

Microevolución, macroevolución y logaritmos

Juan Antonio Pérez Claros

Profesor del Área de Geología y Paleontología. Universidad de Málaga.

johnny@uma.es

17

Son frecuentes los artículos publicados en revistas científicas de gran impacto, obra de autor(es) de prestigio, basados en datos de buena calidad y con conclusiones interesantes e innovadoras, que motivan discusiones acaloradas en la comunidad científica que se demoran años y años. Pero no es frecuente que pasados unos veinte años y con tanques de tinta gastados en defender o reprobar las conclusiones del artículo, alguien ponga de manifiesto, como en el cuento de Andersen, que el rey estaba desnudo.

En 1983 se publicó en la revista Science un artículo en el que el paleontólogo, Philip Gingerich, mostraba que las tasas evolutivas (esto es, el cambio morfológico por unidad de tiempo) eran mayores cuanto más pequeño era el intervalo de tiempo sobre el que se calculaban (Figura 1). Así, en los experimentos de selección artificial que duran pocos años se obtienen tasas de cambio muy importantes, mientras que las registradas para periodos más prolongados, como en el caso de una población que ha colonizado una isla, son de menor magnitud, y así sucesivamente.

Llegados aquí hay que explicar como se estimaban dichas velocidades de cambio. Una cuestión que los estudiosos de la evolución hubieron que aclarar era la de si resultaba más conveniente estimar velocidades de cambio absolutas o relativas. Considérese que la longitud media de las extremidades en una población de hormigas pasa tras un siglo de 1 a 2 cm, mientras que en una población de elefantes durante el mismo intervalo temporal dicha estructura se incrementa de 2000 a 2010 cm. ¿Cuál de las dos ha cambiado más rápidamente? De manera absoluta, la del elefante (10 frente a 1), pero en el caso de la hormiga la patas se habían duplicado de tamaño, mientras que en el de elefante sólo habrían aumentado en una pequeña fracción. Se llegó al consenso de que para poder comparar velocidades evolutivas entre distintas especies y estructuras era necesario utilizar tasas relativas. Para ello se empleó una medida propuesta por Haldane (1949) –uno de los padres de la síntesis neodarwinista – a la que éste denominó darwin. Un darwin (d) se calcula como el logaritmo natural del cociente entre ambos estados, dividido por el tiempo transcurrido en millones de años: $d = \ln(x_2/x_1) / \Delta t$. En el caso de la hormiga, se calcularía como $\ln(2/1) / 0,0001 = 6931,5$ darwins, mientras que en el del elefante sería $\ln(2010/2000) / 0,0001 = 49,9$ darwins.

Es interesante indicar que el logaritmo se introdujo simplemente por tratarse de un cambio proporcional en lugar de uno absoluto, pero no porque se tengan evidencias empíricas de que el cambio evolutivo sea exponencial.

Como se ha indicado, Gingerich encontró una correlación inversa entre d y Δt , basándose en un número razonablemente alto (521) de datos recopilados de la bibliografía. Además, dicha relación se aproximaba a una recta con pendiente “-1” si d y Δt se transformaban logarítmicamente (Figura 1). No voy a adelantar acontecimientos, pero el lector ya habrá adivinado que aquí debe haber gato encerrado, puesto que Δt se encuentra en el denominador en la fórmula del darwin, lo que huele a autocorrelación.

Gingerich, de hecho, interpretó esta relación negativa como un artefacto, debido a dos causas. La primera era que la base de datos utilizada estaba viciada, puesto que en aquellos casos en los que el cambio antecesor-descendiente era muy pequeño, los investigadores ni siquiera publicaban las diferencias pues no les parecían fenómenos dignos de ser reseñados. Por el contrario, si tales diferencias eran muy

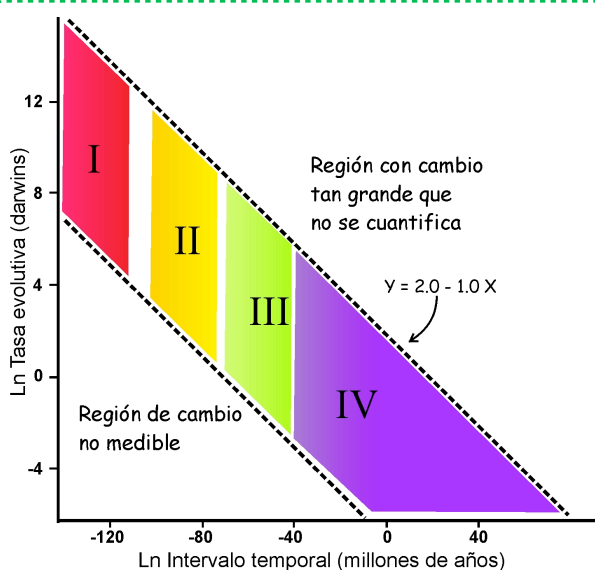
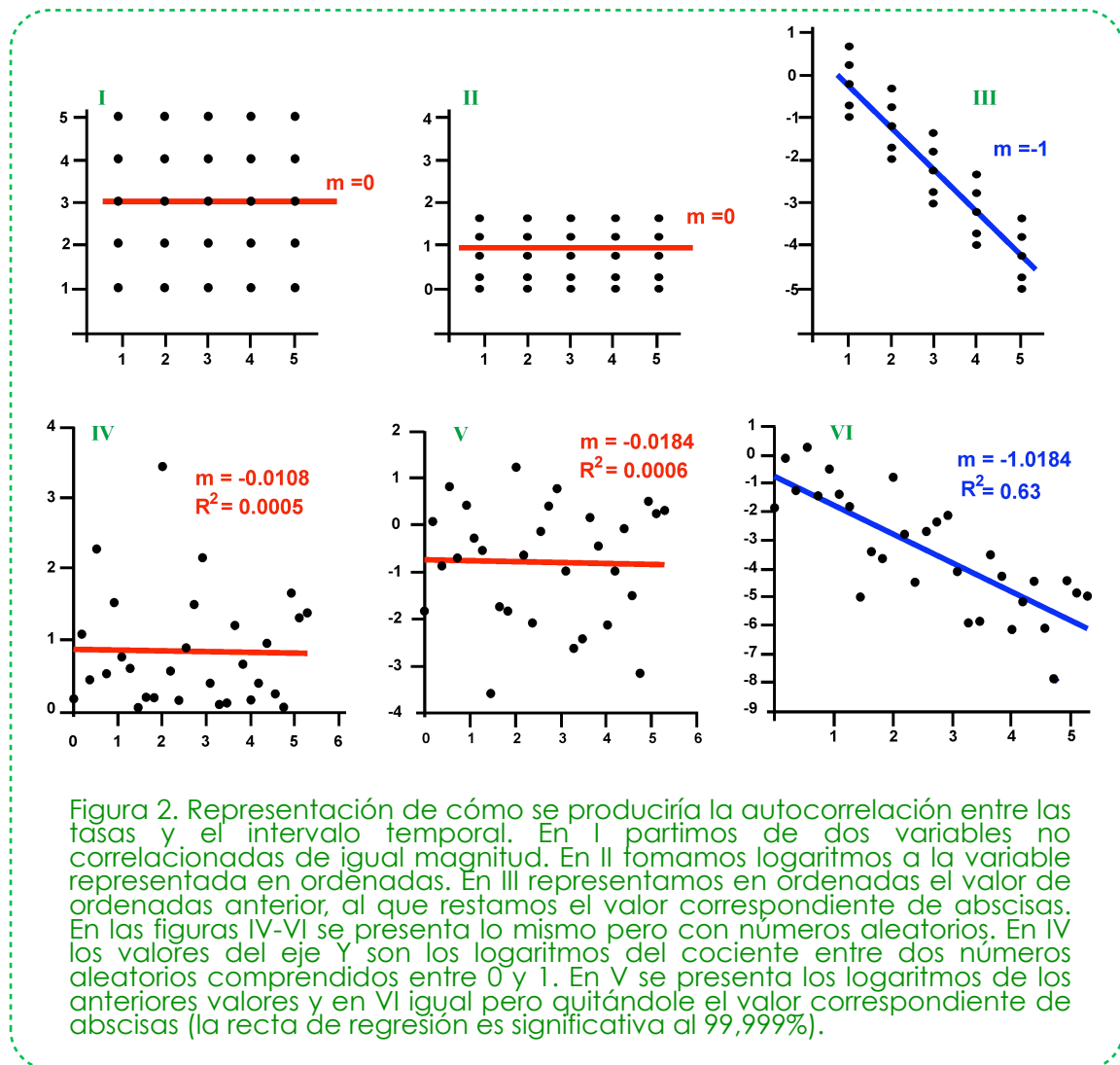


Figura 1. Tasas evolutivas frente al intervalo temporal sobre el que se calculan. Las regiones coloreadas indican dónde se sitúan los datos. Con números romanos se simbolizan las regiones para las observaciones correspondientes a: I) experimentos de selección artificial (1,5-10 años); II) eventos históricos de colonización (70-300 años); III) mamíferos posteriores al Pleistoceno (1000-10000 años); y IV) fósiles (8000 años-350 millones de años).

grandes (por ejemplo, entre un mamífero primitivo del tamaño de un ratón y una ballena) tampoco lo hacían (¿por qué? ¿temiendo meter la pata?). Esto determinaría regiones vacías, lo que a su vez forzaría la correlación (Figura 1). Una segunda causa mencionada por Gingerich, bastante razonable por cierto, consiste en que cuanto mayor sea el tiempo transcurrido menor ha de ser el cambio neto frente al bruto. Así, para intervalos de tiempo pequeños, la población estará casi todo el tiempo cambiando en un sentido, pero conforme mayor sea el intervalo temporal, también será más probable que en la población se intercalen periodos sin cambio (estasis) o incluso cambios en la dirección opuesta, lo que hará disminuir necesariamente el valor de las tasas. Para ejemplificarlo, imaginemos que paseamos en una gran ciudad a un ritmo regular durante todo el trayecto. Si recorremos una calle en línea recta, nuestra velocidad media la podremos calcular dividiendo la distancia recorrida por el tiempo que hemos tardado en hacerlo. Pero si vamos, digamos, de un punto "a" a un punto "b" relativamente lejano, casi seguro que no podremos hacerlo andando en línea recta, pues habrá edificaciones que tendremos que bordear, tanto más cuanto mayor sea la distancia a recorrer. Si al final del trayecto calculamos también nuestra velocidad como la distancia en

línea recta entre ambos puntos (pese a haber recorrido una distancia mucho mayor) dividida por el tiempo que hemos tardado, obviamente nos saldrá una velocidad menor, aunque se haya ido al mismo ritmo en ambas travesías.

De cualquier manera, con esta publicación en una revista de tanto impacto y pese a que este autor aparentemente lo único que explicaba era la existencia de un artefacto, se había "marcado un tanto" para su causa. Para Gingerich, gradualista reconocido y enemigo del equilibrio intermitente, la macroevolución (procesos conducentes a la formación de nuevas especies o unidades taxonómicas mayores) no es más que el resultado de la acumulación temporal de procesos microevolutivos (esto es, aquellos procesos que se pueden observar a la escala humana), tales como la deriva genética, la mutación o los fenómenos de selección. Por el contrario, para los partidarios del modelo de los equilibrios intermitentes, la macroevolución no se verificaría por la mera acumulación de cambios microevolutivos: casi todo el tiempo las especies se mantendrían en estasis y sólo en circunstancias concretas una especie se individualizaría de la ancestral, evolucionado muy rápidamente.



Los resultados presentados por Gingerich casaban bien con su idea de que la acumulación de pequeños cambios era la causa de la evolución. Así, en la figura 1 se observa una continuidad desde los experimentos de selección artificial, pasando por los eventos de colonización, hasta llegar a los casos de máxima divergencia, mostrados por el registro fósil (o, lo que es lo mismo, una continuidad desde la micro a la macro-evolución).

La respuesta de Gould (coautor del modelo de equilibrios intermitentes) obviamente no se hizo esperar y en la misma revista publicó poco después una réplica. Por un lado, indicaba que los resultados eran un artefacto matemático basado en una autocorrelación (se quedó muy cerca, aunque no dio con el quid de la cuestión) y, por otro, que este autor había ido demasiado lejos en sus afirmaciones mediante un sutil ardid psicológico. Este truco, según Gould, consistía en que la continuidad en las tasas no demostraba unidad de causa. Lo único en lo que ambos estuvieron de acuerdo es en que las tasas evaluadas en intervalos temporales distintos no pueden ser comparadas directamente.

La problemática sobre la correlación inversa entre tasa e intervalo temporal se ha convertido ya en un "clásico" y se ha incorporado incluso en algunos manuales sobre evolución. Sin embargo, Sheet y Mitchell (2001) mostraron claramente que todo estaba basado en un artefacto matemático, tal y como apuntaba Gould. Veamos cómo:

El logaritmo de la tasa (usando la fórmula de arriba) se puede escribir como: $\ln(d) = \ln(\ln(x_2/x_1) / \Delta t) = \ln(\ln(x_2/x_1)) - \ln(\Delta t)$; lo reescribimos con otra nomenclatura por claridad: $\ln(d) = A - B$, siendo $A = \ln(\ln(x_2/x_1))$ y $B = \ln(\Delta t)$.

Lo que significa que si el logaritmo de la tasa (A-B) lo enfrentamos al logaritmo del tiempo (B), debería resultar una recta de pendiente "-1"; que es básicamente la ecuación obtenida empíricamente por Gingerich si el término "A" contara muy poco... como

realmente ocurre. En efecto, si uno coge el banco de datos de Gingerich, separa los numeradores ($\ln(x_2/x_1)$) de los denominadores (Δt) y calcula nuevas tasas asociándolos aleatoriamente, siempre ocurre que se obtiene una relación idéntica, negativa y significativa, entre la tasa y el tiempo. La razón no estriba en que A sea pequeño o grande, sino en que es prácticamente constante debido a que hemos reducido mucho su varianza. Así, tal y como indicó Gingerich, las medidas en el antecesor y el descendiente no suelen ser muy distintas y, por lo tanto, el cociente entre las mismas no será, en general, muy distinto de la unidad. Si, encima, lo transformamos logarítmicamente dos veces, disminuye tanto la varianza de "A" que "A-B" variará porque lo hace "B". En la Figura 2 se representa gráficamente lo que acabo de exponer.

La conclusión que podemos extraer de toda esta historia es que resulta conveniente conocer las consecuencias de nuestras transformaciones matemáticas antes de publicar un trabajo, aunque para algunos "París bien puede valer una misa" si es en Science.

No me gustaría finalizar sin decir unas palabras respecto al estado actual del debate gradualismo vs. equilibrio intermitente. Sin duda, los ánimos están mucho más calmados que en las décadas de los 70 y 80 del siglo pasado, y ahora existe cierto grado de consenso en que una u otra modalidad evolutiva será la más frecuente en un grupo concreto de organismos dependiendo de características tales como la frecuencia y persistencia de pequeñas poblaciones aisladas, etc. Lo que resulta más paradójico de esta ardiente disputa es que, por más que Gould reivindicara lo contrario, todos los elementos implicados en ambos modelos evolutivos ya los había tenido en cuenta el propio Darwin (en González-Donoso 2009 se hace un análisis crítico de este asunto).

19

Bibliografía citada:

Gingerich, P.D. (1983) Rates of Evolution: Effects of Time and Temporal Scaling. *Science* 222:159–161.

Gonzalez-Donoso, J.M. (2009) Darwin y los equilibrios intermitentes. Conferencia Inaugural a las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. En Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología "Darwin, la Teoría de la Evolución y la Paleontología".

Haldane, J.B.S. (1949) Suggestions as to Quantitative Measurement of Rates of Evolution. *Evolution* 3:51–56

Gould, S.J. (1984) Smooth Curve of Evolutionary Rate: A Psychological and Mathematical Artifact. *Science* 226:994–996.

Sheets, H.D. y Mitchell, C.E. (2001) Uncorrelated change produces the apparent dependence of evolutionary rate on interval. *Paleobiology* 27:429–445.