del Amazonas (*Toxotes jaculator*; Figura 7). Este singular animal posee una ranura longitudinal en el paladar, que al ser oprimida por la lengua, genera un chorro de agua que puede viajar hasta dos metros y le sirve para capturar insectos. Uno podría preguntarse por qué la selección no ha favorecido la evolución de un mecanismo que permita generar un chorro de 10 o más metros. Un chorro demasiado corto podría disminuir las posibilidades de cazar insectos, mientras que uno demasiado largo podría hacer que las presas fueran aprovechadas por otros individuos. Por lo tanto, es probable que la producción de un chorro de aproxima-



**Figura 6.** El pez abisal *Macropinna microstoma* tiene una cabeza transparente que le permite ver lo que pasa encima de él al girar los ojos hacia arriba (Robison y Reisenbichler, 2008, *Copeia* 4, 780-784).



**Figura 7.** Pez arquero, *Toxotes jaculator*, se alimenta de presas terrestres que derriba lanzándoles chorritos de agua. Para atinarles, el pez ajusta la dirección del tiro para compensar el efecto de la refracción de la luz al cambiar de medio. El chorro de agua alcanza una distancia –optimizada por selección natural– de 2 metros (Schuster, 2007, *Current Biology* 17, R494-R495).

Cuando el éxito de un individuo depende del número absoluto de individuos que hay en una población, estaremos hablando de selección dependiente de la densidad

damente 2 m sea el óptimo favorecido por selección natural, un valor que debería estar muy cercano a la media de la población.

Además del proceso de optimización que favorece la evolución de óptimos simples, existen muchísimas situaciones en la naturaleza en las que la selección natural actúa de una manera que depende del contexto social. Los organismos rara vez viven solos, en general se encuentran dentro de una comunidad con otros individuos cuyas actividades les afectan. Estos efectos van más allá de la simple vecindad y generalmente se expresan como intensas presiones de selección. Sin embargo, a diferencia de la optimización simple, la selección social no siempre opera sobre los atributos de los organismos (Bell, 2008). La selección social se expresa de dos distintas maneras, como *selección dependiente de la densidad* (SDD) o como *selección dependiente de la frecuencia* (SDF).

Cuando el éxito de un individuo depende del número absoluto de individuos que hay en una población, estaremos hablando de selección dependiente de la densidad. Este tipo de selección opera de manera positiva cuando un mayor número de individuos redundaría en un incremento en el éxito reproductivo, o de manera negativa si la densidad reduce el éxito reproductivo. Por ejemplo, las interacciones entre algunas especies de parásitos y sus hospederos pueden ser consideradas como casos de SDD. La langosta *Schistocerca gregaria* es parasitada por el hongo entomopatógeno *Metarhizium anisopliae*. En contraste con lo esperado, se ha observado que la resistencia al ataque por patógenos y parásitos aumenta de manera proporcional a la densidad de individuos (Wilson *et al.*, 2002). El incremento en la probabilidad de contagio que se asocia con altas densidades poblacionales es compensado por un aumento en los recursos que se invierten en resistencia. En otras palabras, la selección natural favorece a los individuos que asignan más recursos en resistir al patógeno. Éste es un claro ejemplo de SDD positiva.

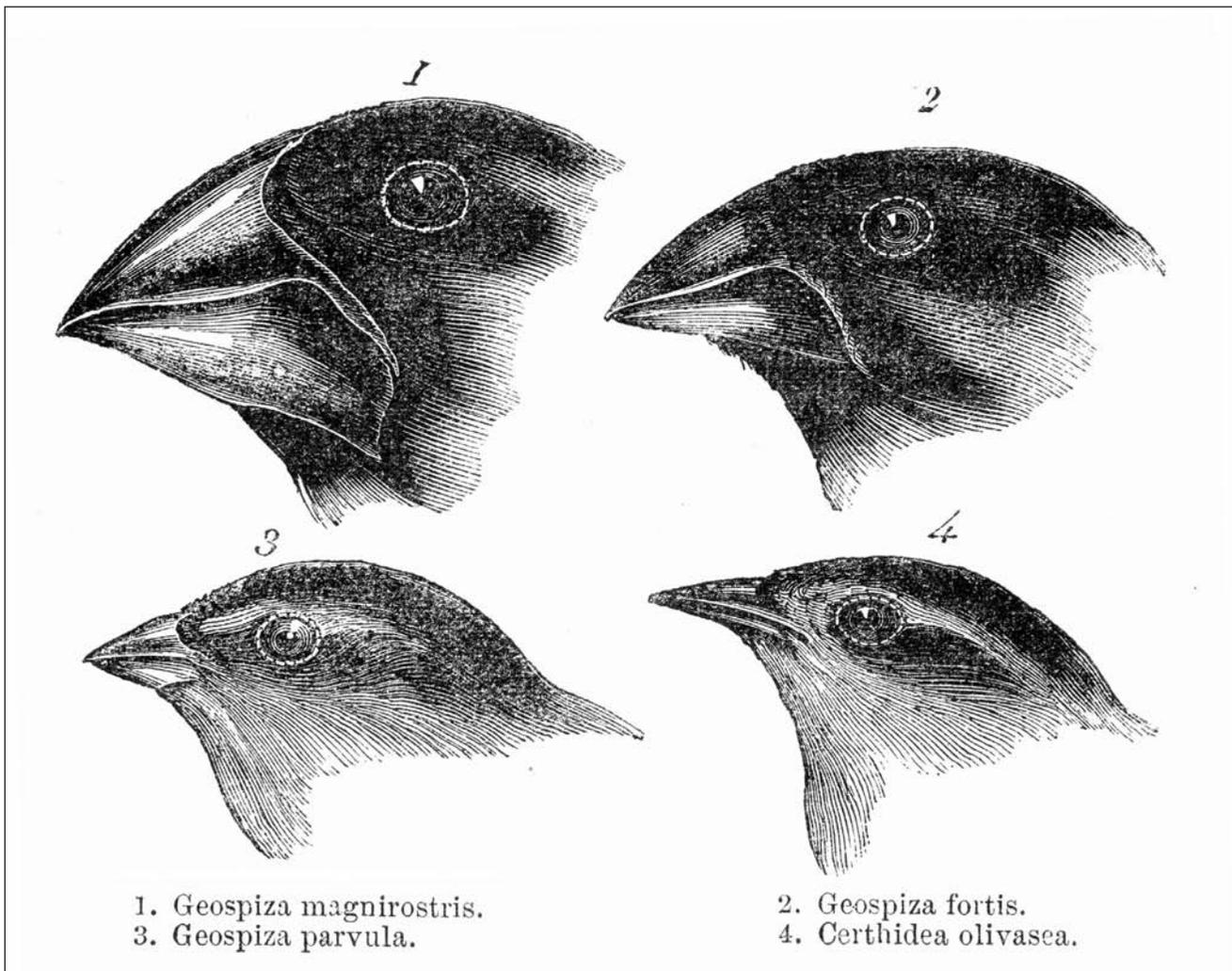
El otro tipo de selección social, la selección dependiente de la frecuencia, opera en aquellas situaciones en las que el éxito reproductivo de un individuo (fenotipo/genotipo) depende de su frecuencia y de la frecuencia de los fenotipos/genotipos alternativos en la población (Bell, 2008). Probablemente el ejemplo más simple de cómo opera este fenómeno está asociado con la presencia de machos y hembras. Independientemente de si un macho es atractivo o no, su probabilidad de aparearse con una hembra será mucho mayor si se encuentra en una población fuertemente sesgada hacia las hembras. En contraste, en una población donde abundan los machos, el mismo individuo tendrá un éxito reproductivo mucho menor por el simple hecho de compe-

tir por las pocas hembras de esa población. Este tipo de selección es muy común en la naturaleza y en nuestra opinión su importancia no ha sido del todo apreciada.

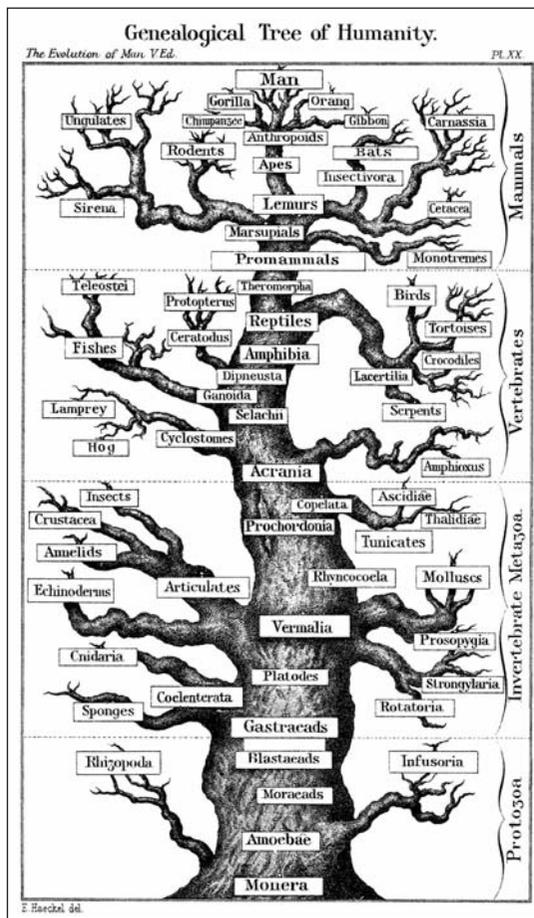
Un estudio de nuestro laboratorio enfocado a analizar la polinización de *Begonia gracilis* representa uno de los pocos ejemplos en los que se ha evaluado el efecto conjunto de la SDD y de la SDF sobre el éxito reproductivo de un organismo. *Begonia gracilis* es una planta monoica en donde las flores masculinas producen recompensas (polen) para los polinizadores, las femeninas no producen ninguna, y por lo tanto dependen de su parecido con las flores masculinas para ser visitadas. Usando un enfoque experimental, los investigadores encontraron que el comportamiento forrajeo de los polinizadores está relacionado con la frecuencia relativa de machos y hembras (SDF) y con la abundancia de las flores (SDD). Los polinizadores discriminaron a las flores femeninas cuando su frecuencia era alta, pero no cuando era baja (SDF negativa). Además, los polinizadores visitaron más los lugares en

los que la densidad de flores era alta (SDD positiva), es decir, donde la esperanza de encontrar recompensas era mayor. En consecuencia, las plantas que se encontraban en poblaciones con alta densidad y con una frecuencia sesgada a las flores masculinas produjeron más frutos. Los resultados de este trabajo sugieren que tanto la SDF como la SDD son fenómenos comunes en la naturaleza que deberían actuar en conjunto con la optimización de caracteres.

A pesar de lo extravagante que pudiera parecer el concepto de SDF, a continuación describiremos un ejemplo que muestra este tipo de selección actuando en humanos. Se ha propuesto que la característica de ser zurdo se ha mantenido a lo largo de millones de años en las sociedades humanas como resultado de la



El análisis del genoma humano muestra que la selección natural se ha acelerado durante los últimos 40 000 años



Árbol genealógico de la humanidad realizado por Ernst Haeckel, 1910.

selección natural. La evidencia experimental sugiere que la baja frecuencia de estos individuos con respecto a los diestros, podría favorecerlos en actividades que involucran algún tipo de confrontación entre parejas, como las peleas (utilizando los puños o herramientas como palos, machetes o cuchillos) o ciertos deportes. En ambos casos, los zurdos parecen mostrar ventajas sobre sus contrincantes que no están familiarizados con esta condición poco frecuente. Pero, ¿qué beneficios podría tener esto? Se piensa que la capacidad de pelear pudo haber sido muy ventajosa en términos de adquisición de pareja y establecimiento de jerarquía en sociedades primitivas. Sin embargo, aún no es del todo claro cuál es el significado evolutivo de esta característica, pues aunque es heredable, también se sabe que su expresión es controlada por factores hormonales, del desarrollo y culturales.

### La selección natural y el hombre

No quisiéramos terminar esta contribución sin dedicar unas palabras al fascinante problema de la evolución humana. Es muy común que la mayoría de la gente, científicos incluidos, consideren que el hombre ya no está sujeto a la influencia de la selección natural. Esta idea se desprende, probablemente, de la enorme capacidad de transformación que tiene el hombre, de su habilidad para colonizar todos los ambientes, explorar el espacio y los mares profundos, y del aparente alejamiento que hemos tenido de nuestro ambiente natural. Esto ha conducido a la ampliamente difundida idea de que el hombre dejó de estar sujeto al efecto de la selección natural hace aproximadamente 50 000 años. De hecho, hablando de la evolución reciente del hombre, el famoso Stephen Jay Gould proclamó que “no ha habido cambios biológicos, todo lo que llamamos cultura y civilización se ha producido con el mismo cuerpo y la misma mente”. Esta visión ha sido desafiada recientemente por un grupo de científicos encabezados por el Dr. Hawks de la Universidad de Wisconsin en Madison, USA, quienes, basándose en análisis del genoma humano, encontraron que la selección se ha acelerado durante los últimos 40 000 años. Ellos proponen que la salida de África dio inicio a una larga serie de adaptaciones entre las que encontramos algunas muy obvias como el cambio en el color de la piel y los ojos. En realidad los cambios más obvios y que pueden observarse a simple vista representan sólo una pequeña fracción de las nuevas adaptaciones. De hecho, los datos sugieren que durante los últimos 10 000 años la evolución humana ha ocurrido 100 veces más rápido que en cualquier otro periodo de nuestra historia.

Por ejemplo, uno de los grandes avances tecnológicos de la humanidad, la invención de la agricultura, podría también haber sido un poderoso agente de nuevas presiones de selección. El cultivo de alimentos enfrentó a los humanos a una dieta más homogénea y generó presiones de selección sobre el sistema digestivo. Asimismo, la agricultura propició el desarrollo de grupos sociales más numerosos que eran más propensos al contagio por patógenos. No es sorprendente entonces que algunas de las mutaciones estén directamente relacionadas con la resistencia a enfermedades. Por otro lado, se ha encontrado que algunas de estas nuevas mutaciones están relacionadas con funciones cerebrales como el estado de ánimo, la agresión y la atención, que en conjunto podrían estar asociadas con el origen y desarrollo de las sociedades. Es decir, a pesar de que aparentemente nuestro cuerpo no ha cambiado en las últimas decenas de miles de años, hemos estado sujetos a un proceso de adaptación que se expresa de manera mucho más sutil.

**César Domínguez** es investigador titular en el Departamento de Ecología Evolutiva del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Estudió la licenciatura en Biología y el doctorado en Ecología en la UNAM, realizó estudios de postdoctorado en la Estación Biológica de Doñana, España, y una estancia sabática en la Universidad de California-Irvine en Estados Unidos. Sus líneas de investigación están centradas en el estudio de la evolución y la selección natural, enfocándose en la conducta sexual de las plantas, la evolución de sus sistemas reproductivos y la evolución de las interacciones bióticas. Es director del Instituto de Ecología desde 2008.  
tejada@servidor.unam.mx

**Juan Fornoni** es biólogo egresado de la Universidad Nacional de Córdoba (Argentina) y doctor en ciencias por la Universidad Nacional Autónoma de México. Actualmente es investigador titular en el Instituto de Ecología de esta universidad, donde estudia la ecología evolutiva de las interacciones bióticas, en particular entre plantas y animales, para entender cómo evolucionan las adaptaciones involucradas en las interacciones.  
jforforni@miranda.ecologia.unam.mx

**Paula Sosenski Correa** es bióloga egresada de la Facultad de Ciencias de la UNAM, donde imparte la materia "Ecología de la polinización". Actualmente realiza su investigación doctoral dentro del Posgrado en Ciencias Biomédicas en el Instituto de Ecología de la UNAM. Su área de interés es la biología evolutiva de la reproducción en plantas.  
pau.sosenski@gmail.com

## Bibliografía

- Bell, G. (2008), *Selection*, Oxford, Oxford University Press.
- Darwin, C. (1859), *The origins of species by means of natural selection*, New York, Modern Library.
- Endler, J. A. (1986), *Natural selection in the wild*, New Jersey, Princeton University Press.
- Falconer, D. S. (1981), *Introduction to quantitative genetics*, London, Longman.
- Gould, S. J. (2002), *The structure of evolutionary theory*, Cambridge, Harvard.
- Lande, R. y S. J. Arnold (1983), "The measurement of selection on correlated characters", *Evolution* 37, 1210-1226.
- Mayr, E. (1993), "What was the evolutionary synthesis?", *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 31-33.
- Pigliucci, M. (2007), "Do we need an extended evolutionary synthesis?", *Evolution* 61, 2743-2749.
- Williams, G. C. (1992), *Natural selection: Domains, levels and challenges*, Oxford, Oxford University Press.
- Wilson, E. O. (1993), *The Diversity of Life*, Cambridge, Harvard University Press.

