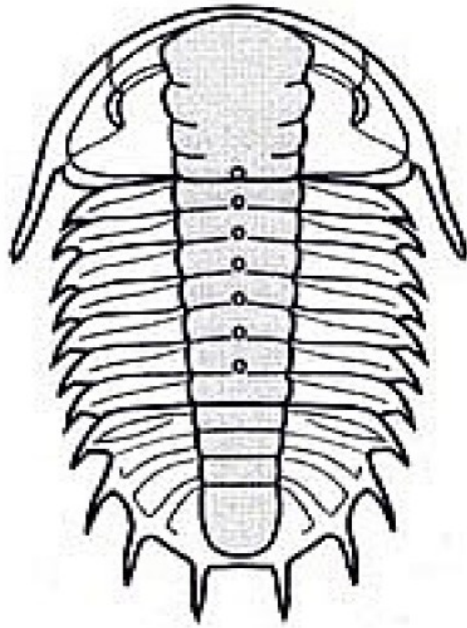


# EVOLUCIÓN Y BIOLOGÍA EVOLUTIVA



**Conceptos, teorías y nuevas corrientes**

# 1. EVOLUCIÓN: CONCEPTOS Y PRUEBAS

La evolución se define como el fenómeno del **cambio de las especies en el tiempo a través de procesos naturales**. La biología evolutiva es la ciencia de estudio de la evolución mediante datos y teorías, siendo un elemento integrador dentro de la biología y dándole un contexto teórico y temporal. La evolución apoyada por muy abundantes evidencias científicas, como por ejemplo: pruebas paleontológicas, anatómicas, embriológicas, moleculares y citológicas.

**Pruebas paleontológicas:** En los fósiles queda registrada la historia de la vida, mostrando que las especies actuales son diferentes de las existentes en eras pasadas, con explosiones de diversidad y extinciones, pero siguiendo un orden lógico, y no aleatorio como sería de esperar en ausencia de evolución.

Por ejemplo, los primeros peces aparecen antes que los anfibios, y éstos antes que los reptiles y que mamíferos. Dado que algunas características clave son retenidas en cada grupo respecto del anterior (esqueleto, patas, pulmones), el registro fósil evidencia la evolución de las formas de vida.

**Pruebas anatómicas:** Al comparar la anatomía de los seres vivos podemos observar como ciertas estructuras parecen haber derivado desde un patrón común hasta su forma diferenciada. Esto es evidente, por ejemplo, en la organización del esqueleto de las patas de algunos animales, que mantienen el mismo número de huesos y su posición, aunque la forma general de la pata y su función sean diferentes.

Aunque estos conceptos pueden confrontarse dependiendo del nivel de análisis, en general suele distinguirse el origen evolutivo de las estructuras anatómicas en:

-Estructuras homólogas son aquellas que tienen un origen común, aunque puedan cumplir funciones distintas por procesos de divergencia (por ejemplo las aletas de los delfines y las manos humanas).

-Estructuras análogas son aquellas que, aún teniendo una forma similar, tienen un origen distinto.

Los parecidos entre análogos se deben a fenómenos de convergencia, debido a que cumplen la misma función y han tenido historias evolutivas paralelas (por ejemplo las alas de los insectos y las de las aves).

**Pruebas embriológicas:** Durante el desarrollo embrionario se producen toda una serie de pasos complejos que conducen a la formación del nuevo individuo. Las etapas del desarrollo son más parecidas entre las especies relacionadas evolutivamente, no solo compartiendo muchos estados comunes, sino que en ocasiones se conservan temporalmente estructuras vestigiales (como son las hendiduras branquiales en el desarrollo humano). Además,

recientemente se ha retomado con fuerza la llamada biología evolutiva del desarrollo, o **EvoDevo**, que permite inferir, a partir de los procesos que se dan en los embriones, algunas claves sobre la aparición de estructuras como las patas de vertebrados terrestres, las plumas de las aves, el caparazón de las tortugas, etc.

**Pruebas moleculares:** Con la aparición de los análisis moleculares, se ha podido comprobar que tanto las proteínas como los ácidos nucleicos (ADN y ARN) pueden contarnos mucho acerca de la evolución de los organismos. Las diferencias y similitudes entre estas secuencias bioquímicas de especies diferentes permiten elaborar relaciones evolutivas o filogenias, e incluso conocer los procesos por los que cambia la información genética de los organismos.

**Pruebas citológicas:** Mediante pruebas genéticas y comparación estructural se ha comprobado parte fundamental del origen evolutivo de las células eucariotas. Mitocondrias y cloroplastos son orgánulos relacionados directamente con bacterias de vida libre, y su origen dentro de nuestras células se debe un proceso conocido como endosimbiosis. Se conocen otros muchos casos (más recientes) de este fenómeno que evidencia una evolución funcional y morfológica a través de la integración de las células de otras especies.

## 2. TEORÍAS EVOLUTIVAS CLÁSICAS

La enorme diversidad de la vida nunca pasó por alto para los seres humanos, que han tratado de explicarla de forma acorde a su marco social y cultural a lo largo de la historia, especialmente mediante teorías **creacionistas** (los seres vivos fueron creados y diseñados por una figura divina, de acuerdo con una escala o un plan) y **panteistas** (todos los seres son una expresión divina y están interrelacionados). Si bien se pueden encontrar algunos esbozos de carácter evolucionista en las culturas clásicas griega (con Anaximandro, Anaxímenes o Empédocles) y china (Zhuang Zi), las tesis evolucionistas modernas no aparecerían hasta el siglo XVIII, con la ilustración francesa de fondo y el reconocimiento de los fósiles como seres vivos del pasado.

Es en ese momento cuando en Europa comienzan a aparecer teorías de carácter más científico, que buscan explicar y comprender la diversidad de la vida, así como la razón de las diferencias existentes entre los seres vivos actuales y los fósiles de seres vivos extintos. De este modo, surgirá la confrontación directa entre dos ideas generales: el fijismo y el evolucionismo.

El **fijismo**, aunque era comúnmente aceptado desde la época de Aristóteles, fue especialmente defendido y renovado por **Georges Cuvier**, quien defendía basándose en su interpretación del registro fósil (con la ausencia de formas intermedias) y el complejo equilibrio anatómico de los animales, la **inmutabilidad y la independencia de las especies**. Cuvier,

como el resto de fijistas, negaba la evolución y se oponía fuertemente a sus partidarios. Así, para las ideas fijistas, las especies no evolucionan, sino que son estancas, algunas se extinguen por catástrofes naturales, mientras que otras sobreviven y colonizan los territorios vacíos. La idea de creaciones sucesivas fue defendida por muchos fijistas como explicación a la aparición de nuevas formas y como argumento alternativo a la evolución de las especies.

El **evolucionismo** temprano, o **transformismo**, por lo contrario defendía el **cambio natural de las especies en el tiempo**, por el cual los fósiles eran formas ancestrales de organismos actuales que se habían modificado en una cadena ininterrumpida de generaciones. Fue planteado por figuras como **Geoffroy Saint-Hilaire**, **Buffon** o **Gérard**, mediante la proposición de teorías, usando no sólo argumentos lógicos, sino también aportando pruebas paleontológicas y anatómicas, e incluso mediante la experimentación con embriones. En este periodo se sentaron las bases de la mayoría de las cuestiones y dicotomías evolutivas que aún persisten en la actualidad: gradualismo frente a saltacionismo, internalismo frente a externalismo, direccionalidad frente a estocasticidad, etc. Quizás, de todos estos pioneros evolucionistas, el más destacado por la consistencia, el alcance y la influencia de su obra sobre el resto, fue Jean Baptiste de Monet, Caballero de Lamarck.

## 2.1 Lamarckismo o Transformismo

**Lamarck** (1744 - 1829) fue un destacado naturalista francés de gran repercusión en la biología moderna: modernizó la clasificación taxonómica, describió nuevas especies, acuñó el término biología y formalizó la primera teoría evolutiva completa y coherente. Tras servir de voluntario en el ejército, Lamarck comenzó a estudiar las principales ciencias naturales de la época, destacando especialmente en la morfología y taxonomía de invertebrados y plantas, siendo influido profundamente por los grandes pensadores de la ilustración y la revolución francesa como Rosseau o Diderot.

Desarrolló su teoría sobre el cambio orgánico, a la que se conocería posteriormente como transformismo o **lamarckismo**, a través de sus libros y discursos, siendo el más específico sobre el tema su **"Filosofía zoológica"**, publicada en 1809.

El lamarckismo establece que las especies están sujetas al cambio en el tiempo de manera uniforme y gradual, a través de dos fuerzas o mecanismos contrapuestos:

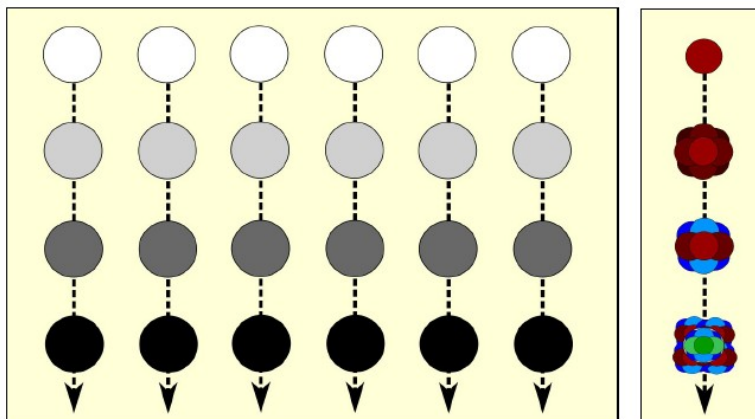
- **Tendencia hacia el progreso**: en la diversidad de los seres vivos puede observarse una gradación desde las formas más sencillas (como los organismos unicelulares) a más complejas (como aves y mamíferos).

Para Lamarck, los organismos tienden a evolucionar hacia organizaciones más complejas de manera natural, en un patrón de progresión vertical que establece los grandes grupos taxonómicos.

- **Adaptación al ambiente:** los organismos responden de manera diferente según las condiciones del medio, adaptándose mediante cambios fisiológicos y de comportamiento a lo largo de su vida. Estos cambios incluyen, por ejemplo, el mayor o menor uso de ciertas partes del cuerpo, que, tras varias generaciones sometidas a los mismos estímulos del ambiente, conllevaría la desaparición progresiva o la expansión de dichas partes. Los cambios adaptativos en las especies son por lo tanto dirigidos, es decir, responden a las necesidades de los organismos impuestas por el medio. Este tipo de modificaciones son funcionales y alteran la secuencia de complejidad creciente, produciendo una especie de ramificación lateral en la misma que es responsable de la gran diversidad dentro de los grupos taxonómicos.

Para Lamarck, los cambios desarrollados durante la vida de un organismo pueden pasar a la descendencia, en lo que se conoce como **herencia de caracteres adquiridos**, siendo éste aspecto el más conocido de su teoría. Aunque durante el siglo XIX esta idea sobre la herencia era comúnmente aceptada (la genialidad de Lamarck consistiría en dar un cuerpo teórico, una filosofía, unificada), la herencia de caracteres adquiridos sería completamente descartada por el neodarwinismo y la síntesis moderna.

En resumen, el transformismo de Lamarck es una teoría evolutiva **gradual**, donde los cambios son de una **doble naturaleza interna** (respondiendo fisiológicamente al ambiente y como tendencia a la complejidad) y, una vez adquiridos, se transmiten a la descendencia. De ésta forma **los individuos de una especie evolucionan paralelamente y de manera conjunta, sin supervivencia diferencial.**



**Figura 1:** Esquema conceptual del transformismo de Lamarck, vía herencia de caracteres adquiridos. Izquierda: Adaptación gradual en respuesta al ambiente. Derecha: Tendencia natural al progreso. Ambas fuerzas en unión son las que provocan la evolución de los organismos en el tiempo.

Aunque el transformismo de Lamarck se vio ensombrecido por diversas circunstancias, en especial por la fuerte oposición del brillante pero ambicioso Cuvier, algunos científicos como Bronn, Chambers, Grant o Geoffroy Saint-Hilaire, siguieron su escuela transformista. Antes de

la aparición de Darwin, la evolución ya era un tema de debate en las academias de Ciencias europeas, e incluso algunos trabajos recibieron premios científicos prestigiosos. No obstante, será con la publicación de “El origen de las especies” de Darwin cuando el tema se vuelve realmente popular y alcanza al público no especializado.

## 2.2 Darwinismo y selección natural

**Charles Robert Darwin** (1809-1882) fue el autor de la **teoría de la evolución mediante la selección natural**, conocida formalmente como **darwinismo**. Nacido en Inglaterra, Darwin comenzó sus estudios en medicina, abandonándolos finalmente para estudiar teología. Tras graduarse, en 1831, se enroló en el barco de reconocimiento SM Beagle, que realizaría un viaje de cinco años alrededor del mundo, incluyendo las Islas Galápagos. Años más tarde, Darwin reconocería que este viaje, y en particular la escala en Galápagos, ejerció una fuerte influencia para su conversión al evolucionismo. Pero lo cierto es que no sería hasta 1844, cerca de diez años más tarde, cuando Darwin comenzó a pensar en cómo las especies podían cambiar con el tiempo, tras ser influido por las lecturas de algunos naturalistas como Lyell y Lamarck y, en especial, por las ideas de socioeconómicas de Thomas Malthus y Adam Smith.

En 1859, después de varios años de estudio, publica su exitoso “**El origen de las especies**”, libro en el que argumenta su teoría sobre la adaptación de los seres vivos por medio de lo que él denominó “**selección natural**”. De forma paralela, el naturalista **Alfred Russel Wallace** llegó a las mismas conclusiones que Darwin, manteniendo correspondencia con éste y publicando algunos artículos sobre el tema. No es sorprendente que ambos autores ingleses señalaron la misma fuente de inspiración, el “Ensayo sobre el principio de la población” de Malthus, cuyas ideas serían básicamente transferidas a la naturaleza.

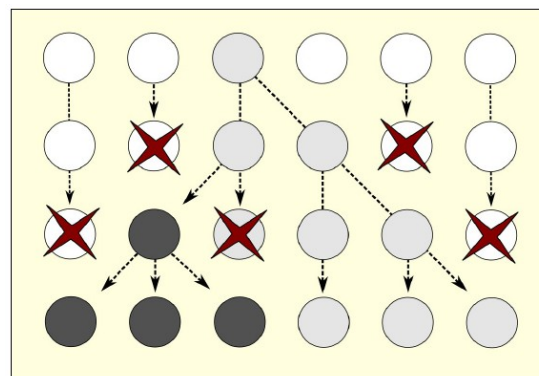
El darwinismo defiende que el cambio en los organismos es producido únicamente por la adaptación gradual al medio como consecuencia de la mayor supervivencia de los individuos más competentes. En general, podemos definir el darwinismo en torno a tres pilares:

- **Variación:** independientemente de cual sea su origen, existe una enorme variabilidad innata dentro de las poblaciones naturales. En principio, esta variación debe ser no dirigida (los cambios no ocurren siguiendo una tendencia o como una repuesta generalizada), continua (no abrupta ni acotada), individual (no compartida por organismos no emparentados) y heredable de manera estable. No obstante, Darwin (que no sus seguidores) con el tiempo fue dándole cada vez más peso a la "herencia de caracteres adquiridos" (en respuesta al uso y el desuso, las necesidades del organismo y la acción directa del medio) como contrarréplica a sus críticos
- **Selección:** aplicando las teorías socioeconómicas de Adam Smith y Thomas Malthus a la naturaleza, Darwin establece que la competencia y "la lucha por la existencia" son los

principales actores en la evolución. Considera que la capacidad de reproducción de las especies supera con creces los recursos existentes, y que, en consecuencia, se dará un estado de competencia continua entre los individuos de una misma especie. Aquellos individuos que (por sus características) están mejor ajustados a las circunstancias del momento son los que tienen ventaja competitiva sobre el resto, y finalmente son los que sobreviven y se reproducen con más frecuencia. Esta competencia continua y adaptativa es lo que Darwin denomina selección natural y Herbert Spencer define como "**la supervivencia del más adecuado**".

- **Adaptación:** la población, no el individuo, es la que se adapta y evoluciona. Los cambios en el entorno y las competencia continua actúan como un colador o un tamiz por el que solo pasan los individuos mejor adaptados. Al reproducirse, estos individuos pasan sus características a sus descendientes, los cuales se vuelven con el tiempo cada vez más numerosos, hasta que dichas características acaban por ser las mayoritarias en la población. Por lo tanto, la adaptación es un proceso poblacional. El cribado lento y continuo sobre la variedad dentro de las poblaciones (la selección natural) es el responsable de la evolución de las especies, las cuales son solo instantáneas en un proceso de cambio gradual y permanente.

En esencia, el darwinismo propone una **adaptación poblacional de naturaleza externa (supervivencia diferencial)** como el mecanismo capaz de generar toda la biodiversidad, como una sucesión de adaptaciones fijadas por selección natural, de manera **gradual y no direccional** (solo influyen las condiciones ambientales, sin existir tendencias o restricciones internas).



**Figura 2:** Esquema conceptual del darwinismo. Aquellos individuos que tienen características más adecuadas para el medio, sobreviven y se reproducen más, gracias a la selección natural. Al final las formas se reemplazan poblacionalmente y la evolución se produce sólo por adaptación continua.

### 3. TEORÍAS EVOLUTIVAS MODERNAS



Tras la publicación de “El origen de las especies” de Darwin, el concepto de evolución se hizo muy popular, y salvo por la dura oposición de los más conservadores como Lord Kelvin, la evolución fue rápidamente reconocida por los científicos de la época. Por el contrario, su teoría sobre la selección natural, como principal mecanismo evolutivo, fue cuestionada desde el principio. Quizá el más agudo de sus críticos fuese el zoólogo Saint George Mivart, quien aseguraba que la selección natural era incapaz de explicar aspectos como el origen de las variaciones, el patrón discontinuo del registro fósil, la estabilidad de las especies vivas o las analogías extremas entre animales no emparentados. Con la falta de consenso sobre los mecanismos de la evolución, el debate estaba servido.

En consecuencia, a finales del siglo XIX y hasta la Segunda Guerra Mundial, aparecieron varias corrientes modernas de pensamiento evolucionista que pretendían explicar como la actual evolución: neolamarckismo, neodarwinismo, ortogenetismo y mutacionismo. Estas divisiones no eran absolutas, más bien se solían combinar en mayor o menor medida dependiendo del autor, y en este periodo se desarrolló una enorme diversidad teórica que persistiría hasta la imposición de la síntesis moderna.

**Neodarwinismo:** fue desarrollado originalmente por August Weismann, y consiste en un darwinismo endurecido, en el cual rechaza algunas propuestas de darwinismo original: la herencia de caracteres adquiridos, la influencia directa del medio y las correlaciones entre órganos. Además niega las tendencias de cualquier tipo. Weismann establece el concepto de barrera somato-germinal, por la cual las células del cuerpo y las células reproductivas son líneas diferentes que no se mezclan entre sí, y, en consecuencia, los cambios que se producen en las células no reproductivas (incluyendo adaptaciones fisiológicas y los efectos del uso y el desuso) no se transmiten a la descendencia. Las variaciones se producen de forma azarosa en la línea germinal (las células sexuales) con independencia del ambiente y la selección natural es la única fuerza capaz de sesgar la variación y dirigir la evolución por adaptación al medio.

**Neolamarckismo:** tras la difusión del concepto de la evolución por parte de Darwin, muchos científicos que discrepaban sobre el mecanismo de la selección natural volvieron la vista hacia Lamarck y Geoffroy Saint-Hilaire. Con el neolamarckismo se pone especial énfasis en la adaptación por el uso y el desuso de las partes, la aclimatación y el aprendizaje, admitiendo que todo ello, una vez adquirido, podía transmitirse a la siguiente generación con mayor o menor medida. La variación, independientemente de que pueda estar sometida a cierto nivel de selección, no es ni azarosa ni individual, sino que se debe a la interacción directa (respuesta de los organismos) o indirecta (influencia del medio en el desarrollo) de los organismos con el medio.

**Ortogenetismo:** para los defensores de esta corriente, la evolución se debe a un desarrollo lineal y en cierto modo programado de las especies (ortogénesis). Al igual que los individuos pasan por un ciclo vital que define al organismo y cómo cambia en el tiempo (concepción,



desarrollo, nacimiento, infancia, adolescencia, madurez, senescencia y muerte), las especies podrían estar sujetas a tendencias internas similares a lo largo de las generaciones. De esta forma, las especies tendrían una especie de estados juveniles, intermedios y de senescencia. Dependiendo del estado de madurez en el que se encuentren, las especies experimentan cambios evolutivos dirigidos (como la reducción o el aumento progresivo de ciertos caracteres). Estos cambios o tendencias a largo plazo son independientes del ambiente, que ni actuaría como agente selectivo (como afirmaban los neodarwinistas) ni como medio instructivo (como proponían los neolamarckistas).

**Mutacionismo:** a diferencia de las corrientes anteriores, que normalmente defendían el cambio lento y gradual de las especies, algunos científicos proponían que la evolución debía suceder mediante cambios bruscos. Aunque la idea de una evolución por saltos (saltacionismo) apareció repetidas veces a lo largo del siglo XIX, el redescubrimiento de las leyes de Mendel y la fundación de la genética sirvió de base para el desarrollo de una teoría evolutiva basada en los nuevos mecanismos de la herencia y en la naturaleza de las mutaciones. El mutacionismo consideraba que las especies evolucionan mediante cambios bruscos que se dan en unos cuantos individuos dentro de una población. A diferencia del lo planteado por el lamarckismo, estos cambios no son necesariamente adaptativos, pero si los organismos mutantes pueden sobrevivir y reproducirse entre ellos, habrá nacido una nueva especie. De esta forma, la herencia de caracteres adquiridos era negada por las leyes de Mendel, que parecían sugerir una independencia del ambiente, al tiempo que la selección natural quedaba relegada a un papel muy marginal como filtro de las mutaciones inviables.

### 3.1 La síntesis moderna

A partir de 1920, se desarrolló una nueva variante cuantitativa de la genética, basada en modelos matemáticos que pretendían explicar como los genes, los determinantes que Mendel había asociado a los caracteres, podían distribuirse por las poblaciones y producir la evolución de las mismas: la **genética de poblaciones**. Los biometristas **Ronald Fisher**, **Sewall Wright** y **J.B.S. Haldane** publicaron una serie de trabajos matemáticos que unificaban la genética mendeliana de principios de siglo con el neodarwinismo de Weismann. Durante los años siguientes, algunos autores como Mayr (zoólogo), Dobzhansky (genetista), o Simpson (paleontólogo), respaldaron la postura de Fisher, Wright y Haldane, la cual fue ganando popularidad y, sobretodo, poder de representación dentro de las instituciones científicas. En el año 1942, **Julian Huxley** daría nombre oficial a este neodarwinismo genético: la síntesis moderna.

**La síntesis moderna**, reconcilió la genética mendeliana y el neodarwinismo a través de argumentos matemáticos que sugerían que, para cualquier población en la cual surgen continuamente y al azar mutaciones con pequeño efecto, la selección natural es mecanismo

suficiente para producir cambios evolutivos a largo plazo dentro de la población. La genética de poblaciones ocupa el lugar central de la síntesis, y de hecho, para esta la evolución se define como los “**cambios en la distribución de las frecuencias genéticas de las poblaciones**”. La lógica de la síntesis se puede resumir en cuatro puntos que actualizan las proposiciones del neodarwinismo clásico:

- **Variación por mutación:** es la fuente primaria de la que surge la variabilidad dentro de las poblaciones. Una mutación es un cambio en el material genético de un individuo que, de acuerdo con la genética clásica, tiene un efecto estrictamente definido. Las mutaciones crean variantes nuevas de los genes, llamadas alelos, que afectan a como es finalmente el individuo y sus capacidades para sobrevivir y reproducirse. Además de la mutación, la recombinación genética que se da durante en la meiosis puede influir de forma secundaria en la variabilidad de la población.

- **Azar e individualidad:** tal como proponía Weismann, para que las mutaciones puedan heredarse de forma estable y ser sometidas a la selección natural, estas deben ocurrir en la línea germinal. Los efectos del ambiente y los procesos de adaptación fisiológica, del uso y el desuso o del aprendizaje, no afectan a los genes ni por tanto son heredables. Al negar la influencia del ambiente y la herencia de caracteres adquiridos, las mutaciones ocurren al azar, es decir sin dirección y ni preferencias. En consecuencia la variación se produce de forma individual, y la frecuencia con la que un gen (o un carácter) aparece en la población solo está regulada por fenómenos de supervivencia y reproducción.

- **Selección natural y reproducción diferencial:** Al expresarse, las mutaciones azarosas pueden empeorar, mejorar o no influir de modo alguno sobre la capacidad de sobrevivir y reproducirse del individuo. Al estar sometidos a una competencia continua por los recursos, aquellos individuos que porten mutaciones beneficiosas (es decir, que mejoren su capacidad para competir) sobreviven y se reproducen con mayor frecuencia. Al estar codificados en los genes, las variaciones producidas por mutación se transmiten a la descendencia. Con el paso del tiempo, los individuos que portan las mutaciones mejor adaptadas al medio acaban por suplantarse a toda la población.

- **Deriva genética:** de forma muy secundaria, otros fenómenos a parte de la selección natural pueden modificar las frecuencias de las variantes genéticas dentro de la población. Los sesgos no dirigidos de variabilidad, como muerte aleatoria o la colonización de nuevos espacios aislados (como son las islas), pueden tener efectos importantes en algunos casos.

-

En la actualidad, el neodarwinismo es todavía la corriente evolutiva más aceptada (tanto entre científicos como en la cultura popular), hasta el punto de ser, erróneamente, superpuesta al

concepto de evolución. Sin embargo, dados los conocimientos científicos actuales (que veremos más adelante) y otros aspectos, no todos los especialistas están de acuerdo en cuanto al alcance explicativo de la síntesis.

## 4. ESPECIACIÓN Y EL ORIGEN DE LAS ESPECIES

Llamamos especiación a la aparición de una nueva especie a partir de otra preexistente. Si bien el concepto de especie no es tan uniforme como sería de esperar, en general se puede definir como el conjunto de individuos, de una o varias poblaciones, con características distintivas comunes que son capaces de cruzarse entre sí dejando descendencia fértil

Dentro de la síntesis neodarwinista, se asume que los cambios en las poblaciones son graduales, producidos por mutaciones aleatorias y seleccionados en consecuencia al ambiente. Cuando dos poblaciones de la misma especie quedan aisladas o separadas entre sí, comienzan a acumularse diferencias genéticas entre ellas, lo que finalmente daría lugar (con el paso del tiempo) a la separación en especies distintas cuando ya no son capaces de cruzarse entre ellas.

Cuando existen barreras geográficas (cañones, islas, mares, montañas, desiertos) que aíslan a las poblaciones e impiden la migración y reproducción entre estas, hasta separarse en especies distintas, hablamos de **especiación alopátrida**.

Por otra parte, cuando una especie surge dentro del seno de una población ancestral, hablamos de **especiación simpátrida**. Este tipo de especiación conlleva que las poblaciones no se aíslan físicamente y dificulta que se puede producir mediante una divergencia lenta y gradual. No obstante, aunque no sería el modo que plantea originalmente la síntesis, la especiación simpátrida puede darse de forma brusca y no gradual mediante la aparición de barreras reproductivas dentro de una población, que rápidamente la segregan en dos grupos no fértiles entre sí. Estas barreras pueden ser:

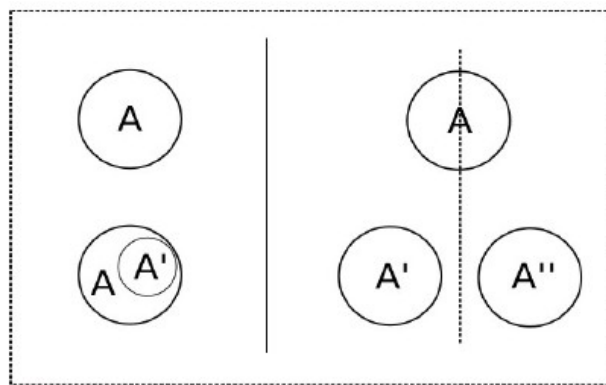
**-Genómicas:** diferencias insalvables en el número, la composición y la estructura de los cromosomas, producidas por poliploidías, hibridaciones y reordenamientos cromosómicos.

**-Citoplasmáticas:** la presencia o ausencia de endobiontes (como la bacteria Wolbachia en insectos) puede segregar en dos grupos incompatibles las poblaciones.

**-Citológicas:** la incapacidad para la fecundación se produce por falta de reconocimiento entre estructuras celulares, como los receptores químicos de los gametos.

**-Otras barreras:** el aislamiento reproductivo podría ocurrir, en ciertas circunstancias, por diferencias etológicas y anatómicas entre individuos de la misma población.

Los fenómenos de especiación no están inevitablemente unidos a la adaptación o la evolución morfológica de los organismos. Cuando dos poblaciones no son fértiles entre sí, aún siendo aparentemente iguales, hablamos de **especies gemelas** (en inglés, "sibling species"). Por otra parte, el aislamiento reproductivo no siempre es eficiente dentro de las especies (así descritas), y la hibridación parece haber jugado un papel importante en la evolución de algunos grupos como peces, primates y, sobretodo, plantas con flor. La **hibridación** conlleva la mezcla de la información genética y la aparición de nuevos caracteres, así como importantes cambios secundarios sobre la composición de los genomas, y puede ser el origen rápido de nuevas especies híbridas.



**Figura 3:** Esquema de los modelos clásicos de especiación. Izquierda: especiación simpátrica (dentro de una población ancestral). Derecha: especiación alopátrica (por barreras geográficas).

## 5. EQUILIBRIO PUNTUADO Y EL RITMO DE LA EVOLUCIÓN

Desde los primeros trabajos evolucionistas, el ritmo que sigue la evolución había sido objeto de debate.

De hecho, la velocidad y la constancia de los cambios en las especies quedaron establecidas en dos conceptos enfrentados que han marcado gran parte de las discusiones sobre la evolución de los últimos 200 años: el gradualismo y saltacionismo.

El **gradualismo** defiende que la evolución se produce mediante el cambio suave y continuo de las poblaciones en el tiempo. En consecuencia, las especies no existen como unidades bien definidas, sino que estas están continua modificación. En principio, bajo el

modelo gradualista han debido de existir infinidad de formas intermedias para cada especie que ha existido y existe en la tierra, y estos innumerables eslabones se han sucedido a un ritmo lento y constante.

El **saltacionismo** argumenta que la evolución se produce a un ritmo discontinuo y mediante la aparición de cambios bruscos en los organismos. El cambio no es constante, sino que ocurre en momentos puntuales, y por lo tanto las especies son unidades estables que se originan a través de los saltos morfológicos.

Aunque ambos modelos se han venido debatiendo desde el transformismo de Lamarck, el auge de la síntesis moderna implantó el gradualismo como única alternativa posible. Ya el propio Darwin, aunque no todos los darwinistas, negó rotundamente la posibilidad de una evolución saltacionista, alegando que las discontinuidades se debían a las imperfecciones del registro fósil. Después del redescubrimiento de las leyes de Mendel, las macromutaciones (mutaciones con gran repercusión sobre el diseño del organismo) fueron defendidas por los mutacionistas y posteriormente por Richard Goldschmidt como fuente para un modelo de cambio saltacionista basado en la genética. Con la implantación de la síntesis, estas macromutaciones quedaron teóricamente invalidadas ante la incapacidad de reproducción de cualquier organismo anómalo único con el resto de la población normal. El gradualismo y la constancia en el ritmo de la evolución ha dominado el panorama científico desde entonces.

No obstante, gracias al trabajo de Eldredge y Gould a finales de los setenta, el debate sobre el ritmo evolutivo vuelve a estar sobre la mesa. La teoría del equilibrio puntuado (1979) describe (una vez más) el registro fósil, aún en las secuencias más completas, no como una serie continua de formas graduales, como sería de esperar bajo el modelo gradualista, sino como una sucesión de periodos de estasis (en los que apenas hay cambios) puntuados por la aparición rápida y no gradual de nuevas especies.

Aunque este patrón es en principio mucho más coherente con un modelo de cambio saltacionista, algunos autores han sugerido una explicación secundaria para tratar de asimilar los datos del registro dentro de los mecanismos de cambio neodarwinistas. Las explicaciones actuales a éste fenómeno pueden ser:

- **Salto perceptivo** (gradualismo): las especies si evolucionan de forma lenta y gradual, pero algunas poblaciones pequeñas pueden quedar aisladas en zonas periféricas, evolucionando independientemente hasta separarse en una nueva especie. Debido a que está muy restringida y cuenta con pocos individuos, la nueva especie no deja restos fósiles. En un momento dado, la población se expande, dejando fósiles sin estados intermedios y dando la impresión de un salto morfológico entre la especie ancestral y la descendiente.

- **Salto real** (saltacionismo): las especies evolucionan y especian de forma no gradual, sino mediante cambios bruscos en su biología. Estos cambios surgen por una alteración

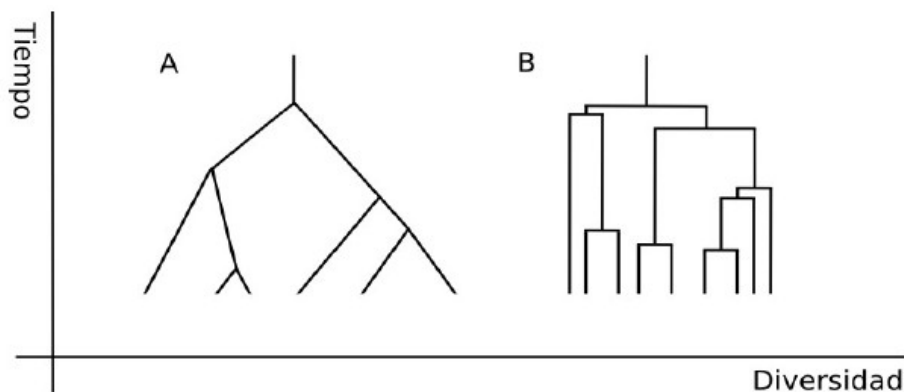
genética del programa embrionario que altera las estructuras del organismo de forma cualitativa. No existe un continuo de formas intermedias, tan solo unas cuantos estados estables que muestran una sucesión de continuidad.

El registro fósil sería por lo tanto un reflejo directo de la realidad evolutiva.

En cualquier caso, puesto que el registro fósil y otras pruebas históricas no parecen poder ser interpretadas en la misma escala temporal que la dinámica de poblaciones, y de hecho pueden ser consecuentes a mecanismos completamente diferentes a los que esta propone, se puede realizar una distinción práctica entre dos dimensiones de la evolución:

□ **Microevolución:** cambios teóricamente observables a corto plazo en las poblaciones, con variaciones menores, por procesos demográficos generalmente asociados a la selección natural o la deriva genética.

□ **Macroevolución:** cambios patentes en el registro fósil y de aparición de nuevos clados, que, teóricamente, no son observables en las poblaciones debido a, o bien la extrapolación a tiempo geológico de las dinámicas microevolutivas, o por a la acción de mecanismos saltacionistas que actúan de manera puntuada solo en momentos específicos.



**Figura 4:** Dendrogramas que representan el cambio evolutivo y la aparición de nuevas especies en el tiempo según (A) un patrón gradualista (gradualismo filético) y (B) un patrón puntualista (equilibrio puntuado).

## 6. NUEVAS CORRIENTES EN BIOLOGÍA EVOLUTIVA

En los últimos años la biología ha sufrido una auténtica revolución en cuanto a las técnicas de análisis molecular, así como en la aparición de perspectivas más amplias para el conocimiento general de los organismos y sus ecosistemas. La secuenciación de genomas, el desarrollo de la microbiología ambiental, la EvoDevo o los estudios de ecología de sistemas han abierto un

nuevo mundo para la evolución, revelando nuevos datos y pruebas, pero también planteado nuevos dilemas para la biología evolutiva, y más concretamente, para la síntesis neodarwinista como principal modelo evolutivo.

## 5.1 Fuentes del cambio evolutivo

Las mutaciones al azar, aún siendo todavía la fuente primaria de la variabilidad para la síntesis, han resultado ser solo una pequeña parte de las fuentes de cambio evolutivo de los organismos. Aunque hemos citado ya algunos a lo largo del texto, estos son los procesos que ganan importancia actualmente:

□□ **Cambios estructurales en los genomas:** modificaciones en la forma, el número y la información de los cromosomas de los organismos parecen haber sido muy importantes en la evolución y la especiación.

Las duplicaciones, inversiones y fusiones de genes y fragmentos de cromosomas, así como la ganancia o pérdida de juegos de cromosomas completos, han ocurrido con frecuencia en la evolución de animales y plantas.

□□ **Cambios sobre la regulación y expresión de los genes:** más que la aparición de nuevos genes y alelos, que son esencialmente para todos los animales, los cambios en la información genética se han producido en el momento y el tejido en el que se expresan los genes. Como los ladrillos de un edificio, los genes sirven como bloques comunes que construyen los cuerpos, y las modificaciones en las relaciones de las redes genéticas, más que los elementos que las componen, han sido los cambios genéticos fundamentales en la evolución.

□□ **Simbiogénesis:** la asociación e integración de varias especies (simbiosis) para crear nuevas formas ha sido un proceso crucial y repetido en la evolución de la vida, siendo especialmente remarcable en el origen de las células eucariotas, aunque presente en muchos otros sucesos evolutivos.

□□ **Transferencia horizontal de genes:** el intercambio de material genético entre especies parecen haber sido crucial en la historia de la vida, muy especialmente entre los microorganismos. La metáfora del árbol de la vida ha sido remplazada en la actualidad por la de una red o un rizoma, donde las líneas evolutivas se entrecruzan por transferencia horizontal y por hibridación.

□□ **Hibridación:** en muchas especies de animales y plantas, los límites para la reproducción son relativamente flexibles, lo que permite la hibridación entre especies distintas y la formación de nuevas poblaciones y especies híbridas.

□□ **Herencia epigenética:** son modificaciones heredables que no afectan a la composición de los genes ni implican su mutación directa. Se producen en componentes celulares que regulan



la expresión de la información genética o la composición estructural de las células. Pueden ocurrir durante la vida de un organismo, influir en la herencia y pasar a la descendencia.

□□ **Actividad de los elementos móviles:** estas abundantes secuencias de los genomas pueden copiarse a sí mismas y “saltar” dentro de los cromosomas y entre los mismos, especialmente en momentos de estrés ambiental y celular, provocando cambios macroestructurales y en la regulación de los genes, siendo una de las fuerzas evolutivas con mayor potencial.

## 5.2 Biología de redes y sistemas

Gran parte de las premisas evolutivas de la síntesis se basan en una comprensión lineal de la naturaleza. Las cadenas de tipo causa-efecto, como las que definen la relaciones gen-proteína-caracter y predadorpresa, son en cierta manera predecibles y manejables. Esta linealidad se traduce en una secuencia, que parte de los genes hasta los caracteres, y de estos a la capacidad de supervivencia de un organismo en un medio ambiente definido y muy competitivo. En última instancia, este determinismo ha llevado a la idea de que son los genes, y no los individuos, los que son realmente seleccionados, dado que estos se expresan de forma determinada y de ellos depende finalmente la supervivencia y reproducción de los individuos.

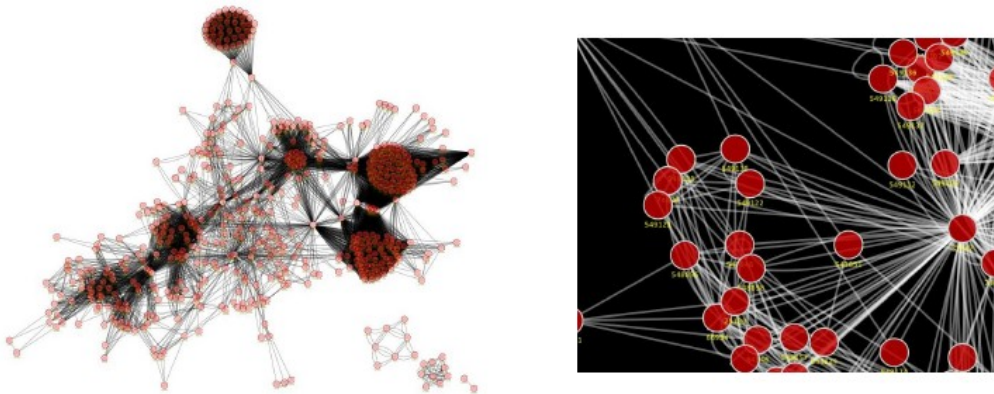
Sin embargo, en años recientes se ha demostrado una enorme complejidad dentro de los ecosistemas y del funcionamiento de los seres vivos, incluyendo la expresión de la información genética. De hecho, las interacciones biológicas son totalmente diferentes de una cadena lineal, más bien se organizan en sistemas complejos con muchos elementos que se unen mediante redes y cuyo comportamiento es flexible y, en general, no determinista.

Las **redes** son la estructura de relaciones más común en la naturaleza. Se han descrito redes para los ecosistemas, para los circuitos neuronales y para diferentes tipos de interacciones dentro de las células. Entre estas últimas están las **redes genéticas** que muestran como la expresión de un carácter depende no de un gen, sino de la interacción de decenas e incluso cientos de ellos bajo un contexto adecuado. Además, la regulación de la información genética pasa por varios procesos, y a partir de un mismo gen pueden desarrollarse diferentes formas de expresión, cada una de las cuales debe interactuar dentro de una red para producir un efecto en el organismo. A su vez, los organismos viven dentro de los ecosistemas, y sus relaciones con otras especies conforman **redes tróficas, redes de polinización y de dispersión de semillas**, etc. Las redes suponen una interconexión profunda entre todos los componentes de las mismas y permiten comprender algunas cuestiones sobre cómo se organiza la naturaleza.

Además de establecer interacciones en red, los seres vivos cuentan con otras propiedades que añaden complejidad a este asunto. Por ejemplo, se ha observado que muchas estructuras no requieren de un programa específico, de una información genética o de cualquier otro tipo que

determine los pasos de construcción de estas estructuras, sino que a partir de sus componentes básicos en las circunstancias apropiadas estas pueden desarrollarse de forma espontánea. Esta propiedad se llama **autoorganización**, y puede haber sido clave en la evolución y el origen de la vida. Otras propiedades, como la **robustez** o la **canalización** aparecen de forma espontánea y a través de mecanismos específicos, y dificultan la aparición y la expresión de muchas mutaciones. De esta forma, gran parte de la variabilidad que sería clave para que pueda darse la evolución por selección natural nunca llega a expresarse, y más que un espectro continuo, la organización de los seres vivos parece estar limitada a unos cuantos estados estables definidos en el desarrollo.

Definir cual es la importancia de la autoorganización, superar la paradoja de la robustez y comprender como afectan las relaciones no lineales de las redes complejas son puntos insalvables a los que tiene que hacer frente la biología evolutiva. A día de hoy, estas cuestiones siguen siendo ignoradas por muchos evolucionistas y en ningún caso han sido asimiladas formalmente dentro de la síntesis. No obstante, algunos autores han comenzado a explorar la evolución desde la perspectiva de las ciencias de la complejidad, y defienden que en la evolución ha sido importante la aparición de cierta cantidad de orden espontáneo que surge de las propiedades emergentes de los organismos y de los ecosistemas, y por lo tanto, son independientes de cualquier tipo de selección o adaptación activa.



**Figura 5:** Ejemplo de una red genética. Esta red representa parte de la expresión genética que se da en la mitosis celular, y es solo una de las muchas redes celulares que se han descrito en humanos.

### 5.3 El bucle entre organismo y ambiente

A partir de la imposición del neodarwinismo de la síntesis, la herencia de caracteres quedó desterrada del panorama evolucionista. En lo referente a la construcción de los organismos, el papel del ambiente sobre el fenotipo se considera importante, pero sin un significado evolutivo.

Solo los caracteres con una base genética se consideraron heredables de forma estable, y el ambiente paso a ser contemplado como un agente que selecciona sobre las variaciones genéticas surgidas de forma prácticamente independiente de cualquier estímulo ambiental.

No obstante, en años recientes ha resurgido con una fuerte base experimental la idea de una interacción directa del ambiente sobre el desarrollo estable y la evolución de los organismos. La cadena lineal, por la que el organismo cambia al azar y el ambiente selecciona, puede ahora considerarse más bien un **bucle de interacciones entre el organismo y el medio**, donde este último proporciona información importante y es capaz de promover cambios evolutivos. Quizá los más importantes de estos procesos por los que el medio participa de forma activa en la evolución sean los fenómenos de herencia epigenética, la integración de información biológica y los mecanismos de potenciación evolutiva bajo estrés.

□□ **Herencia epigenética:** según un número creciente de estudios, muchas modificaciones epigenéticas se producen durante la vida de los organismos en respuesta a estímulos ambientales, como la alimentación, que se traducen en cambios en el comportamiento o la fisiología de los individuos y pueden mejorar su adaptación al medio. Se ha comprobado que algunas de estas modificaciones son heredables en la descendencia de plantas, animales y microbios, y persisten durante varias generaciones aún en ausencia del estímulo original. Los fenómenos de herencia epigenética han revivido en cierta medida la discusión sobre la herencia de caracteres adquiridos y la validez de los modelos neolamarckistas.

□□ **Integración de información biológica:** uno de los mecanismos más importantes en la evolución ha sido y es la adquisición, compartición e integración de información procedente de otros organismos.

Hay que recordar que por definición, el ambiente es inorgánico (temperatura, humedad, etc.), pero también es orgánico (relaciones con el resto de especies e individuos). La creación de relaciones simbióticas ha sido fundamental en la evolución de todas las especies, y de hecho, incluso el desarrollo embrionario depende en cierta medida de la acción de organismos

asociados. Muchas **simbiosis** son externas y facultativas, pero otras acaban por integrarse dentro de las células a bacterias que pasan a actuar como orgánulos (como es el caso de nuestras mitocondrias) y se denominan **endosimbiosis**. Además, los seres vivos son capaces de obtener nueva información genética de otras especies, a través de los mecanismos de **transferencia horizontal genética (THG)**, un fenómeno que ha sido fundamental en la evolución de, por lo menos, los microorganismos. Finalmente, algunos **virus** no solo están implicados en la THG, sino que ellos mismos pueden integrarse en las células y proporcionar información útil a los individuos.

□□ **Mecanismos de potenciación evolutiva:** ante circunstancias estresantes, como la desnutrición o la aparición de compuestos tóxicos, pueden ponerse en funcionamiento varios mecanismos que alteran la estabilidad de las células y producen cambios rápidos en los organismos. Entre estos mecanismos se encuentra la **hipermutación facultativa** de algunas bacterias, que induce la aparición de muchas mutaciones, en algunos casos incluso dirigidas a genes específicos.

También la **pérdida de mecanismos de reparación y de silenciamiento** de mutaciones pueden liberar rápidamente (en una generación) un gran número de cambios. Finalmente, los **elementos móviles**, que en su mayoría permanecen estables de forma normal, pueden entrar en actividad y comenzar a copiarse masivamente dentro de los genomas, produciendo importantes cambios en la regulación de los genes y creando nuevas rutas metabólicas en muy pocas generaciones. Algunos de estos elementos móviles son en verdad **virus endógenos**, que en ocasiones al activarse podrían recuperar la capacidad de infección y servir de vehículo para la transferencia horizontal.

De hecho, junto con otros mecanismos específicos, los virus potencian este fenómeno de intercambio de material genético entre bacterias sometidas a estrés ambiental.

Como se explicó en el apartado anterior, las relaciones biológicas no son lineales. Por lo expuesto en este apartado, además podemos decir que en el caso de los intercambios de información entre el organismo y el ambiente, tampoco son unidireccionales. Los seres vivos no cambian de forma constante e independiente de las influencias del medio, sino que este es capaz de proporcionar información y alterar la velocidad y la dirección de los cambios.

#### 5.4 El punto de inflexión: Hacia una nueva Biología

Dados los conceptos que se han presentado en los apartados anteriores y la importancia de los mismos comienza a surgir una corriente de renovación en torno a la biología evolutiva. Aunque la síntesis moderna o neodarwinista sigue siendo a día de hoy la corriente mayoritaria entre los biólogos, esta fue desarrollada a lo largo del pasado siglo y forjada en premisas lineales de causa y efecto, y los nuevos descubrimientos, junto con las viejas insatisfacciones pueden comprometer la utilidad explicativa de la síntesis como una teoría general y unificada.

De esta forma se abre un nuevo debate acerca de la capacidad de la síntesis moderna para explicar de forma satisfactoria la evolución de las especies bajo este nuevo panorama biológico. Así, encontramos la postura de quienes defienden la completa funcionalidad de la síntesis en sentido estricto (e incluso endurecido), pormenorizando los fenómenos fuera de la misma, de la mano de figuras como Richard Dawkins o Francisco Ayala. En la otra mano, encontramos los trabajos de aquellos que se oponen abiertamente al neodarwinismo por su inconsistencia con los nuevos descubrimientos, e incluso por la incoherencia de sus propias

premisas generales, como son Lynn Margulis y Máximo Sandín, defendiendo y planteando nuevos conceptos e incluso nuevas teorías alternativas.

Los modelos lamarckistas y saltacionistas (modernizados bajo la herencia epigenética y la actividad de virus y elementos móviles entre otros fenómenos) son revisados seriamente en la actualidad, al igual que aspectos heterodoxos como el aumento inherente en la complejidad de los sistemas orgánicos y ecológicos, así como la relativa importancia de la autoorganización y de las limitaciones internas de los organismos (constricciones) en la evolución.

Llegado a este punto, las nuevas corrientes de investigación entran en tensión con el modelo consensuado, surgiendo numerosas excepciones y planteamientos parciales dentro de las distintas ramas de la biología. En vista a los nuevos datos, la cantidad total de estas excepciones parecen inabarcables para mantener las generalidades de la síntesis, o simplemente son incompatibles y contrarias a estas. Dado que es absolutamente necesario contar con una teoría evolucionista general capaz de hacer frente a la revolución que está sufriendo la biología, quizá la pregunta más importante que surge entre los evolucionistas sea: ¿es necesario realizar una nueva teoría evolutiva o basta con modernizar la síntesis?

En todo caso, es evidente que la biología evolutiva sigue siendo a día de hoy una ciencia muy viva y activa, nutre al resto de las ramas de las ciencias de la vida y se nutre de ellas; y la evolución un concepto fundamental muy lejos de estar resuelto o superado.

## LECTURAS RECOMENDADAS

- Goldwin, Brian (1998). “**Las manchas del leopardo**”. Editorial Tusquets.
- Gould, Stephen Jay (1994). “**El pulgar del panda**”. Editorial Crítica
- Larson, Edward (2006). **Evolución: la asombrosa historia de una teoría científica**. Editorial Debate.
- Margulis, Lynn y Sagan, Dorian (2003). “**Captando genomas**”. Editorial Kairós.
- Moyá, Antonio y Fontdevila, Andrés (1999). “**Evolución: origen, divergencia y adaptación de las especies**”. Editorial Síntesis
- Sampedro, Javier (2002). “**Deconstruyendo a Darwin**”. Editorial Drakontos.
- Sandín, Máximo (2006). “**Pensando la evolución. Pensando la vida**”. Editorial Crimentales.
- Vallejo, Fernando (2002). “**La tautología darwinista y otros ensayos de biología**”. Taurus Ediciones.