

Selección: cómo la persistencia diferencial acumula estructura

IDE-011 · Ideas fundamentales

Ensayos conceptuales para El universo y sus observadores

Autor: Juan Segurola

Versión: v0.7 ES · 19 de septiembre de 2026

Estado: Versión de publicación

Forma del artículo: Ensayo conceptual

Escala / contexto: Poblaciones de variantes que se replican, biológicas y de otro tipo

Límite: La selección como proceso: sus condiciones, qué es la eficacia y qué más cambia las frecuencias. La dinámica de lazo entre una población y el entorno que la filtra corresponde a IDE-010

Trabajos relacionados: IDE-012, IDE-007, IDE-010

Perfil epistémico: Conocimiento establecido

Licencia en publicación: Todos los derechos reservados

Resumen del artículo

Hay selección cuando variantes de algo difieren en su capacidad de persistir o reproducirse en un entorno dado y esa diferencia se transmite. Tres condiciones hacen el trabajo: variación, éxito diferencial y herencia de aquello que marca la diferencia.[2] Donde se cumplen las tres, la estructura puede acumularse sin previsión y sin diseñador, porque cada generación parte de una población ya desplazada por la anterior. Este artículo enuncia con precisión las condiciones, sostiene que la eficacia es una relación entre una variante y un contexto y no una propiedad que la variante lleva consigo, y expone qué más mueve las frecuencias: la deriva, que es muestreo, y la mutación, que aporta variación sin estar dirigida por la necesidad.[4,5] Cierra con lo que hay que nombrar antes de exportar el lenguaje de la selección fuera de la biología.

En 60 segundos

La selección exige tres cosas y no una. Tiene que haber variación entre entidades, esas variantes deben diferir en cuántos descendientes o copias aportan, y la diferencia debe heredarla lo que viene después; quita cualquiera de las tres y el proceso se detiene.[2] Price mostró que el cambio resultante se escribe exactamente como una covarianza entre un carácter y la eficacia relativa más un término de transmisión, lo que es una identidad contable y no un mecanismo: se cumple sea cual sea la biología, y dice dónde mirar, no qué ocurrió.[3] La eficacia misma es relacional. La eficacia relativa se define respecto de la media de una población.[6] La selección tampoco es lo único que cambia las frecuencias. Las poblaciones finitas derivan por puro muestreo, y buena parte de la variación molecular parece moldeada así.[5] Y la variación llega antes que el filtro: las mutaciones de resistencia bacteriana están en el cultivo antes de añadir el fago.[4]

Por qué importa esta pregunta

La selección es la idea más exportada de la biología, y casi todos los problemas vienen de usar la palabra sin las condiciones. Afirmar que algo fue seleccionado es afirmar que existieron variantes, que difirieron en éxito y que la diferencia se transmitió, y cada una de esas cosas puede comprobarse o faltar. Saltárselas convierte un mecanismo explicativo en una manera de decir que lo que existe está ahí por alguna razón. La misma disciplina importa cuando el lenguaje viaja a la cultura, los mercados o los algoritmos, donde las tres condiciones a veces se cumplen y a veces solo se insinúan.

1. Las tres condiciones

Lewontin formuló los requisitos en la forma que se ha mantenido: una población presenta variación entre sus miembros, las variantes difieren en eficacia y la eficacia es heredable.[2] Los enuncia para individuos y fenotipos y después los generaliza de forma explícita, señalando que no se especifica ningún mecanismo concreto de herencia y que los principios se aplican por igual a genes, organismos, poblaciones y especies, y por eso el mismo esquema puede aplicarse en principio a otros sistemas que se replican.[2]

Cada condición es una afirmación empírica distinta. La variación puede faltar porque un carácter esté fijado en la población. El éxito diferencial puede faltar porque las variantes rindan igual en el entorno que de hecho se da. La heredabilidad puede faltar porque la diferencia sea adquirida: un organismo que crece más con una dieta rica no produce por ello descendencia mayor, y la población no se desplaza.

El argumento de Darwin trata la variación heredable, la lucha y la supervivencia diferencial, y la selección natural.[1]

En qué punto estamos

La selección necesita variación, éxito diferencial y heredabilidad, y cada una es una afirmación distinta que puede fallar. El esquema no fija ningún nivel, y Lewontin lo aplica por igual a genes, organismos, poblaciones y especies, y eso es lo que le permite viajar. Cumplidas las tres condiciones, la pregunta siguiente es qué magnitud cambia realmente y cuánto, lo que exige precisar la palabra eficacia.

2. La eficacia es una relación, no una propiedad

Price dedujo una expresión exacta del cambio del valor medio de un carácter entre generaciones: es la covarianza entre el carácter y la eficacia relativa, más un término que recoge con qué fidelidad se transmite el carácter.[3] Conviene enunciar el resultado con cuidado porque suele sobreinterpretarse. Es una identidad, cierta por construcción para cualquier población que pueda partirse así, de modo que no es prueba de que hubo selección y no contiene biología propia.

Lo que sí aporta es una descomposición. Si la media se desplazó, o covarió con la eficacia o la transmisión estuvo sesgada, y ambas cosas pueden examinarse por separado. Es una ganancia real, y es también la razón de que la ecuación reaparezca en las discusiones sobre niveles de selección, donde la misma covarianza puede calcularse a nivel de individuos y de grupos.

El carácter relacional de la eficacia sale del mismo sitio. La eficacia relativa se define respecto de la media de una población.[3,6]

En qué punto estamos

La ecuación de Price da una descomposición exacta del cambio en una covarianza con la eficacia y un término de transmisión, y su condición de identidad es lo que la vuelve herramienta y no prueba. Queda abierto cuánto del cambio observado se debe realmente a la selección.

3. La selección no es lo único que ocurre

Las frecuencias cambian en poblaciones finitas incluso cuando las variantes tienen el mismo éxito, porque cada generación es una muestra finita de la anterior. Eso es la deriva, el muestreo aleatorio de variantes en una población finita, y el tamaño poblacional efectivo determina el ritmo de cambio en la composición que la deriva causa: cuanto menor es, mayor la fluctuación y más probable que una variante se pierda o se fije por razones ajenas a sus efectos.[7]

Kimura sostuvo que buena parte del cambio a nivel molecular puede resultar de la fijación aleatoria, por deriva genética, de mutaciones neutras o casi neutras.[5] La tesis se discutió al plantearse y su alcance sigue debatiéndose, pero el punto estructural es ya estándar: observar que una variante se volvió común no es por sí mismo prueba de que fuera ventajosa.

Por eso la selección es una hipótesis y no una opción por defecto. Demostrarla exige mostrar el éxito diferencial y no solo el resultado, y entre las alternativas que hay que excluir están la deriva, el ligamiento con algo distinto que sí fue seleccionado y la posibilidad de que el carácter sea subproducto de una restricción y no una diana.

En qué punto estamos

La deriva cambia las frecuencias por puro muestreo, y su intensidad crece al disminuir la población, de modo que la prevalencia no prueba ventaja. El argumento de Kimura convirtió eso en supuesto de trabajo a nivel molecular y no en curiosidad. Si la selección filtra variación, queda por saber de dónde sale esa variación y si el filtro contribuye a producirla.

4. La variación llega antes y no la dirige la necesidad

Sería económico que los organismos produjeran las variantes que necesitan. Luria y Delbrück diseñaron un experimento que decide la cuestión. Si la resistencia a un fago surge solo como respuesta a la exposición, el número de colonias resistentes entre cultivos réplica debería seguir una distribución estadística; si los mutantes resistentes aparecen espontáneamente antes de la exposición, las mutaciones tempranas producen clones grandes y la varianza entre cultivos debería ser mucho mayor.[4]

Las distribuciones observadas fueron del segundo tipo. Las mutaciones de resistencia estaban en los cultivos antes de introducir el fago, y el fago seleccionó entre ellas en vez de inducir las. Merece la pena detenerse en el experimento porque convierte una pregunta de aire filosófico en una diferencia medible entre dos distribuciones.

La forma general del resultado es que variación y selección son pasos separados con causas separadas. La mutación aporta candidatos sin atender a lo que sería útil; el entorno filtra después lo que ya estaba. Eso es lo que hace de la selección una explicación del diseño aparente y no una repetición de él, porque la apariencia de propósito la produce un filtro que actúa sobre material no dirigido.

En qué punto estamos

Luria y Delbrück convirtieron la pregunta de si la variación está dirigida en una diferencia entre dos distribuciones, y la respuesta fue que los mutantes resistentes precedían al fago. Variación y selección son por tanto pasos separados con causas separadas, que es justo lo que permite a un filtro producir diseño aparente. Si ese esquema se transfiere fuera de la biología es la última cuestión.

5. Exportar la idea

El esquema es en principio neutral respecto al sustrato, y las analogías con la cultura, los mercados, los repertorios inmunitarios y los algoritmos de optimización son a veces exactas y a veces decorativas. La manera de distinguirlas es nombrar las tres condiciones en el caso concreto: qué varía, qué determina el éxito diferencial y qué transporta la diferencia hacia adelante.

Algunos casos pasan sin problema. Un repertorio inmunitario genera diversidad y amplifica después los linajes que se unen al antígeno, con la diferencia heredada por la descendencia de la célula amplificada. Un algoritmo genético incorpora las tres condiciones por construcción. Otros no: una práctica cultural puede difundirse sin mecanismo alguno que transmita la propiedad responsable de esa difusión, y entonces falla la tercera condición y lo que ocurre es difusión, no selección.

Reaparecen dos modos de fallo. Uno es tomar la persistencia como prueba de eficacia, lo que da por supuesto lo que había que mostrar. El otro es dejar el entorno sin especificar, lo que vuelve la afirmación incontrastable porque la eficacia no tiene valor hasta nombrar el escenario. Ambos se evitan con la misma disciplina: enunciar la población, la variación, el filtro y el canal de herencia.

En qué punto estamos

El lenguaje de la selección se transfiere solo donde las tres condiciones pueden nombrarse en el caso concreto, y los fallos habituales son tomar la supervivencia por prueba de ventaja y dejar el entorno sin enunciar. Nombrar qué varía, qué filtra y qué transporta la diferencia es toda la disciplina. IDE-012 recoge otra pregunta sobre estructura transportada: cómo puede un estado representar algo distinto de sí mismo.

Lo que sabemos y cómo lo sabemos

- La selección exige variación, éxito diferencial y heredabilidad de la diferencia; el esquema no fija ningún nivel y se aplica por igual a genes, organismos, poblaciones y especies, y por eso puede aplicarse a otros sistemas que se replican.[1,2]
- La ecuación de Price descompone el cambio de un carácter medio en una covarianza con la eficacia relativa más un término de transmisión; es una identidad, así que organiza una explicación en vez de proporcionarla.[3]
- La eficacia relativa se define respecto de la media de una población.[3,6]
- La variación se aporta antes del filtro y con independencia de él: los mutantes bacterianos resistentes están presentes antes de aplicar el agente selectivo, como muestra el test de fluctuación.[4]

Lo que todavía no sabemos

- Qué fracción de la variación molecular observada es efectivamente neutra, cuestión que sigue discutida y que varía con el organismo, la región genómica y el tamaño poblacional.
- Con qué frecuencia y en qué condiciones la selección que actúa por encima del nivel del individuo produce una diferencia medible, frente a poder redescibirse en un nivel inferior.
- Qué analogías culturales y tecnológicas satisfacen la condición de heredabilidad de un modo que sostenga predicción cuantitativa y no solo un relato cualitativo.

Qué podría hacernos cambiar de opinión

- Una repetición del test de fluctuación con distribuciones de recuento de colonias compatibles con mutaciones surgidas solo tras la exposición, en condiciones que excluyan el retardo fenotípico y el crecimiento residual previo, invalidaría la afirmación de que la variación precede al filtro.[4]
- Un caso demostrado en el que la media de un carácter cambiara entre generaciones con covarianza nula entre carácter y eficacia relativa y sin sesgo de transmisión, correctamente medidos, contradiría la descomposición de Price e indicaría un error en la partición de la población.[3]
- Evidencia sistemática de que las tasas de fijación en sitios sin efecto detectable sobre la eficacia se apartan de lo que predice la deriva para el tamaño efectivo de población obligaría a revisar el relato neutro del cambio molecular.[5]

Si solo recuerdas una cosa

La selección es variación más éxito diferencial más herencia de la diferencia; sin nombrar las tres, decir que algo fue seleccionado no explica nada.

Artículos relacionados

- IDE-012 — Representación
- IDE-007 — Emergencia
- IDE-010 — Retroalimentación

Referencias

- [1] Charles Darwin. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. John Murray, London (1859).
- [2] Richard C. Lewontin. The Units of Selection. Annual Review of Ecology and Systematics 1, 1-18 (1970). DOI 10.1146/annurev.es.01.110170.000245.
- [3] George R. Price. Selection and Covariance. Nature 227, 520-521 (1970). DOI 10.1038/227520a0.
- [4] Salvador E. Luria; Max Delbrück. Mutations of Bacteria from Virus Sensitivity to Virus Resistance. Genetics 28(6), 491-511 (1943).
- [5] Motoo Kimura. Evolutionary Rate at the Molecular Level. Nature 217, 624-626 (1968). DOI 10.1038/217624a0.
- [6] John Maynard Smith. Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press (1982).
- [7] Brian Charlesworth. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. Nature Reviews Genetics 10(3), 195-205 (2009). DOI 10.1038/nrg2526.