

## MATEMÁTICAS Y EVOLUCIÓN

Fernando Hernández Guarch  
Profesor de Matemáticas

*"No me arriesgaré a decir que componer una historia del pensamiento, sin un estudio profundo de las ideas matemáticas a través del tiempo, sea como eliminar a Hamlet de la obra teatral que lleva su nombre. Sería pretensión excesiva. Pero se asemeja, desde luego, a prescindir del papel de Ofelia. Este símil es de notable exactitud. Porque Ofelia resulta esencial para la trama, tiene encanto... y está una chispa loca."*  
Alfred North Whitehead.

(Citado por Eddy y Johanson, 1990).

*"No puede haber un lenguaje más universal y más simple, más libre de errores y oscuridades... más digno de expresar las relaciones invariables de las cosas naturales (que las matemáticas). Interpreta (todos los fenómenos) con el mismo lenguaje, como si quisiera atestiguar la unidad y simplicidad del plan del universo, y hacer aún más evidente este orden inalterable que preside todas las causas naturales."*

Joseph Fourier.

*"La filosofía está escrita en ese grandioso libro, que está continuamente abierto ante nuestros ojos (lo llama universo). Pero no se puede descifrar si antes no se comprende el lenguaje y se conocen los caracteres en que está escrito. Está escrito en lenguaje matemático..."*

Galileo Galilei. *Il Saggiatore*, 1618.



**RESUMEN:** Trataremos de mostrar cual fue el papel de la Matemática en el conflicto surgido entre darwinistas (gradualistas) y mendelianos para explicar la evolución y a resaltar el papel que los matemáticos jugaron en la superación del mismo.

Estudiaremos tres momentos importantes en el proceso. El primero, en la década 1870-80, cuando surgen los primeros biometristas: Galton, Pearson, Weldon. El segundo se produce hacia 1930 cuando toma fuerza el neodarwinismo, movimiento de síntesis entre las posturas de Darwin y Mendel. El tercero, desde 1950 aproximadamente, hace referencia al enfoque estocástico de los procesos.

## **INTRODUCCION**

La matemática nace para cubrir necesidades prácticas: contar, medir. En Grecia se convierte en una disciplina formal y la idea de la "demostración" como método para construir una ciencia es la base no sólo de importantes contribuciones a la misma matemática, sino también el modelo que se tomó como perfecto para edificar cualquier otra. Nace también en Grecia, y con el mismo afán de fundamentar y demostrar irrevocablemente las preposiciones utilizadas, la idea de matematizar las distintas disciplinas. La expresión "matematizar" indica aquí la aplicación de las matemáticas al análisis y a la resolución de problemas que son propios de la disciplina en estudio que se pretende matematizar. Suele atribuirse a Aristóteles la aplicación de las matemáticas a la mecánica, como primer ejemplo del proceso de matematización de una ciencia. Crombie (1975) nos dice: *"La idea de la demostración matemática fue, en efecto, el gran descubrimiento de los griegos en la Historia de la Ciencia, y la base no sólo de sus importantes contribuciones a la misma matemática y a las ciencias físicas, como la Astronomía y la Óptica geométrica, sino también la base de gran parte de su Biología y Medicina. Es la idea de la explicación racional, de que un hecho concreto es explicado cuando puede ser deducido de un principio más general"*.

Hoy día los rasgos característicos de la matemática moderna (Vide Aleksandrov y otros, 1980) son en primer lugar la inmensa extensión de la materia que cubren las matemáticas y sus aplicaciones. Tal extensión del objeto y del campo de aplicación representa un enorme crecimiento cuantitativo y cualitativo, originado por la aparición de nuevas y poderosas teorías y métodos que permiten resolver problemas completamente inaccesibles hasta ahora. Esta extensión del objeto de la matemática está caracterizada por el hecho de que la matemática contemporánea se ha impuesto conscientemente a sí misma la tarea de estudiar todos los tipos posibles de relaciones cuantitativas y formas espaciales.



En el siglo XIX, los filósofos alemanes siguen en la idea de que matemati-  
zar una disciplina es convertirla en una ciencia. Recordemos que uno de los  
momentos más brillantes de la Matemática (Aleksandrov, Opus cit.) ocurrió en  
1846, cuando los astrónomos Adams y Leverrier analizando ciertas irregularida-  
des en el movimiento de Urano, llegaron a la conclusión de que estas irregulari-  
dades eran producidas por la atracción gravitatoria de otro planeta. Leverrier cal-  
culó el lugar exacto donde se debía localizar y un observador encontró a  
Neptuno en esa posición. Fue un éxito de la Mecánica, de la Astronomía y de las  
aplicaciones de las ecuaciones diferenciales.

Pocos años más tarde Engels, en el contexto de analizar junto con Carlos  
Marx de qué forma debía aplicarse una concepción dialéctica y materialista en  
el conocimiento de las matemáticas y las ciencias naturales, escribe (circa 1880):  
*"Aplicación de las matemáticas: en la mecánica de los cuerpos sólidos es abso-  
luta, en la de los gases aproximada, en la de los fluidos ya resulta más difícil.  
En física, es más exploratoria y relativa, en química, ecuaciones simples de pri-  
mer grado y del carácter más simple; en biología =0"*. No era verdad. De una  
forma simple, si se quiere, ya las matemáticas se estaban aplicando para diluci-  
dar cuestiones biológicas. Lo había hecho Galileo en el siglo XVII. De forma  
mucho más próxima Malthus basa sus conclusiones en un cálculo matemático.  
Darwin, influido por esos escritos, se apoya en algo similar en su libro *"Origen  
de las especies"*, cuando en el capítulo III, que dedica a la lucha por la existen-  
cia, se refiere a la progresión geométrica del aumento de los seres vivos: *"No  
hay- escribe- ninguna excepción a la regla de que todo ser orgánico aumenta  
naturalmente en progresión geométrica tan elevada que, si no es destruido,  
pronto estaría la Tierra cubierta por la descendencia de una sola pareja"*. A lo  
largo del libro, Darwin deja entrever que más de una vez ha dedicado su tiempo  
al contaje exacto de semillas, insectos o pájaros para obtener relaciones cuanti-  
tativas entre ellos. (Sólo los abejorros visitan los tréboles rojos, los ratones ata-  
can los nidos de abejorros y, naturalmente, los gatos se comen a los ratones  
¿podremos saber cuántos tréboles rojos hay conocido el número de gatos?)

También Mendel se dedicó a contar. Trabajó durante siete años cruzando  
guisantes. Descubrió que los caracteres persistían y que unos eran "dominantes"  
y otros "recesivos". Tuvo suerte al elegir los guisantes y sus resultados fueron  
tan buenos que algunos suponen que "maquilló" los números para demostrar lo  
que ya sabía.

Y quizá el precedente más claro se debe a Sir Francis Galton, quien publi-  
có en 1869 un libro, *"Genio Hereditario"*, donde se tratan de forma estadística  
muchos aspectos de la genética además de otros sociales y de otra índole. Fue  
este autor quien, siguiendo a Quetelet, astrónomo belga que aplicó la estadística  
a la antropología y estableció que el cálculo de probabilidades podía ser aplica-



do a problemas humanos, incorpora la curva de error de Gauss al análisis de los problemas biológicos. Es el creador de la "eugenesia", esto es la aplicación de las leyes de la herencia a la mejora de las facultades de la raza humana lo que tendría enormes repercusiones sociales e históricas. Quiso demostrar que la reputación era un índice de la capacidad natural y no el producto de ventajas

## MARTIN KALLIKAK



ambientales. Para ello expuso tres argumentos: Primero resaltó que muchos hombres habían alcanzado una alta posición partiendo de orígenes humildes. Segundo, constató que la proporción de escritores eminentes, filósofos y artistas en Inglaterra era igual que en EEUU, donde la educación de las clases sociales media y baja era más avanzada, es decir se había extendido más la educación sin que por ello se produjeran más personas eminentes. Por último, comparó a los hijos de los hombres eminentes con los que habiendo sido tutelados por la Iglesia recibían cuidados y educación parecidos saliendo vencedores los primeros. Su estudio de la familia Kallikak es un hito en la genética conductual (ver gráfico). Además, debemos a Galton (Plomin y otros, 1984) el desarrollo de los conceptos y aplicaciones de la media, percentiles y correlación.



Otros problemas se matematizaron con intención de aplicarlos fuera de la Biología, pero fue en esta disciplina donde después tuvieron mayor éxito. Es el caso del problema de la extinción de una especie que empezó a ser estudiado por Alphonse de Candolle en 1873 con la intención de averiguar la probabilidad de extinción de un apellido, en un estudio del papel de la fertilidad en la sociedad. El asunto lo retomaron Galton y Watson quienes presentaron un trabajo titulado *"Sobre la probabilidad de extinción de una familia"*. Esto sería la prehistoria de un gran conjunto de problemas generados por la Biología y que entrarían en lo que hoy llamamos "procesos estocásticos".

### ***1.- LA PRIMERA EPOCA***

Como es sabido, T. R. Malthus, quien ejerció durante muchos años como profesor de Historia y Economía Política, publicó en 1798, y de forma anónima, un folleto, de título resumido, *"Un ensayo sobre el Principio de la Población"*, donde ponía de manifiesto que mientras la población aumenta en progresión geométrica –Malthus calculó para los Estados Unidos una tasa de aumento del 28% anual, lo que llevaría a la población a duplicarse cada 25 años–, los recursos alimenticios sólo lo hacen en progresión aritmética. Dice *"Si supusiéramos que los alimentos que la Tierra proporciona a cada hombre pueden aumentarse en una cantidad igual a la que produce en la actualidad cada 25 años, esto sería tanto como aceptar una tasa de crecimiento muy por encima de cualquier esfuerzo imaginario de la humanidad al respecto"*, llegando de esta forma a augurar una catástrofe ya que en sólo dos siglos la relación de alimentos pasaría de 1 para 1 a 9 para 256.

Darwin toma esta doctrina y la aplica a todo el reino animal y vegetal (no sin errores aritméticos) y deduce de ahí que *"algo"* de una forma natural debe frenar ese crecimiento porque además se observaba que muchas poblaciones permanecen estables a lo largo del tiempo. Pone un ejemplo de su propia cosecha sobre la población de elefantes que, sin ánimo de crítica, no parece muy bien elegido. Dice: *"El elefante es considerado como el animal que se reproduce más lentamente de todos los conocidos, y me he tomado el trabajo de calcular la progresión mínima probable de su aumento natural: admitamos, para más seguridad, que empieza a criar a los treinta años, que continúa criando hasta los noventa, dando en ese intervalo seis hijos, y que sobrevive hasta los cien años; siendo así, después de un período de setecientos cuarenta a setecientos cincuenta años, habría aproximadamente diecinueve millones de elefantes vivos descendientes de la primera pareja"*. Darwin calcula sobre generaciones de 50 años en que se triplican el número de ejemplares ( $3^{15}+3^{14}+3^{13}=20726195$ ).



*"De aquí – sigue– que, como se producen más individuos que los que pueden sobrevivir, tiene que haber una lucha por la existencia"*. Estos son los únicos argumentos matemáticos de que se vale Darwin en toda su obra.

En 1865, Mendel, a cuya obra ya nos hemos referido, leyó ante la Sociedad de Brünn para el Estudio de las Ciencias Naturales su trabajo titulado *"Experimentos en hibridación de plantas"*. El resultado principal de esta investigación fue el descubrimiento de que ciertos caracteres paternos son transmitidos sin variación, sin atenuación ni fusión porque son transportados por alguna clase de unidad distintiva o partícula, que hoy llamamos genes, y que Mendel llamó factores. Quedó dicho que Mendel realizó un contaje exhaustivo de los resultados de sus experiencias, comparando los números obtenidos con los valores esperados según sus hipótesis logrando una excelente concordancia. Primero cruzó guisantes amarillos con verdes y obtuvo una cosecha de 8023 guisantes de los cuales 6022 eran amarillos (dominante) y 2001 verdes. Cruzó lisos con rugosos y de 7324, 5474 fueron lisos (dominante) y 1850 arrugados. Mezcló ambos caracteres y predijo el resultado de una proporción de 9:3:3:1, obteniendo, tras el recuento, 315:108:101:32. Por último, y para que no quedase duda alguna añadió un nuevo carácter, cubierta gris (dominante) o blanca y volvió a obtener una proporción similar a la que esperaba 27:9:9:3:9:3:3:1. Los experimentos de Mendel condujeron a un modelo matemático, seguramente el primero en la Biología, donde subyacen y se explican las relaciones numéricas de los descendientes de los híbridos. Este énfasis de definición precisa, cuantitativa, es lo que distingue, según Newman, sus métodos y resultados, de la labor de sus predecesores y contemporáneos.

De esta época es también Sir Francis Galton (1822-1911), primo de Darwin y de quien ya hemos hablado, y quizá el primer biometrista opuesto a la teoría darwiniana de la variación continua. En este clima Weldon, otro de los primeros biometristas escribe en 1893: *"Las cuestiones que conducen a la especiación son cuestiones numéricas; y cuando sepamos las respuestas numéricas a estas cuestiones para varias especies, conoceremos la desviación y la proporción de cambios de estas especies en la actualidad; conocimiento que es la única base legítima para especular sobre su pasado y su futuro"*.

## **2.- EL PERIODO DE REPULSA DEL DARWINISMO**

El mecanismo de la selección natural propuesto por Darwin (según Lewontin, 1984) para explicar cómo ocurre el cambio espacial y temporal de las especies se puede resumir en tres puntos y una explicación mecanicista:

- 1) En el seno de una población existe variación entre los individuos en lo que atañe a forma, fisiología y comportamiento (principio de variación)



- 2) Existe una correlación entre los progenitores y sus descendientes, de manera que éstos se parecen a sus padres más que a los individuos no emparentados (principio de la herencia).
- 3) Algunas formas variantes sobreviven y dejan descendencia con una frecuencia mayor que otras formas (principio de selección).

La explicación mecanicista es:

- 4) Algunas formas dejan más descendencia que otras por la sencilla razón de que los recursos son escasos y algunas formas los explotan mejor que otras (principio de la lucha por la existencia).

Sostenía igualmente que la evolución se producía por pequeños cambios que se iban acumulando y transformando la población

Esta idea fue defendida también por Karl Pearson, el primer investigador importante de la biometría y fundador junto con Galton y Weldon de la revista *Biometrika* en 1901. Pearson, matemático y físico se dio cuenta que la estadística permitía "traer al campo de las matemáticas grandes partes de la psicología, antropología, medicina y sociología". Su contribución teórica y práctica al desarrollo de la bioestadística fue importantísima.

Veamos una tabla comparativa de lo que sabía Darwin y de cómo lo vemos ahora (tomado de Plomin, opus cit.):

	DARWIN	AHORA
Inducción a la variabilidad	Modificaciones ambientales y "uso y desuso"	Mutación del DNA
Mantenimiento de la variabilidad	Pangénesis	Segregación y trasmisión génica.
Selección de la variabilidad	Selección natural. Supervivencia del más apto y aptitud reproductiva.	Selección natural. Aptitud reproductiva.

Galton fue el iniciador, como ya hemos indicado, de la aplicación de la estadística a los problemas de la biología y la herencia. Weldon, que era zoólogo, se convenció al leer a Galton de la importancia de la estadística para resolver los problemas del darwinismo y comenzó a estudiar la teoría de la probabilidad para lo que pidió ayuda a Pearson. Los trabajos de Weldon con gambas (Galton. opus cit.), en relación con las tasas diferenciales de mortalidad, le llevaron a la conclusión de que la selección natural podía operar sobre variaciones pequeñas, aparentemente insignificantes, y que no era preciso pensar en variaciones discontinuas para explicar la evolución.

Por insistir en el enunciado del problema que nos ocupa copiaremos a Dampier (1950): "El final de la centuria mostró también la iniciación de otra



*controversia en relación con el nuevo conocimiento. Los mantenedores del darwinismo puro, como Weismann, consideraron la selección natural como causa suficiente para explicar la adaptación, y, a través de ésta, la evolución. Por otra parte, las variaciones, sobre las cuales operaba la selección natural se suponían tan pequeñas, como, por ejemplo, las que se encuentran en gradación continua en la estatura de los hombres. Entre un gran número de éstos será posible hallarlos de estaturas que difieren sólo en un diezmilímetro, por ejemplo, en una amplia escala extendida a un lado y otro de la estatura media. Pues bien, se suponía que la selección obra sobre variaciones tan minúsculas para producir, con el tiempo, nuevas variedades y especies.*

*Pero antes de alborear el nuevo siglo algunos naturalistas, entre ellos De Vries y Bateson, aprovechando la acumulada experiencia de los criadores y horticultores como punto de partida de la experimentación, encontraron aquellas ideas incompatibles con los hechos. Suelen ocurrir grandes mutaciones, especialmente después del cruce, y pueden ser establecidas nuevas variedades de un modo inmediato. Entonces —ya en 1900— la obra olvidada de Mendel fue revalidada, y un nuevo horizonte se abrió a la ciencia pareciendo que, si la selección de las pequeñas variaciones no, era bastante para explicar el fenómeno evolutivo, estas nuevas ideas podían hacerlo."*

Es decir, el redescubrimiento de las leyes de Mendel, las ideas propias de W. Bateson, y la teoría de las mutaciones de Hugo De Vries, fundamentalmente, convenció a los genetistas de principios de siglo que la evolución se hacía de forma discontinua. De esta forma se constituyen las dos escuelas genetistas en Inglaterra que dan lugar a la polémica que analizamos: los darwinistas y los mendelianos.

Por su parte, Bateson, uno de los principales genetistas de su época (murió en 1926), estaba convencido a través de sus propios experimentos de los argumentos a favor de la variación discontinua, y sostuvo una vigorosa polémica a lo largo de la década de 1890 con el ya citado Karl Pearson.

Escribe Bateson en 1928 (tomado de Dampier, Opus cit.) refiriéndose a las ideas darwinianas: *"La primera dificultad se refiere a la magnitud de las variaciones que dan lugar a las nuevas formas. En todas las obras antiguas sobre evolución se supone, de una manera más o menos explícita, que las variaciones por las que se forman las especies son pequeñas. Pero si son pequeñas ¿cómo pueden ser suficientemente útiles a sus poseedores para darles una ventaja sobre sus compañeros? A ésta se le da el nombre de objeción de las variaciones pequeñas o iniciales.*

*La segunda dificultad es semejante en cierto modo. Concediendo que las variaciones ocurren y concediendo también que persistan en forma que puedan moldear las especies, ¿cómo pueden ser perpetuadas? Cuando los individuos*





*con variaciones se crucen con otros normales, ¿no se borrarán tales variaciones? Esta dificultad se conoce con el nombre de efecto igualador del cruzamiento."*

También los experimentos de De Vries, según los cuales los caracteres individuales eran determinados por partículas hereditarias, que él llamaba "*pangenes*", sólo modificables por hibridación o por mutación, apuntaban en esa dirección.

La identificación de "darwinismo" con "variación continua" y la de "mendelismo" con "variación a saltos", fue una de las razones por las que el primero cayó en desgracia.

Todo ello hizo que el mendelismo triunfara sobre el darwinismo, confundiendo la esencia de éste con la teoría de Darwin, antes citada, de que la evolución se producía por pequeños cambios ("*natura non facit saltum*").

El "quid" de la cuestión era la posibilidad de demostrar que la variación mendeliana podía ser una fuente de pequeñas variaciones que serían la fuente de la selección.

### **3.- GENÉTICA DE POBLACIONES Y NEODARWINISMO**

El siguiente período, el del neodarwinismo, es el más brillante desde un punto de vista matemático, ya que fue en él, estamos en 1930, cuando la matemática juega un papel predominante en la teoría de la evolución consiguiendo superar las contradicciones a las que se había llegado. Esta demostración de la síntesis entre ambas teorías es lo que se conoce con el nombre de "neodarwinismo".

Como precedente podemos citar la ecuación de Hardy-Weinberg. En 1908, el matemático inglés G.H.Hardy publicó en la sección de "Cartas al Director" de la revista "Science" una relación matemática que describía el equilibrio entre los alelos de una población estable. Meses antes esta relación había sido descubierta por un médico alemán estudioso de la genética humana, W. Weinberg, por lo que hoy día se conoce como ley de Hardy-Weinberg, y establece, en unos determinados supuestos, cómo las poblaciones equilibradas continúan produciendo proporciones genotípicas constantes de una generación a otra. Esta idea ha sido la piedra angular para el desarrollo de la genética de poblaciones. Era, sin embargo, una ley estática y sólo cuando fue dotada de "dinamismo" por los investigadores posteriores consiguió resultados importantes. Por otra parte, la ecuación de Hardy-Weinberg, de equilibrio genético en las poblaciones, se realizó sobre la base de que no intervenía la selección natural, y aún cuando algunas de sus consecuencias, como el hacer renacer el interés por la genética de las poblaciones fue positiva, contribuyó al divorcio entre mendelianos y darwinistas.



Es después de la llamada Escuela Biometrista la primera intervención importante, fundamental, de las Matemáticas en la Genética y a través de ella en la Teoría de la Evolución.

Volviendo al neodarwinismo, podemos fijar que comenzó en 1920, cuando el estudio de la genética de poblaciones, cuyo principal artífice, fue Sir Ronald Fisher, incorporó a las ideas de Hardy-Weinberg componentes dinámicos, unos de tipo determinista, como son migración y selección, y otros de tipo aleatorio como la mutación. La acción de cualquiera de estas fuerzas se traduce en la modificación de las frecuencias génicas y consiguientemente en la especiación.

La idea original de Fisher,(1922): "*Suponiendo que la distribución de probabilidad de un gen mutante que se presente en  $k$  organismos, siga la distribución de Poisson, con media  $1+e$ ,  $e>0$ , y donde  $e$  representa la ventaja selectiva, se puede calcular la extinción del mutante*".

(Aquí deberíamos explicar el concepto de "*ventaja selectiva*". Siguiendo a Haldane (nos ocuparemos de él más adelante) diremos que si en una población y respecto de un carácter se presentan ejemplares fenotípicamente diferentes, por ejemplo polillas blancas y polillas negras, de tal forma que en una generación la proporción entre ambos fenotipos sea  $r$  y en la siguiente sea  $r(1+e)$ , entonces " $e$ " es la ventaja selectiva del alelo que da lugar a ese fenotipo. Naturalmente, la ventaja selectiva de un alelo no tiene que ser igual a lo largo del tiempo o en distintas condiciones ambientales, de tal forma que lo que es ventajoso en un momento y en un lugar puede ser desfavorable en otro momento o en otro lugar).

Fisher calculó la probabilidad de extinción en la  $n$ -ésima generación de un gen mutante con media igual a 1,  $e=0$ , y con media 1,01, ventaja selectiva  $e=1\%$ . En el caso de no existir ventaja selectiva la probabilidad de extinción en la 63.<sup>a</sup> generación es igual a 0,9698, es decir casi un 97% a favor de la extinción, y con la ventaja selectiva señalada es de 0,9591, tan solo un 1% menos. En la 127.<sup>a</sup> generación la probabilidad de no haberse extinguido es de 0,0271 con ventaja selectiva y de 0,0153 sin ventaja, es decir tiene casi el doble de probabilidad de supervivencia con una ventaja selectiva de sólo un 1%.

Las implicaciones biológicas de estos resultados son extremadamente importantes y producen conclusiones significativas cuando se tratan apropiadamente situaciones empíricas.

La obra de Fisher hasta 1930 se plasmó en su libro "*Teoría Genética de la selección natural*", que es lo que se llama un "clásico" de la genética de poblaciones. Este trabajo fue concebido para demostrar que los mecanismos mendelianos podían explicar la evolución darwinista. Fue uno de los pilares del "neodarwinismo". Fisher continuó hasta su muerte, ocurrida en 1962, aportando ideas y trabajos a la estadística y la genética campos, ambos, en que sus aportaciones son importantísimas. En 1954 escribió: "*La selección natural es el pro-*



*ceso por el que las contingencias improbables "a priori" ganan, al pasar el tiempo probabilidades crecientes, hasta que lo más improbable es que no acontezcan y no su ocurrencia".*

En el modelo evolutivo de Fisher aunque se suponía que la selección actuaba sobre el fenotipo, en el que están involucrados necesariamente muchos pares de alelos heterocigóticos y sus interacciones, el tratamiento matemático se refería a casos donde sólo intervenían parejas únicas de alelos. Esta visión simplificada fue considerada reduccionista por muchos e inició una polémica con la llamada "escuela americana" cuyo principal valedor fue Sewall Wright.

El trabajo de Wright, matemático que trabajaba para el Ministerio de Agricultura de los EEUU se centró en cuestiones de deriva genética e intracruamiento con supuestos diferentes de los de Fisher ya que éste siempre trabajó en poblaciones muy grandes donde estas fuerzas no tienen ocasión de manifestarse.

Si la población es finita la frecuencia génica puede cambiar de una generación a otra. El destino final de un alelo es la fijación o la desaparición. Este hecho se debe a lo que podríamos llamar error de muestreo. Las consideraciones teóricas de estos procesos que ocurren al azar fueron elaborados en primer lugar por Wright y posteriormente han sido verificados en poblaciones reales y simuladas. Es lo que llamamos "deriva genética".

Otro campo de trabajo de Wright, como quedó indicado, fue el intracruamiento esto es cuando el apareamiento no se hace al azar sino que se realiza por autofecundación, hermano y hermana, primos, etc. en estos casos el porcentaje de heterocigotos tiende a disminuir (al contrario que en el cruzamiento al azar). Wright define un coeficiente (F) que expresa la cantidad de heterocigotos que se pierde. El valor de F en un individuo depende del grado de parentesco genético de sus predecesores.

La obra de Sewall Wright rebasa ampliamente lo anteriormente expuesto y adquiere un interés especial al hacer de "mediador" entre "gradualistas" y "saltacionistas" de nuevo en boga gracias a las aportaciones de Eldregge, Gould y otros.

El tercer matemático importante en la teoría sintética es J. B. S. Haldane quien a partir de 1932, cuando publicó su obra "*Las causas de la evolución*", ha influido en la teoría de la evolución desde perspectivas científicas, filosóficas e incluso ideológicas.

Haldane demuestra matemáticamente que las mutaciones no pueden ser causa suficiente para producir grandes cambios en una especie. De hecho para que un nuevo tipo proveniente de una mutación se desarrolle hasta un grado conveniente debe tener un coeficiente de eficacia en el que su desventaja selectiva sea del orden de la probabilidad de mutación, es decir, del orden de una millonésima.



Una aplicación interesante que ha realizado Haldane (circa 1957) es el "costo" que paga una población por realizar la substitución de un solo alelo. Según estos cálculos el número de fallecimientos o su equivalente en disminución de la fertilidad, causados por un cambio en la selección es independiente de la intensidad que ésta tenga y sólo depende de la frecuencia inicial del alelo desfavorecido. Sin embargo, el número de generaciones entre las que deben repartirse las muertes para que ocurra el cambio está determinado directamente por la intensidad de la selección. La relación entre intensidad de la selección y el número de generaciones en que ocurren las muertes en un locus medio ( $q=0.005$ ) es aproximadamente de  $I=30/n$ . Con un valor de  $I=0.1$  (cifra que muchos expertos consideran razonable),  $n$  sería igual a 300. Es decir, harían falta 300 generaciones y 30 veces más muertos que el número de individuos que tenga una generación para producir una sustitución génica.

Las cifras basadas en los cálculos de Haldane se ajustan bastante bien a los valores observados en los registros fósiles de producción de nuevas especies. Así suponiendo que hacen falta unas 100 substituciones para producir una nueva especie se necesitarían 300.000 generaciones, lo cual parece encajar con los testimonios de la paleontología. Sin embargo, en casos como el del hombre hay que suponer una evolución mucho más rápida para explicar los cambios excesivamente complejos producidos.

En su artículo "*La matemática de la selección natural*" podemos encontrar otros ejemplos donde con sencillez utiliza la matemática para desentrañar situaciones complicadas, como la situación de caracteres socialmente válidos pero individualmente desventajosos que él llama "*altruistas*". Sigamos su razonamiento: Supongamos un carácter recesivo tal que la población pueda ser AA, Aa o aa, y que estos últimos, aa, disminuyen su progenie hasta  $1-k$  veces la de los dominantes. Al mismo tiempo la presencia de  $x$  individuos recesivos incrementa la progenie de todos los miembros de esa población a  $1+xK$  veces las de otra población similar que no tuviese recesivos ( $x=0$ ). Supondremos, además, que  $K>k$ , es decir una población compuesta únicamente de aa progresaría. Haldane demuestra que el número de genes recesivos crecerá si son muy comunes (los poseen la mayoría de los miembros de la población) ya que la conducta altruista sólo es biológicamente efectiva si la comparte la mayoría pues de otra forma desaparecería. En todo caso dependerá de la razón  $K/k$ . Cuanto mayor sea esa razón más pequeña puede ser en la población la proporción de altruistas y si, comparada con el número de efectivos de la población,  $N$ , resulta que  $K/k$  es mayor que la raíz cuadrada de  $N$  entonces un sólo individuo recesivo puede progresar. Eso hace factible que si, por mutación o por otra causa, aparece un gen altruista en una población pequeña pueda extenderse, pero en una población grande es segura su desaparición. Haldane concluye que "*si existe en la huma-*



*nidad algunos genes comunes que producen una conducta biológicamente desventajosa para el individuo, pero aún así ventajosa para la sociedad, debieron desarrollarse cuando el hombre estaba dividido en pequeños grupos endógenos". Concluye "es difícil suponer que sean comunes en el hombre muchos genes de altruismo".*

Desde el punto de vista de la genética estas aportaciones establecieron un modelo de variabilidad a partir de mutaciones con tres fuerzas fundamentales actuando, dos de ellas deterministas: migración y selección, entendida esta última como la interacción entre un individuo y el medio ambiente, y la restante estocástica: deriva genética.

#### **4.- NUEVAS TÉCNICAS**

El último período sería el afloramiento, a partir de los años 50, de teorías y métodos matemáticos que permitirán una aproximación mucho más enriquecedora a toda la teoría de la evolución. Es la época de la aplicación de los procesos estocásticos y del estudio por medio de la simulación de muchas cuestiones que no habían encontrado solución analítica.

Estimulados por los problemas biológicos Yule (1924), Feller (1939) y Kendall (1948) han creado modelos estocásticos para el estudio de las poblaciones. Substituyendo las bases biológicas por postulados matemáticos se ha generado una metodología propia para el estudio de estos problemas.

La representación matemática ocupa un lugar entre teoría y experimentación y debe tener poder descriptivo, exploratorio y predictivo.

Para Feller (1968) los modelos matemáticos abstractos son como herramientas y diferentes modelos pueden describir la misma situación.

Podemos considerar al menos cuatro formas de tratar un problema:

1) De forma absolutamente determinista. Igualaríamos así los procesos biológicos con los astronómicos, por ejemplo.

2) Considerando que la evolución de un proceso está regida por una ley determinista pero complicada por perturbaciones aleatorias.

3) Las condiciones iniciales tienen condicionamientos aleatorios. Es decir, la evolución del proceso está completamente definida a partir de unas condiciones iniciales, pero puede repetirse bajo condiciones modificadas aleatoriamente.

4) De forma absolutamente aleatoria. La evolución del proceso es puramente estocástica.

Se usa el término de "modelo conjunto" para designar a procesos en los que están asociados caracteres deterministas y aleatorios.

El uso de modelos estocásticos en Biología se fundamenta en el hecho de que muchas poblaciones de plantas y animales no son suficientemente grandes



como para que puedan ser tratadas como infinitas y que el medio ambiente no es constante y está sometido a fluctuaciones aleatorias. Por eso, el hacer intervenir al azar es una forma realista de enfocar el estudio. Esto es de hecho un modelo estocástico.

Wright (1964) dijo: *"La idea de la evolución como la interacción entre un proceso determinista y uno estocástico es en esencia la teoría de Darwin"*.

Admitido, pues, que la forma más real posible de tratar una cuestión biológica es mediante un proceso estocástico, nos encontramos con dos problemas. Uno es elegir los fundamentos biológicos sobre los que construir el modelo. El otro es tratar matemáticamente las ecuaciones que se deduzcan del modelo elegido.

Las reglas generales que deben ser observadas para la construcción de un modelo de evolución son, de acuerdo con Lewontin (1963, en español 1979), como siguen:

- I) Relaciones entre genotipo y fenotipo.
- II) Fluctuaciones del entorno.
- III) Reglas de apareamiento.
- IV) Mecanismos de transmisión de genes.
- V) Mutación (Intervención de la ...).

Así, los modelos clásicos tienen, de acuerdo con Dobzansky (1969), las siguientes suposiciones:

- 1.º La población es mendeliana.
- 2.º El tamaño de la población es infinito, o suficientemente grande para ser tratada como si lo fuera.
- 3.º El medio ambiente es constante.
- 4.º Cada variable "gene-loci" está representada por dos o más alelos.
- 5.º Casi todos los "gene-loci" son ocupados por alelos idénticos en todos los individuos. Las excepciones son una minoría.
- 6.º Los genes producen sus efectos independientemente unos de otros. Las variaciones pueden ser aditivas o multiplicativas.

Los modelos actuales cambian estas suposiciones complicando el modelo matemático.

Habría que decir que no son sólo problemas de genética de poblaciones los tratados por estos métodos. Los fenómenos biológicos clásicos de la "competencia" y "la lucha por la vida", por ejemplo, que fueron desarrollados por Volterra, D'Ancona y Kostitzin, entre otros, admiten un tratamiento similar.

Así en 1960, Gallego Díaz, un matemático español que generalizó las ecuaciones de Volterra, escribe en una publicación de El Museo Canario de Las Palmas *"El horizonte, preñado de promesas, que nos ofrece hoy la Biología Matemática es sólo comparable al que pudieron gozar nuestros padres ante el*



*maravilloso espectáculo de la Física Atómica. Apenas si existe algún capítulo de la Biología en donde no figuren números, series, medidas, derivadas, elasticidades, integrales, ecuaciones diferenciales o integrodiferenciales. En el estudio moderno de los seres vivos se aplican los más diversos procedimientos y técnicas, casi todos ellos producidos más allá de los lindes de la Biología pura. Así, y para sólo citar casos triviales, el médico juzga de la intensidad de una infección midiendo la velocidad de sedimentación y contando el número de leucocitos; el botánico define variedades y especies por las dimensiones de ciertas células y órganos; el fisiólogo estima las fluctuaciones ácido-básicas de la tetaenia midiendo las variaciones paralelas de la cronaxia; el farmacólogo decide del valor de una terapéutica aplicando los métodos más modernos de la estadística matemática; el ingeniero agrónomo combate ciertas plagas de los frutales aplicando la teoría matemática de la lucha por la vida. Ya no es posible —y mucho menos lo será en el futuro— realizar cualquier avance por los campos que exploran las ciencias biológicas sin hallarse pertrechados de los más sutiles y complejos instrumentos matemáticos".*

Posteriormente se ha ampliado el campo de aplicaciones de estas técnicas, y problemas como el cambio genético, la propagación de epidemias o cambios de poblaciones por migraciones son tratados con ecuaciones matemáticas similares.

De hecho, en todos los casos citados se puede plantear un conjunto de ecuaciones diferenciales estocásticas que interpreten las condiciones impuestas al modelo. Lo que sí resulta difícil, y en ocasiones imposible, es resolverlas al menos de forma general, por lo que se recurre, con métodos extraordinariamente complicados a veces, a buscar soluciones particulares que sirvan para inducir soluciones más amplias.

Una segunda vía es no tratar de encontrar una solución analítica sino el buscar soluciones numéricas mediante el llamado "Método de Montecarlo", que consiste en realizar un muestreo artificial y una simulación del proceso utilizando el ordenador como herramienta. Estos métodos de simulación se han mostrado eficientísimos para conseguir aproximaciones válidas de casos complicados en los que hubiera sido imposible encontrar respuesta de otra manera.

Quisiera, para terminar, resaltar dos ideas que están implícitas en lo que hasta aquí he expuesto pero que quizá se han difuminado excesivamente.

Una es la importancia que en la teoría de la evolución, y más concretamente en la genética de poblaciones, han tenido la intervención de las matemáticas.

Darwin creía en la acumulación de pequeñas variaciones como causa de la especiación, contra la creencia de Huxley o Galton quienes se inclinaban por la existencia de grandes variaciones. Esa idea de Darwin, a la que se le han busca-



do explicaciones de todo tipo, se podía haber revelado falsa con razonamientos matemáticos relativamente simples pero hicieron falta setenta años para que Wright, Fisher y Haldane lo demostraran y salvaran la interpretación darwinista de la evolución válida en su conjunto. Su contribución ha sido una de las más notables en el ámbito de las aplicaciones de la matemática a la biología y dieron origen, además, a explorar nuevas áreas de la matemática que dieran solución a los problemas planteados.

Por otra parte, debe quedar claro que estos modelos no han pretendido descubrir la realidad sino analizar los fenómenos en términos muy simples con el objeto de deslindar lo posible de lo imposible. Estos modelos proporcionaron el marco teórico necesario para que años más tarde se integraran los conocimientos dispersos procedentes de las diferentes áreas de la Biología en torno a un principio unificador evolutivo.

### **BIBLIOGRAFÍA**

Aleksandrov, A. D y otros.: "La matemática: su contenido, métodos y significado". Alianza Editorial. Madrid, 1973.

Bartlett & Hiorns, editores: "The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations". Academic Press. London, 1973.

Campbell, Bernard: "Ecología humana". Biblioteca Científica Salvat. Barcelona, 1985.

Crombie, A. C.: "Historia de las ciencias: De San Agustín a Galileo". Alianza Universidad. Madrid, 1976

Dampier, W. C. : "Historia de la Ciencia". Aguilar. Madrid, 1950.

Darwin, Charles : "El origen de las especies". Sarpe. Madrid, 1984.

Dreux, Philippe : "Introducción a la ecología". Alianza Editorial. Madrid, 1975.

Edey, M.A. y Johanson, D. C.: "La cuestión esencial". Planeta. Barcelona, 1990.

Gallego Díaz, J.: "La Biología Matemática, ciencia del futuro". El Museo Canario. Las Palmas de Gran Canaria, 1960.

Galton, Francis : "Herencia y eugenesia". Alianza Universidad. Madrid, 1988.

Lewontin, R. C.: "La base genética de la evolución". Omega. Barcelona, 1979.

Lewontin, R. C.: "La diversidad humana". Editorial Labor. Barcelona, 1984.

López-Fanjul de Argüelles, Carlos: "Neodarwinismo". Revista de





Occidente. Extraordinario IV. Números 18-19.

Malthus, Thomas R. : "Ensayo sobre el principio de la población". Ediciones Akal. Madrid, 1990.

Open University: "Historia y relaciones sociales de la Genética". Editorial Fontalba. Barcelona, 1983.

Plomin, R., De Fries, J. C., McClearn, G. E.: "Genética de la conducta". Alianza Editorial Textos. Madrid, 1984.

### LIBROS Y ARTÍCULOS CLÁSICOS

- |                    |   |
|--------------------|---|
| Hardy, G.,         | 1908: "Proporciones mendelianas en una población mixta".                      |
| Fisher, R. A.,     | 1918: "La correlación entre suposiciones relativas a la herencia mendeliana". |
|                    | 1930: "Teoría genética de la selección natural".                              |
| Lokta, A. J.,      | 1925: "Elementos de física biológica".  |
| Volterra, V.,      | 1931: "Lecciones sobre la teoría matemática de la lucha por la vida".         |
| Wright, S.,        | 1931: "Evolución en una población mendeliana".                                |
| Haldane, J. B. S., | 1932: "Las causas de la evolución".   |
|                    | 1961: "Selección natural en el hombre".                                       |
| Dobzhansky, T.,    | 1951: "Genética y el origen de las especies".                                 |
| D'Ancona, U.,      | 1954: "La lucha por la existencia".   |