

Tema 65. La naturaleza de la evolución. Mecanismos y pruebas. Principales teorías.

Se estudia en los siguientes cursos y temas:

4º E.S.O. Bloque 9: Los cambios en el medio natural. Los seres humanos, principales agentes del cambio
2º Bach. Bloque: La base química de la herencia: Genética molecular

65.1. Introducción

65.1.1. Ideas preevolucionistas

65.1.2. Evolución mutación y especiación

65.2. El Hecho de la evolución

65.3. Pruebas de la evolución

65.3.1. Pruebas taxonómicas

65.3.2. Pruebas biogeográficas

65.3.3. El registro fósil

65.3.4. Pruebas bioquímicas

65.3.5. Pruebas anatómicas

65.3.6. Pruebas embriológicas

65.3.7. Otras pruebas recientes

65.4. Mecanismos de la Evolución

65.4.1. Ley de Hardy-Weinberg

65.4.2. Base molecular de la evolución

65.4.3. La adaptación

65.4.4. Evolución filética y especiación

65.4.5. Microevolución y macroevolución

65.5. Teorías evolucionistas

65.5.1. Aportaciones de Lamarck

65.5.2. El Darwinismo

65.5.3. El Neodarwinismo o teoría sintética

65.5.4. Tendencias del Neodarwinismo

65.1. Introducción

En el estudio de la **Evolución biológica**, se combinan los datos científicos y las teorías filosóficas, ya que la Evolución permite dar una visión global de la diversidad de la naturaleza viva.

En la cultura general de nuestra sociedad, persisten muchos de los conceptos previos a la aceptación del evolucionismo biológico, y muchas de las explicaciones evolucionistas anteriores al desarrollo de la Biología como ciencia moderna. Algunas de estas ideas previas son:

65.1.1. Ideas preevolucionistas

La antigüedad se caracteriza por dar explicaciones míticas y religiosas al problema del origen de la naturaleza. Tal vez los filósofos griegos fueron los primeros en intentar dar explicaciones racionales, ajenas a las creencias religiosas, a estos problemas.

Entre los filósofos presocráticos se suele citar a Anaximandro (610-546 a. C.) como un antecedente de las ideas evolucionistas sobre el origen de los seres vivos y el hombre; pero lo que se conoce de él es muy fragmentario, y no influyó decisivamente en el pensamiento posterior.

Aristóteles realizó un estudio sistemático importante de la naturaleza. Sus ideas sobre el origen de las especies vivas eran **fijistas**: todas las especies actuales fueron creadas al principio por Dios creador. Este pensamiento permaneció durante toda la Edad Media, impregnando las escuelas filosóficas dominantes.

En la Edad Media, la explicación aristotélica se complementa con el **Creacionismo**, que pretende explicar el origen de la naturaleza basándose exclusivamente en las enseñanzas de la Biblia.

En el Renacimiento comienza el desarrollo de las Ciencias experimentales. Como consecuencia de los datos que se van recogiendo aparecen contradicciones con las explicaciones bíblicas. No obstante las doctrinas creacionistas solamente persisten hoy en la cultura protestante.

En los siglos XVII y XVIII, el progreso de las Ciencias Naturales separa aún más la explicación del origen de la naturaleza de las explicaciones creacionistas, pero moviéndose en las ideas propias del **Fijismo**: hay tantas especies como fueron creadas por Dios Creador. Científicos de la época de tanto peso como Linné (1707-1778), padre de la nomenclatura binaria, y Cuvier (1769-1832), padre de la Paleontología y de la Anatomía Comparada, eran fijistas convencidos.

Buffon (1707-1788) y Erasmus Darwin (1731-1802), el abuelo de Charles Darwin, fueron los primeros en hablar de la posibilidad de una transformación de unas especies de seres vivos en otras, pero sin llegar a una ley general ni una explicación racional a dicha transformación.

65.1.2. Evolución mutación y especiación

Lamarck (1744-1829), Wallace (1823-1913) y Darwin (1809-1882), los dos últimos de forma simultánea, fueron los primeros en emitir una hipótesis sobre la evolución biológica que abarca a todos los seres vivos.

No exponemos la controversia que se desató a causa de la publicación, en 1859, del libro de C. Darwin "El origen de las Especies por medio de la selección natural o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida" (fruto de su experiencia en el viaje del Beagle alrededor del mundo), por considerar que, ésta, es objeto del Tema 66 (cambios de paradigmas de la Biología).

Conviene aclarar, que ya antes de estos tres autores era conocida la capacidad que tienen los seres vivos de sufrir cambios profundos en sus caracteres, y que éstos se transmitan a la descendencia. Estas transformaciones fueron denominadas en 1901 con el nombre de **mutaciones** (Hugo de Vries), que fue quien interpretó correctamente las causas que originan dichos fenómenos.

Pero las mutaciones no implican que los descendientes sean de una especie biológica distinta que los progenitores. Lo novedoso de las teorías evolucionistas consiste en atribuir a los cambios sufridos por los seres vivos la capacidad de generar una nueva especie, pues la transformación de unas razas o variedades en otras, pero sin darse un cambio de especie, era un hecho conocido y aceptado por todos los naturalistas, agricultores y ganaderos desde tiempos muy antiguos.

Por tanto, para decir con propiedad que se ha dado la evolución biológica, hemos de referirnos a cambios en los caracteres de los individuos que supongan que se les puede considerar de una especie distinta a sus progenitores. El mecanismo por el que se da dicho cambio de especie se denomina especiación.

65.2. El Hecho de la evolución

Las escuelas científicas actuales consideran la Evolución Biológica como un hecho histórico. Los fenómenos naturales son aceptados como hechos científicos si la ciencia es capaz de reproducirlos imitando las condiciones naturales. Este no es el caso de la Evolución Biológica: ninguno de los cambios evolutivos que los científicos suponen en las especies de seres vivos, se puede volver a reproducir, porque la ciencia no puede imitar todas las condiciones naturales que dieron lugar a dichos cambios. Los hechos históricos son aceptados como tales, aunque no se puedan reproducir por la imposibilidad de imitar las condiciones naturales que los provocaron: la condición para que la ciencia los acepte como hechos, es que haya suficientes indicios científicamente comprobables de que esos hechos ocurrieron. Este es el caso de los cambios evolutivos de los seres vivos, y a continuación indicaremos los principales indicios científicos de que se dieron dichos cambios en los organismos.

65.3. Pruebas de la evolución

Desde Darwin se han acumulado numerosas evidencias que apoyan la evolución orgánica. Esta evolución progresiva viene condicionada por las características del proceso evolutivo:

- Aumento de la diferenciación a lo largo de la escala filogenética.
- Racionalización estructural y funcional.
- Creciente capacidad de adaptación.

La observación de la naturaleza permite descubrir una serie de hechos que se pueden explicar sólo si se admite la evolución de los seres vivos. Son las pruebas de la evolución que pasamos a describir:

65.3.1. Pruebas taxonómicas

La taxonomía de los seres vivos se basa en criterios de semejanza, lo que permite agruparlos en phyla, clases, órdenes, familias, etc. Cada categoría taxonómica engloba grupos afines que probablemente tienen el mismo origen evolutivo. Así, un tipo engloba a un conjunto de clases con características similares que permiten suponer su origen común y hacer posible la confección de un árbol evolutivo.

Debido al proceso evolutivo, aparecen organismos puente entre los diferentes grupos taxonómicos, como los mamíferos monotremas (por ejemplo, el ornitorrinco), que poseen características intermedias entre los reptiles, aves y los mamíferos). Estos organismos son la prueba de que entre distintas especies hay pasos intermedios.

65.3.2. Pruebas biogeográficas

Se basan en la distribución geográfica de las especies. Cuanto más alejadas o aisladas están dos zonas, más diferencias presentan su flora y su fauna. Cuando Darwin estudió los pinzones de las Galápagos, observó que se diversificaron en distintas islas según su alimentación. Observó que, en la isla donde faltaba una determinada especie, había siempre otra que se alimentaba de lo mismo. Cada zona aislada tiene, pues, especies propias, y esto se explica mejor por un proceso evolutivo.

65.3.3. El registro fósil

El principal indicio a favor de la Evolución Biológica es el hecho de que se conserven restos fósiles de animales y vegetales que vivieron en épocas pretéritas que no han perdurado hasta nuestros días, y que son distintos a las especies actuales, mientras que la mayoría de las especies actuales no está representada en los fósiles conocidos. Si como principio general todo ser vivo procede de otro ser vivo, habrá que admitir que las especies actuales proceden de especies biológicas distintas.

A esta prueba de carácter general, se suma la existencia de las **series filogenéticas** y de las **formas intermedias**.

Ni todos los seres vivos fosilizaron, ni todos los fósiles se han podido conservar intactos hasta nuestros días, ni todos se han encontrado; los fósiles que conocemos son escasos respecto al número de especies vivas que se supone que han existido en nuestro planeta, y resulta imposible reconstruir el árbol genealógico de las especies vivientes. Pese a lo cual, se puede observar en el registro fósil un aumento de la diversidad a lo largo del tiempo, como si de cada órgano hubieran derivado otros adaptados a nuevas condiciones ambientales. Otra observación es la progresiva complejidad que, en líneas generales, presenta la estructura de los seres vivos a lo largo del proceso evolutivo.

Las series filogenéticas de fósiles indican una evolución direccional hacia una progresiva especiación. En algunos casos ha sido posible reconstruir las citadas series, que son un conjunto de fósiles que se pueden ordenar de más antiguos a más modernos, y al ordenarlos se observa que determinados caracteres morfológicos van cambiando siempre en el mismo sentido. Como por ejemplo la serie de los équidos (evolución de sus pezuñas a partir de miembros de cuatro dedos en sus antecesores primitivos), la evolución del cráneo de los homínidos y del caracol Planorbis.

SERIE DE LOS ÉQUIDOS

Millones de años	Género	Dedos	Molares
- 58	Eohippus	4	Cortos y sin cemento
- 39	Mesohippus	3	Cortos y sin cemento
- 28	Merychippus	3	Largos y con cemento
- 1	Equus	1	Largos y con cemento

Las **formas intermedias** son fósiles que muestran caracteres presentes en especies actuales clasificadas en grupos diferentes, dándose a entender que esos grupos actuales tienen unos antecesores comunes más antiguos. Un ejemplo es el de las Arqueonítidas, fósiles del Jurásico que presentan caracteres de aves (plumas, alas, pico) y de reptiles (dientes, cola y uñas en los dedos de las alas).

65.3.4. Pruebas bioquímicas

Otros indicios de que se ha dado Evolución Biológica proceden de la Bioquímica:

- Todos los seres vivos presentan las mismas familias de compuestos orgánicos (los principios inmediatos), y en algunos casos, una misma sustancia realiza una misma función en un amplio grupo de seres vivos, como la clorofila a, pigmentos fotosintéticos de algas eucarióticas y de las Cormofitas; la hemoglobina, pigmento respiratorio de todos los vertebrados y de muchos invertebrados.
- En la composición química y en el metabolismo celular hay rasgos universales, como el hecho de que todas las proteínas estén formadas por α -L-aminoácidos; el código genético es común a todos los seres vivos; los adenosín fosfatos son los intermediarios de energía en todos los seres vivos.
- En el metabolismo celular se dan pocas variantes en el conjunto de los organismos, y muchas rutas metabólicas son comunes a gran variedad de organismos, como el ciclo de Krebs, la glicolisis, etc.

- Las estructuras celulares presentan también pocas variantes en el conjunto de organismos, y algunos rasgos son universales como la presencia de doble capa de fosfolípidos en las membranas.

Todas estas coincidencias tienen una mejor explicación partiendo del hecho del origen común de todas las células a partir de una única o unas pocas primeras células.

65.3.5. Pruebas anatómicas

Hemos citado a Cuvier como padre de la anatomía comparada. Esta ciencia nace de la observación de que en grupos de seres vivos muy emparentados, los caracteres morfológicos siguen un plan general común, que se desvía en un sentido u otro según las funciones que desempeñan los miembros de las distintas especies. Un ejemplo de esto lo constituyen las extremidades de los vertebrados tetrápodos.

Especies que viven en hábitats aislados, como islas oceánicas o algunas montañas, presentan indicios anatómicos de descender de una especie ancestral respecto a la cual han variado a lo largo del tiempo, al irse adaptando a nuevas condiciones. Es el caso típico estudiado por Ch. Darwin de la variación de la forma del pico de los pinzones de las Galápagos, resultado de la adaptación a diferentes formas de alimentación en cada isla.

Si se acepta el hecho de la evolución biológica, este fenómeno puede interpretarse como una **divergencia adaptativa**, es decir, un tipo primitivo de extremidad (tipo quirido) se ha adaptado a distintos modos de vida modificando su morfología.

Los órganos que por divergencia adaptativa presentan una diferencia morfológica pero responden al mismo plan estructural, reciben el nombre de **órganos homólogos**. Ejemplo, las extremidades de una rana, un cetáceo, un ave, de un murciélago, humana, etc.

El concepto de **convergencia adaptativa** supone también el hecho de la evolución biológica, y es el contrario a lo expuesto hasta ahora: órganos de distinta estructura pueden adquirir formas semejantes por haberse adaptado al mismo tipo de función; se dice entonces que son **órganos análogos**, y el ejemplo típico de este último podrían ser las alas de las aves y las de los insectos, o las aletas de los peces y las de los cetáceos.

A los órganos homólogos se les considera prueba de que las especies proceden de un antepasado común mediante **evolución divergente**. A los análogos se les considera indicadores de que las especies proceden de antepasados distintos, pero que han sufrido una **evolución convergente** que ha producido estructuras semejantes como respuesta a similares características del medio ambiente.

Otro aspecto que puede informar sobre el proceso evolutivo es el estudio de los **órganos vestigiales** (órganos superfluos y residuales), que probablemente tuvieron importancia en organismos predecesores, pero que en los organismos actuales están en desuso. Ej. las muelas del juicio y el apéndice en el ser humano, reductos que revelan un pasado alimentario básicamente vegetariano.

65.3.6. Pruebas embriológicas

La observación del desarrollo embrionario de especies animales próximas entre sí, revela aún más el origen de los órganos homólogos a partir de un órgano común. Este hecho llevó a Haeckel a emitir en 1866 su **Ley biogénica fundamental**, que dice que el desarrollo de un ser vivo es una recapitulación abreviada de la historia evolutiva de su especie ("*la ontogenia es una recapitulación de la filogenia*").

Un indicio a favor de esta ley es la presencia, en los embriones de muchos animales, de órganos que después no estarán presentes en el animal adulto, pero que sí que lo están en especies más o menos próximas. Este es el caso de las hendiduras branquiales presentes en los embriones de los reptiles, aves y mamíferos, que posteriormente desaparecerán, pero que en los peces y larvas de anfibios son funcionales, pues en ellas se implantan las branquias. Otros ejemplos de esto mismo, para el caso de los vertebrados, puede ser la cola, que desaparece en los adultos de muchas especies, pero está presente en todos los embriones; o los arcos aórticos, que son cuatro pares en todos los embriones, pero que quedan reducidos a dos en los reptiles y en las aves y mamíferos a uno.

Por lo tanto, embriones que presentan características similares hacen pensar en un ancestro común, del cual surgirían mediante procesos evolutivos diferentes.

La Ley biogénica fundamental fue durante mucho tiempo importante estímulo en la investigación embriológica, sobre todo en el estudio de las homologías. Hoy día muchos autores rechazan su planteamiento. Según ellos, tanto el desarrollo embrionario como el larvario son fenómenos adaptativos y, por tanto, pueden presentar características distintas a las que poseyera su predecesor adulto.

65.3.7. Otras pruebas recientes

El desarrollo de la Biología molecular a lo largo de las últimas décadas ha permitido disponer de una serie de métodos capaces de calcular las relaciones de parentesco o distancias evolutivas entre los organismos. Algunos de ellos son los siguientes:

- **Análisis inmunológicos.** Comparando la virulencia con la que se producen las reacciones antígeno-anticuerpo entre distintas especies, se ha comprobado que estas reacciones son más atenuadas cuanto más cercanas taxonómicamente son las especies contrastadas. Este sistema ha permitido realizar árboles filogenéticos que confirman los realizados por otros métodos. Así, al inyectar sangre humana a un conejo, este produce unos anticuerpos llamados aglutininas antihumanas. Cuando esta aglutinina antihumana se pone en contacto con sueros sanguíneos de diferentes especies, produce una fuerte reacción de aglutinación en el hombre y en los animales del mismo tronco evolutivo y reacciones débiles o nulas en especies alejadas evolutivamente.
- **Secuenciación de proteínas.** A partir de la comparación de una misma proteína en especies diferentes, pueden determinarse las similitudes y diferencias que guardan las estructuras proteicas primaria, secundaria, etc., entre ellas. Los resultados obtenidos en este caso son similares a los anteriores y, en algunas ocasiones han permitido dilucidar relaciones filogenéticas no establecidas hasta ahora.
- **Hibridación de ADN.** Se contrastan fragmentos de ADN estudiando su apareamiento con fragmentos obtenidos de otras especies. Cuanto más próximas estén las especies, más largos serán los fragmentos de ADN de ambas especies que se hibriden, lo que significa que poseen más genes en común. Es un método muy eficaz para estudiar los cambios evolutivos en estirpes de organismos, pues permite la realización de árboles filogenéticos muy detallados.
- **Cambios evolutivos rápidos.** Se conocen muchas especies capaces de cambiar en períodos de tiempo de pocos años bajo la influencia de presiones selectivas naturales o artificiales. Son los casos de las nuevas razas mejoradas obtenidas por el hombre en los animales o plantas domésticos o del desarrollo de resistencia a los insecticidas de muchas plagas de insectos.

65.4. Mecanismos de la Evolución

Una población es el conjunto de individuos de la misma especie, coetáneos, y que habitan en un mismo ambiente, es decir, viven en un mismo medio y soportan idénticas condiciones fisicoquímicas. Los individuos de una población presentan un cierto grado de variabilidad, debido a la existencia de una amplia gama de genotipos. Estos genotipos tienen los mismos loci, pero la variabilidad reside en las posibles combinaciones que se pueden obtener con los distintos alelos de cada locus. La variabilidad genotípica se construye a partir de un conjunto de alelos de una población, denominado fondo genético común.

65.4.1. Ley de Hardy-Weinberg

Hardy y Weinberg enunciaron que en una población panmíctica (en la que todos los individuos pueden aparearse al azar) en equilibrio (el nº de individuos se mantiene constante de generación en generación), en la que no actúen la selección ni la mutación y con un elevado nº de individuos, la proporción de los genes y de los genotipos se mantiene constante de una generación a la siguiente.

La ley tiene tres aspectos

1. En una población, las frecuencias alélicas en un locus autosómico no cambian de una generación a la siguiente (equilibrio de las frecuencias alélicas).
2. Las frecuencias genotípicas de la población están determinadas de una manera predecible por las frecuencias génicas (equilibrio de las frecuencias genotípicas).
3. El equilibrio es neutro. Es decir, si se perturba la población, el equilibrio se restablece en una sola generación de apareamiento al azar, pero con las nuevas frecuencias alélicas (si todos los restantes requisitos se mantienen).

FRECUENCIAS GENOTÍPICAS EN LOS ZIGOTOS PARA $f(A)=p$ y $f(a)=q$

	Espermatozoides portadores de A (p)	Espermatozoides portadores de a (q)
Óvulos portadores de A p	AA (p^2)	Aa (pq)
Óvulos portadores de a q	Aa (pq)	aa (q^2)

Cuando en una población hay selección, o disminuye el nº de sus individuos al escindirse en subpoblaciones, o no hay panmixia, o aparecen mutaciones, no se cumple la ley. Las frecuencias génicas van variando de generación en generación, dando lugar a poblaciones de individuos con características distintas de las de sus antecesores. Este proceso se denomina **evolución de las poblaciones** y puede dar lugar a nuevas especies.

Cinco supuestos básicos son necesarios para que se cumpla el equilibrio de Hardy-Weinberg

- Apareamiento al azar. La probabilidad de que se apreen dos genotipos es igual al producto de las frecuencias (o probabilidades) de dichos genotipos en la población. Pueden surgir desviaciones del apareamiento aleatorio: si el apareamiento es clasificado (si los miembros de una población no eligen al azar a los individuos para aparearse), y cuando hay endogamia (consanguinidad) o exogamia. En ambos casos pueden cambiar las frecuencias genotípicas pero no las alélicas.
- Tamaño grande de la población. En cada generación se transmite una muestra grande de gametos. Cuando las poblaciones son pequeñas o cuando los alelos son raros, tienen lugar cambios en las frecuencias alélicas debidos al azar (deriva genética).
- Ausencia de mutación y migración. Estas dos circunstancias pueden hacer variar las frecuencias alélicas. Por lo tanto estos dos supuestos no pueden tener lugar para que se cumpla la ley.
- Ausencia de selección natural. El supuesto de Hardy-Weinberg requiere que ningún individuo tenga ventaja reproductiva sobre otro debido a su genotipo. En otras palabras que no haya selección natural.

Las poblaciones naturales se aproximan mucho al equilibrio de Hardy-Weinberg por dos razones:

1. Las consecuencias del incumplimiento de alguno de los supuestos, como la ausencia de mutación o el tamaño de la población, son pequeñas. Sólo las desviaciones grandes se pueden detectar estadísticamente.
2. El equilibrio de Hardy-Weinberg es extremadamente resistente al cambio porque, independientemente de la perturbación, el equilibrio se restablece generalmente tras una única generación de apareamiento aleatorio. El nuevo equilibrio tendrá lugar con nuevas frecuencias alélicas.

Como hemos visto, las frecuencias genotípicas esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg son p^2 , $2pq$ y q^2 , que constituyen los términos del desarrollo del binomio $(p + q)^2$. Para generalizar a más de dos alelos, sólo necesitamos añadir términos al desarrollo binomial y generar así un desarrollo multinomial. Por ejemplo, si hay tres alelos (a, b y c) en frecuencias p, q y r, la distribución genotípica será:

$$(p + q + r)^2 = p^2 + 2pq + 2pr + q^2 + 2qr + r^2$$

Los homocigóticos aparecerán con las frecuencias p^2 , q^2 y r^2 y los heterocigóticos con las frecuencias $2pq$, $2pr$ y $2qr$. El locus de los grupos sanguíneos ABO en el hombre constituye un buen ejemplo porque combina alelos múltiples y dominancia.

Para determinar si una población está en proporciones Hardy-Weinberg, se comparan las distribuciones genotípicas observada y esperada por medio de pruebas estadísticas de χ^2 (chi cuadrado). El equilibrio de Hardy-Weinberg se puede extender fácilmente para predecir las frecuencias en caso de alelos múltiples, varios loci y frecuencias alélicas distintas en los dos sexos (caracteres influidos por el sexo), tanto para loci autosómicos como ligados al sexo.

65.4.2. Base molecular de la evolución

A₁. MUTACIONES

Las características y el comportamiento de los organismos dependen, en último término, de la secuencia de aminoácidos de sus proteínas constituyentes y, por tanto, de la secuencia de bases en los genes que codifican estas proteínas. Según parece, la mayoría de los cambios evolutivos se produce por **acumulación gradual de mutaciones** en los genes, además de por variaciones en su cantidad y organización.

Los dos elementos críticos de la evolución molecular son las **mutaciones puntuales** y las **reguladoras**. Las primeras afectan a una sola base del ADN, mientras que las segundas se deben a cualquier cambio en un gen o en sus proximidades que determine su activación o inactivación. La investigación de las mutaciones puntuales o génicas ha supuesto la creación del concepto de **reloj molecular**¹, dado que hay muchas pruebas que apuntan a que las sustituciones de bases se acumulan a ritmo casi constante a lo largo de grandes períodos de tiempo. Esto ha sido útil para calcular las divergencias evolutivas entre especies y la fecha en la que ocurre. En efecto, los estudios comparativos de secuencias de aminoácidos de proteínas homólogas en los distintos organismos han puesto de manifiesto que el nº de sustituciones de aminoácidos podría ser proporcional al tiempo transcurrido desde que dos especies diferentes derivaron de un ancestro común.

Actualmente, se ha utilizado el estudio de la secuencia de nucleótidos de los ARN (5S), presentes en todas las especies y con un ritmo de evolución muy lento, para establecer comparaciones entre especies filogenéticamente alejadas. Los resultados han sido de gran utilidad para calcular las divergencias evolutivas entre especies y grupos taxonómicos diferentes, así como la fecha en que ocurrieron.

Se entiende por tasa evolutiva la cantidad o % de cambios por sustitución de bases que se registran en el ADN cada cierto número de años. Se discute si esta tasa es o no constante: para unos (**teoría neutralista**) sí lo es, en cambio para los partidarios de la teoría seleccionista, no lo es.

También se ha encontrado que las mutaciones puntuales son neutras en su mayoría, es decir, no son ventajosas ni perjudiciales para el individuo. Por tanto, sólo una pequeña parte de ellas serviría de base para la evolución.

Sabemos, por otra parte, que organismos filogenéticamente alejados cuentan con estructuras similares para cumplir con la misma función. Por ejemplo, en *Drosophila* se descubrió la presencia en distintos genes de una misma secuencia de 180 nucleótidos. Esta misma secuencia se ha encontrado en el genoma de otros insectos, anfibios, e incluso en el ser humano, habiéndose comprobado que los genes en los que se localiza esta secuencia se encargan del control de la morfogénesis. Estas secuencias se llaman **cajas o secuencias homeóticas** y se expresan tempranamente en el desarrollo.

La gran homología entre las cajas homeóticas de distintos genes, incluso de especies diferentes, indica que existe una fuerte presión evolutiva para conservar la secuencia.

La revista Science de 20-11.1998 reseña el trabajo de Chung-I Wu de la Universidad de Chicago, según el cual un solo gen que muta muy deprisa explica por sí mismo el origen de algunas especies de moscas. El mecanismo puede ser válido también para muchos otros animales.

Este científico consiguió en ejemplares de *Drosophila simulans*, insertar un trozo pequeño de ADN de la *Drosophila mauritiana*. Apareó el híbrido con la *D. simulans* normal. Si no hay descendencia es evidente

¹Miden el tiempo evolutivo en sustituciones de nucleótidos. Algunas tasas evolutivas: Hemoglobina = 5'8 x 10⁸ años; Citocromo C = 20 x 10⁶ años, etc.

que la causa es el fragmento de ADN insertado. Se ha identificado el gen responsable (Odysseus). Se trata de un gen homeótico² muy parecido entre especies muy dispares.

Las **mutaciones reguladoras**, al afectar a la expresión de un gen, son las que establecen el enlace entre la evolución molecular y la orgánica. En la actualidad se cree que la evolución adaptativa se debe a este tipo de mutaciones, que alteran la concentración o la proporción de ciertas proteínas en los organismos, antes que a las mutaciones puntuales en sí mismas.

Las **mutaciones cromosómicas** también alteran la organización de los genes y aportan la materia prima para los cambios evolutivos al actuar la selección natural.

A₂. SELECCIÓN DE GENES

La desaparición o eliminación de genes se produce mediante dos procesos: la eliminación masiva y la eliminación selectiva o selección.

La **eliminación masiva** es totalmente aleatoria y afecta a gametos, cigotos e individuos en fases juveniles (ejemplo, en las hembras de mamífero sólo se fecundan unos pocos óvulos, entre los muchos posibles).

La **eliminación selectiva o selección**, es un tipo de eliminación dirigido que se debe a la acción de un agente selectivo (variaciones del medio, efecto de parásitos, etc.), que favorece la eliminación de individuos con determinados genotipos.

Se pueden distinguir tres formas de actuación de la selección natural respecto a la distribución de un carácter: estabilizadora, direccional y diversificadora. La selección estabilizadora favorece los fenotipos intermedios; la direccional favorece un extremo; mientras que la diversificadora favorece más de una dirección.

- La **selección estabilizadora** es muy común, se produce cuando los individuos que sobreviven y se reproducen con más éxito son los que presentan los valores fenotípicos intermedios mientras que los fenotipos extremos son seleccionados en contra. Por ejemplo, la mortalidad infantil en el parto es más alta cuando los recién nacidos son muy pequeños o muy grandes; los niños de peso intermedio tienen una mayor probabilidad de sobrevivir.

La **selección direccional** produce cambios en la distribución de fenotipos de la población en una dirección particular. Por ejemplo, los cambios ambientales pueden favorecer determinada variante respecto a las demás y, en consecuencia, la distribución fenotípica de la población va cambiando con el tiempo. Asimismo, la aparición por mutación de un alelo favorable o de nueva combinación genética, puede provocar cambios selectivos direccionales aunque no se produzcan cambios ambientales. Ello es debido a que la sustitución de una estructura genética por otra provoca la adecuación adaptativa de otras, las cuales cambian y, a su vez, provocan cambios sucesivos en cascada en las demás. Un ejemplo característico es la evolución humana:

El bipedismo liberó a los brazos de su función locomotora transformándose gradualmente en órgano de manipulación, lo que permitió la evolución de la mano. La mayor habilidad manual favorecida por la selección, a su vez, favoreció la evolución del cerebro y de la inteligencia. El tamaño cerebral de nuestros antepasados de hace 3 millones de años era de 400 cm³ (el de un chimpancé), actualmente es de 1350 cm³.

- La **selección diversificadora** se produce cuando el ambiente favorece dos o más fenotipos a la vez. En cualquier ambiente natural existen diferencias espaciales con subambientes, más o menos diferentes, con distintas condiciones de clima, recursos alimenticios y entorno biológico. Por otra parte, en un mismo ambiente las condiciones pueden cambiar temporal y cíclicamente como, por ejemplo, del día y la noche, los cambios estacionales, etc.

Una población puede responder a la heterogeneidad ambiental de diversas maneras y una de ellas es el **polimorfismo genético**, es decir, la selección de diferentes genotipos, cada uno adaptado a un subambiente particular. Un ejemplo clásico lo constituye el caso de la polilla geómetra de Gales (Biston betularia).

La ley de Hardy-Weinberg no se cumple si actúa la selección, ya que hay eliminación de individuos y de sus genotipos y, por tanto, cambian las frecuencias génicas.

² En los años 60 y 70 Ed Lewis (premio Nobel) demostró que un pequeño cambio en un gen homeótico puede provocar resultados morfológicamente espectaculares. Hoy está claro que los genes homeóticos cumplen idénticas funciones en todos los animales, incluidos los seres humanos.

A₃. EQUILIBRIO MUTACIÓN-SELECCIÓN

La mutación induce la aparición de nuevos alelos y la selección actúa eliminando los alelos menos aptos. Tienen pues acciones antagónicas. Como la frecuencia de mutación suele ser muy baja (del orden de 10^{-5} o menor), es suficiente un valor bajo de selección (ejemplo 0'1 o muerte de un 10 % de individuos), para casi anular la presencia de un alelo.

$$f(a) = q = \sqrt{u/s} \quad u = \text{frecuencia de mutación, } s = \text{Coeficiente de selección}$$

Cada gen posee una tasa de mutación fija, que depende del nº y tipo de nucleótidos que lo componen. A nivel de individuo la frecuencia de mutación es mayor, ya que se deben sumar las tasas de mutación de todos sus genes. La frecuencia de mutación por célula y generación oscila entre 10^{-9} y 10^{-4} .

(OPCIONAL) *Los científicos Cann, Stoneking y Wilson intentaron establecer el árbol genealógico de la humanidad a partir de los estudios sobre el % de cambios acumulados en el ADN mitocondrial. Como las mitocondrias son orgánulos maternos, las únicas alteraciones que experimenta el ADN mitocondrial se deben a mutaciones puntuales (se acumulan y actúan de testigos de la trayectoria evolutiva)³. Analizaron el ADN mitocondrial de 147 mujeres de distintas razas y, tras aplicar una tasa evolutiva constantes de entre 2 y 4 % de cambios cada millón de años, llegaron a la conclusión de que todas las mujeres tuvieron un origen común, hace 200.000 años, a partir de una única mujer (Eva mitocondrial) originaria de algún lugar africano.*

A₄. ALELISMO MÚLTIPLE y EFICACIA DE LOS HÍBRIDOS

En una población grande pueden existir varios alelos para un locus, aunque sólo existan dos en cada individuo. Esta **variabilidad hereditaria** constituye un requisito previo para el cambio evolutivo. Ya que en unas determinadas condiciones ambientales se verá favorecido un alelo, y en otras otro, una población con una variabilidad genética alta estará más protegida contra futuros cambios ambientales.

La superioridad de los heterocigotos sobre los homocigotos se suele traducir en una mayor longevidad y una mejor resistencia a las enfermedades, es decir, en una mayor **eficacia biológica**. Esto permite una mayor gama de posibilidades fisiológicas, al contrario que los homocigotos, que, al poseer un solo tipo de alelos, se hallan totalmente especializados.

A₅. RECOMBINACIÓN GENÉTICA

En la **reproducción sexual**, como los gametos se forman por meiosis, en la primera etapa de ésta pueden producirse recombinaciones de fragmentos cromosómicos. Posteriormente los cromosomas homólogos se distribuyen aleatoriamente, de modo que en cada gameto hay una mezcla de maternos y paternos.

Dado que, como hemos indicado, las tasas de mutación (u) suelen ser valores muy bajos, la variabilidad de una población no puede ser explicada exclusivamente por acción de la mutación. La herencia independiente de un loci es uno de los factores que más influye en la variabilidad. Ello es debido a la recombinación genética.

El nº de genotipos diferentes que se pueden obtener por recombinación es enorme.

$$\text{Nº de fenotipos} = \frac{r(r+1)^n}{2}; \quad n = \text{nº de alelos distintos por cada locus; } r = \text{nº de locis por cromosoma}$$

Al producirse la fecundación, se combinan cromosomas de dos organismos distintos, y ello da lugar a que pueda aparecer en homocigosis parte de la variabilidad que se encontraba en los padres en heterocigosis. La reproducción sexual genera, por tanto, una enorme cantidad de variabilidad genética, e incrementa así en gran medida las posibilidades de evolución; además, suministra a la población una **adaptabilidad** a un ambiente cambiante muy superior a la de una especie con reproducción asexual. Ésta es probablemente la causa de que la reproducción sexual esté tan extendida entre los seres vivos.

³ No experimenta variación como consecuencia de la meiosis.

A₆. PANMIXIA

Existe **panmixia** en una población cuando todos los individuos pueden aparearse al azar. Impiden la panmixia, las barreras geográficas y determinadas estructuras y organizaciones de algunas poblaciones. La falta de panmixia conduce a la consanguinidad, que favorece la aparición de la homocigosis y, por tanto, la aparición de las características recesivas.

65.4.3. La adaptación

Puede definirse la adaptación como el proceso de cambio evolutivo mediante el cual los organismos resuelven cada vez mejor los problemas de supervivencia que el medio ambiente les plantea. La interacción entre el organismo y el medio es constante y recíproca, lo que produce tanto un cambio evolutivo del propio organismo, como frecuentemente una modificación en las características del medio causada por el organismo.

Si se considera un **ambiente** en continua evolución, la selección natural actúa principalmente capacitando a los organismos para mantenerse en un estado de adaptación. Es la reserva de variabilidad genética lo que permite al organismo irse acomodando a los cambios ambientales. Cuando esta variabilidad resulta inadecuada o los recursos genéticos se agotan, la especie se extingue.

Las adaptaciones pueden ser de dos tipos: **especiales**, si se deben a alguna peculiaridad del ambiente, como puede ser la alimentación, la luz, los depredadores, etc.; o **generales**, si son independientes del ambiente, como pueden ser mayor fuerza, rapidez, inteligencia, etc.

A₁. DERIVA GENÉTICA

Aunque se conocen muchos aspectos morfológicos, fisiológicos y etológicos de los organismos que han sido moldeados por la selección natural en respuesta a un problema planteado por el ambiente, no todos los cambios evolutivos pueden comprenderse en términos de adaptación. Algunas variaciones ocurren por selección natural, pero no son adaptativas. Por ejemplo, si un gen productor de un carácter concreto está ligado a otro que se selecciona positivamente, la frecuencia del primero aumentará en la población, pero sin que tenga ninguna explicación adaptativa. Este fenómeno se llama **arrastre o deriva genética**.

El tamaño de una población nos indica el nº de individuos que la componen. Así, si un pequeño grupo se separa de una población⁴, las características de los individuos de esta subpoblación influirán más fuertemente que si siguieran en la población inicial. La evolución de ambos diferirá (**deriva genética**). Si el grupo desgajado es numeroso, es probable que su evolución sea paralela.

A₂. FLUJO GENÉTICO

En una población se produce una migración cuando recibe individuos de otra población (inmigración) o cuando pierde individuos propios (emigración). Una población puede aumentar su fondo genético común mediante el aporte de alelos traídos por inmigración. A esta corriente de alelos se la denomina **flujo genético**.

Estos aportes de alelos variarán las frecuencias génicas de la población autóctona. El grado de variación dependerá del nº de individuos inmigrantes y de las dimensiones de la población. Para una población con tasa de inmigración "m", con un alelo "a", cuya $f(a) = q_0$ y que recibe a través de los individuos inmigrados nuevos alelos "a", que en su población de origen tenía una $f(a) = q_m$, se cumplirá que la variación de la frecuencia génica $\Delta q = m(q_m - q_0)$

A₃. COEVOLUCIÓN:

Las diferentes especies de organismos interactúan entre sí a lo largo del tiempo, por lo que pueden evolucionar juntos, adaptándose uno a otro en un proceso similar a la adaptación al medio ambiente. Es, por ejemplo, el caso de la coevolución de las flores y los agentes polinizadores.

⁴ La estructura espacial de una población puede obligar a desgajarse en subpoblaciones definitivamente o de forma cíclica. Por ejemplo, un pantano que se deseca.

65.4.4. Evolución filética y especiación

El proceso evolutivo tiene dos dimensiones. La primera, **evolución filética o anagénesis**, consiste en los cambios graduales que se producen con el tiempo en una sola línea de descendencia, causados por la **adaptación** a las variaciones ambientales. Las especies, por tanto, se modifican poco a poco hasta producir nuevas especies, pero sin aumentar el nº de éstas. La especiación tiene lugar cuando una línea de descendencia se divide en una o más líneas nuevas, y es la causa directa de la gran diversidad de los organismos observados.

La especiación puede ser también la diversificación de una población para dar lugar a dos formas distintas (especies) que existen simultáneamente (**cladogénesis o especiación verdadera**).

Se considera especie a un conjunto de individuos morfológicamente similares, que poseen la capacidad de reproducirse entre ellos originando descendientes fértiles y que se parecen tanto entre sí como a sus progenitores. La fertilidad de los descendientes es la condición que permite separar con mayor rigor las distintas especies.

Las especies están formadas por grupos de poblaciones y, debido a ello, para que se produzca la especiación, han de surgir mecanismos que aislen reproductivamente estos grupos. Se denomina **radiación adaptativa** al proceso de aparición de distintas formas a partir de una población inicial que se ha dispersado ocupando ambientes naturales con distinta presión selectiva. Si se cruzan dos de estas formas y no tienen descendencia o ésta no es fértil, se podrá hablar de dos especies distintas.

Los taxónomos y paleontólogos, que a menudo utilizan especímenes no vivos (fósiles), utilizan como definición operativa el **concepto morfológico de especie** (dos organismos son de la misma especie si morfológicamente son semejantes). Por lo tanto, aunque hay una buena definición teórica de especie (grupo de individuos potencialmente interfértiles), con frecuencia los biólogos han de aplicar el concepto morfológico de especie para determinar si dos poblaciones pertenecen a la misma especie.

MECANISMOS DE LA CLADOGÉNESIS.

Estos son básicamente los mecanismos de aislamiento reproductivo. Se trata de barreras ambientales, etológicas, mecánicas y fisiológicas que evitan que los individuos de dos especies distintas produzcan descendencia viable.

Clasificación de los mecanismos de la cladogénesis (G. L. Stebbis):

A) Mecanismos precigóticos que impiden la fecundación y formación del cigoto:

1. Aislamiento ecológico: las poblaciones viven en la misma región pero ocupan diferentes hábitats. Su poder de aislamiento es débil.
2. Aislamiento temporal o estacional: las poblaciones coexisten en la misma región pero son sexualmente maduras en diferentes momentos.
3. Aislamiento etológico (sólo en animales): las poblaciones están aisladas por una conducta incompatible durante el cortejo.
4. Aislamiento mecánico: la fecundación cruzada es impedida o restringida por las diferencias en las estructuras reproductoras (los genitales en los animales, las flores en las plantas).

B) Mecanismos postcigóticos que afectan a los cigotos híbridos tras la fecundación

1. Fracaso de la F_1 : Los híbridos de la F_1 son inviables o estériles.
2. Esterilidad de los híbridos debida al desarrollo: los híbridos son estériles porque sus gónadas se desarrollan anormalmente o por que la meiosis fracasa antes de finalizar.
3. Esterilidad de los híbridos debida a la segregación: los híbridos son estériles debido a la distribución anormal en los gameto de cromosomas enteros, segmentos cromosómicos, etc.
4. Fracaso de la F_2 : Los híbridos de la F_1 son normales, vigorosos y fértiles, pero la generación F_2 contiene muchos individuos débiles o estériles.

La aparición de los mecanismos de aislamiento reproductor se produce en dos fases:

PRIMERA FASE

En una primera etapa ha de interrumpirse el intercambio de genes entre dos poblaciones de una misma especie, generalmente por una separación geográfica (islas, cordilleras, etc): especiación alopátrica⁵ o por otros motivos (aislamiento ecológico, etológico (comportamiento durante el apareamiento), etc: especiación simpátrica⁶.

1. **Especiación alopátrica.** Si una población ocupa un área muy extensa, es probable que los individuos alejados no puedan cruzarse. También es probable que, en esa área, se puedan distinguir regiones que presenten condiciones ambientales distintas (humedad, tª, horas de luz, etc.). Las variedades surgidas en estas condiciones dan lugar a razas diversificadas topográficamente, cuya persistencia originará especies distintas.

Los cambios en frecuencias alélicas de un área geográfica a otra se pueden atribuir frecuentemente a **selección clinal**, la selección a lo largo de un gradiente geográfico, en el cual las frecuencias alélicas cambian con la latitud, altitud o con alguna otra variable geográfica.

2. **Especiación simpátrica.** Cuando una especie que ocupa un territorio se diversifica en dos subpoblaciones, pese a vivir juntas, precisa de unos mecanismos que impidan su cruce y permitan su especiación. Surge un polimorfismo (coexistencia de dos fenotipos alternativos en la misma población), dentro de una población interfértil antes del cambio a un nuevo nicho. Común en parásitos e insectos fitófagos.

Por ejemplo, si surge polimorfismo dentro de una especie parásita de modo que un individuo con un determinado genotipo se pueda adaptar a un nuevo hospedador, este genotipo puede ser el precursor de una nueva especie. Si el parásito no sólo se alimenta en el nuevo huésped sino que también se aparea, puede surgir una barrera al flujo genético, aunque el parásito pueda estar rodeado de otros miembros de su especie con genotipo original. La especiación simpátrica puede ocurrir por lo tanto dentro de la distribución de la especie original en vez de en los bordes.

Otra forma de especiación simpátrica también puede producir una **especiación instantánea** por poliploidía (aumento del número de cromosomas, tres o más veces el n° haploide) o por translocaciones. El individuo (animal o vegetal) dotado de esta característica no es incapaz de fecundarse con el resto de la población. La poliploidía es más frecuente entre los vegetales.

Estas alteraciones se pueden producir por: alteraciones durante la meiosis (autopoliploidía), o porque gametos de dos individuos de especies distintas, pero poco diferenciadas y con el mismo n° de cromosomas, llegan a fecundarse dando lugar a una descendencia estéril (alopoliploidía).

La ausencia de intercambio de genes permite que las dos poblaciones diverjan genéticamente a causa de su diferente adaptación a condiciones locales, y esta diferenciación genética acaba por producir mecanismos de aislamiento reproductivo, como una baja viabilidad o fertilidad de los híbridos que puedan producirse. Si la pérdida de eficacia biológica de los híbridos no es demasiado elevada, este proceso es reversible al ponerse de nuevo en contacto las poblaciones.

3. **Especiación parapátrica.** Tiene lugar cuando una población de una especie que tiene una amplia distribución entra en un nuevo nicho, o hábitat. Aunque no surja ninguna barrera física, la ocupación del nuevo nicho puede dar lugar a una barrera y disminuir el flujo genético entre la población en el nuevo nicho y el resto de la especie. Los mecanismos de aislamiento reproductivo (ver b) producirán dos especies donde antes había una. Este tipo de especiación es frecuente entre organismos con poca capacidad de dispersión (caracoles, saltamontes y plantas anuales)

SEGUNDA FASE

En una segunda etapa, si la divergencia genética ha sido suficiente, aparecen mecanismos de **aislamiento reproductivo** más eficientes, que pueden ser de tipo mecánico (la copulación o la transferencia de polen no son posibles debido a las diferencias morfológicas entre los genitales), o bien debidos a aislamiento gamético (los gametos de sexo diferente no se atraen, los espermatozoides no son viables en el tracto genital de la hembra, el polen es inviable en los estigmas, etc.).

⁵ El caso de los pinzones de las islas Galápagos estudiados por Ch. Darwin

⁶ ocupan la misma región geográfica.

Cuando las poblaciones aisladas se encuentran de nuevo, los mecanismos de aislamiento incompletos permiten la formación de híbridos. Si estos híbridos son normales y viables y pueden cruzarse libremente con los individuos de las dos poblaciones parentales, no ha habido especiación. Sin embargo, si los híbridos tienen una eficacia biológica menor, la selección natural favorecerá el reforzamiento de los mecanismos de aislamiento. Así, los organismos que se aparean con individuos de la otra población dejarán menos descendientes. El resultado será una barrera más eficaz frente a la hibridación.

Una vez completado el aislamiento reproductor, cada especie se diferencia gradualmente cada vez más una de otra con el paso del tiempo. De esta forma, los organismos que comparten un antepasado común reciente se parecen más entre sí que los que comparten un antepasado remoto.

Uno de los ejemplos clásicos de cladogénesis es el de los pinzones terrestres de Islas Galápagos (Darwin): Una población de pinzón original alcanzó el archipiélago y colonizó varias islas; la limitada capacidad de los pájaros para trasladarse de isla produjo una especiación alopátrica. En cada isla la población de pinzones desarrolló mecanismos de aislamiento reproductivo mientras evolucionaba para ocupar distintos nichos que estaban vacíos en las islas.

65.4.5. Microevolución y macroevolución

El término microevolución designa la aparición incesante de pequeñas modificaciones en las poblaciones de organismos (por ejemplo, gallinas más ponedoras o moscas *Drosophila* con alas más cortas de lo normal, Etc.). Según la teoría sintética, que abordaremos después, estos pequeños cambios son explicables por medio de los mecanismos genéticos expuestos anteriormente (mutaciones, etc.).

La microevolución parece ser siempre divergente, de manera que las razas de una misma especie van acumulando diferencias hasta convertirse en nuevas especies, y éstas van acumulando diferencias entre sí hasta considerar nuevos géneros y así sucesivamente con las demás categorías taxonómicas.

La macroevolución⁷ corresponde a los cambios de mayor amplitud observados al recorrer los árboles genealógicos de las especies, y concierne, por tanto, a la génesis de los grupos taxonómicos. Por ejemplo, todos los mamíferos proceden de especies ancestrales de cuatro patas. El estudio de la macroevolución tiene como objetivo comprender como han aparecido en el curso de las eras geológicas las especies y los grupos de especies próximos, clasificados por categorías: especies agrupadas en géneros, géneros en familias, éstas en órdenes, y los órdenes en clases.

La microevolución durante amplios períodos de tiempo y los fenómenos de especiación son los factores básicos de la macroevolución. Estos mecanismos explican la **radiación evolutiva** producida a lo largo de la historia terrestre, es decir, la aparición de muchas líneas divergentes de organismos a partir de unas pocas originales.

Para explicar las observaciones de algunos paleontólogos sobre la aparición brusca de especies en las series de fósiles, que después persisten sin cambios apreciables durante largos períodos, se ha desarrollado la **teoría de la evolución cuántica o por equilibrios intermitentes**. Esta teoría contradice en algunos puntos la explicación de los mecanismos de la macroevolución.

Según ella, la macroevolución representa un cambio evolutivo a gran escala, causado por modificaciones cromosómicas o macromutaciones, en lugar de por acumulación de pequeñas mutaciones puntiformes. Estos cambios genéticos rápidos, producidos en poblaciones relativamente pequeñas, serían la causa de la aparición repentina de nuevas especies.

65.5. Teorías evolucionistas

65.5.1. Aportaciones de Lamarck

⁷ se correspondería con la aparición de nuevos órdenes, clases, ramas, etc., o de grandes categorías taxonómicas en general.

Jean Baptiste Lamarck (1731-1802) fue el primero en aventurar una explicación global del hecho de la evolución biológica. Para él, la evolución es una consecuencia de la adaptación de los seres vivos al ambiente que los rodea.

Para sobrevivir en un ambiente determinado, los seres vivos ejercitan especialmente unos determinados órganos, y éstos se desarrollan como consecuencia de su uso, mientras que otros órganos, al no usarse, van quedando atrofiados. ("la función crea el órgano")

El cambio producido en los órganos es transmitido por los seres vivos a su descendencia, con tal que dichos cambios los experimenten los dos progenitores, de manera que las nuevas generaciones aparecen ya más adaptadas a su ambiente y pueden mejorar desde ese punto el desarrollo o atrofia de los órganos.

La **herencia de los caracteres adquiridos** es rechazada actualmente por la Genética, pero en los tiempos de Lamarck era una creencia generalizada, y Darwin la incluye en su teoría evolucionista.

La principal aportación de Lamarck al evolucionismo es la idea de la **adaptación** como motor de la evolución. Esta idea aún persiste entre muchos neodarwinistas, pero hay muchas escuelas evolucionistas actuales que rechazan esta simplificación.

65.5.2. El Darwinismo

Charles Darwin (1809-1882) enunció su teoría sobre la evolución conjuntamente con Wallace (1823-1913); pero el mayor prestigio posterior de Darwin y otros motivos ideológicos han hecho que se asocie al primero la autoría de la teoría evolucionista.

Tanto Darwin como Wallace se habían basado en la obra del Malthus sobre el crecimiento de la población⁸, en la cual se establece que, aunque el crecimiento de las poblaciones tiende a ser muy elevado (crecimiento exponencial), éste se mantiene constante dado que la disponibilidad de alimentos (aumentan aritméticamente) y espacio son limitados; por tanto, la competencia por los mismos es obligada. Los escritos de Malthus llevaron a Darwin a darse cuenta que, en la naturaleza, los organismos compiten por los recursos necesarios para vivir.

La teoría darwinista se conoce como la de la selección natural, y surge como resultado de una amplia observación de las poblaciones naturales. Observan, en ellas, una gran variabilidad de caracteres y como desconocen la causa de la misma, la suponen como una tendencia natural de los seres vivos.

Reparan en que, entre las variantes de caracteres que presenta una población, dominan las que proporcionan una mayor aptitud a sus componentes, para sobrevivir en su medio ambiente, mientras que las poblaciones que vivan en ambientes diferentes, presentarán también otras variantes dominantes que harán a los individuos más aptos para sobrevivir en esas diferentes condiciones.

De esa observación surge la idea de la **selección natural**; el ambiente selecciona aquellos caracteres que hacen a los seres vivos más aptos para sobrevivir en ese entorno, por medio de la eliminación de los peor adaptados. Es decir, se establece una competencia entre los individuos de una población por sobrevivir en su ambiente, y sólo los que presenten los caracteres más aptos para ese ambiente sobrevivirán. Si en ese entorno cambiaran las condiciones ambientales, la selección natural presionaría en otro sentido, y los individuos supervivientes presentarían caracteres más adaptados al nuevo ambiente.

El proceso, tal y como lo propuso Darwin, es en resumen el siguiente:

1. La variación es una característica de prácticamente todos los grupos de animales y plantas. La variación es una propiedad inherente entre los individuos de todas las poblaciones.
2. Todo grupo de organismos produce un exceso de descendientes. La mayoría morirá antes de reproducirse (dado que la mayoría de las poblaciones mantienen una densidad relativamente constante).
3. Sólo sobrevivirán las más eficaces. Entre todo los organismos que compiten por una cantidad limitada de recursos, sólo los más capacitados sobrevivirán ya que son los que podrán obtener y utilizar los recursos (supervivencia del más apto).

⁸ Malthus publicó en 1798 "Un ensayo sobre el principio de la población" referido específicamente a la población humana y trataba de animar a la gente a reducir las tasas de natalidad en vez de dejar que sus hijos murieran de hambre.

Así pues, a diferencia de Lamarck, Darwin y Wallace no le dan al ser vivo la iniciativa en la adaptación, sino al ambiente, y por una vía negativa: eliminando los peor adaptados.

Darwin y Wallace también creen en la herencia de los caracteres adquiridos, de manera que los avances conseguidos por la selección natural pueden pasar a la descendencia, que parte así con ventaja respecto a sus antecesores, lográndose una progresiva adaptación a la supervivencia en el medio.

En 1868, Darwin enuncia en "El origen del hombre" la **selección sexual**, distinguiéndola cuidadosamente de la anterior. Para él, algunos caracteres son preservados sólo porque permiten a los machos una mayor eficacia en su relación con las hembras. Wallace nunca estuvo de acuerdo con esta teoría auxiliar.

El darwinismo tienen dos puntos que han sido superados por la moderna Biología: no explica el porqué de la variabilidad de las poblaciones naturales y cree en la herencia de los caracteres adquiridos. Su gran aportación es la idea de la selección natural, y la concepción de la población, más que el individuo, como sujeto de la evolución.

65.5.3. El Neodarwinismo o teoría sintética

El Neodarwinismo es una teoría científica que intenta dar explicaciones a los mecanismos que han hecho posible la evolución biológica. Se fue formando durante la década de los años 40, armonizando las ideas de Ch. Darwin y las aportaciones de la Biología actual, especialmente de la Genética, la Sistemática y la Paleontología, de ahí el nombre de teoría sintética. La fundación de esta teoría viene marcada por tres obras sucesivas escritas por representantes de cada una de estas disciplinas.

La primera, "Genética y el origen de las especies", de **T. H. Dobzhansky**, aparecida en 1937, y se basa en que las variaciones genéticas, implicadas en la evolución, son esencialmente mínimas y heredables, de acuerdo con las leyes del Mendel; aunque no considera a los seres vivos con formas aisladas, sino como partícipes de poblaciones. En este sentido se pueden plantear los cambios como alteraciones de las frecuencias génicas de los alelos que determinan el carácter estudiado.

En 1942, el ornitólogo **E. Mayr** publica el segundo libro clave para la teoría sintética: "Sistemática y el origen de las especies". Recoje en su trabajo los resultados obtenidos por los naturalistas a lo largo del siglo, pudiéndose deducir dos aspectos importantes: el concepto biológico de especie y cómo la variación geográfica y las condiciones ambientales pueden determinar la formación de nuevas especies.

El 1944, **G. C. Simpson** publica la tercera obra de la teoría sintética, "Tempo and mode in evolution", en la que se establece la unión entre la paleontología y la Genética de poblaciones. Basa su trabajo en la filogenia de los Équidos y concluye: "la historia de la vida, revelada por los fósiles descubiertos hasta el momento, es compatible con el proceso evolutivo de mutaciones genéticas y de selección; dicho de otra manera, con un proceso que radica en la adaptación de las poblaciones por vía de la selección natural.

En la actualidad, esta teoría tiene una amplia aceptación en sus afirmaciones primordiales, hasta el punto de que muchos confunden la admisión del hecho de la Evolución con la aceptación de esta Teoría. Sin embargo, el Neodarwinismo tienen muchas limitaciones y problemas sin solucionar, por lo que la investigación sobre los mecanismos evolutivos sigue abierta, y se producen aún nuevas escuelas que intentan explicar este hecho biológico, las cuales, de todas formas, han de tomar del neodarwinismo muchos de sus postulados.

- El Neodarwinismo reconcilia la genética y el Darwinismo: los caracteres adquiridos no se heredan; la causa de la variabilidad de las poblaciones naturales, como ya hemos visto, es la **mutación** y la **recombinación**.
- La **selección natural** influye en el equilibrio de Hardy-Weinberg menos de lo que pensaban los primeros darwinistas. Para que ejerza una acción evolutiva sobre una población, las condiciones ambientales han de permanecer estables durante un período de tiempo muy prolongado. Por tanto, la incidencia de la presión ambiental sobre la evolución de las poblaciones disminuye con la fluctuación de las condiciones ambientales.

Además, la presión ambiental puede no impedir e incluso favorecer la supervivencia de los individuos heterocigotos, con lo cual los alelos menos favorables nunca desaparecen, sino que siguen apareciendo generación tras generación aunque la vida de los portadores de esos alelos pueda ser más corta.

En consecuencia, para que la selección natural pueda ejercer una acción evolutiva sobre una población, las condiciones ambientales han de permanecer estables durante un período de tiempo muy prolongado, y aún así se ha de dar una situación favorable en cuanto a la distribución de los alelos menos aptos entre los individuos de la población.

Según los neodarwinistas, no todo el organismo tiene que evolucionar simultáneamente, sino que puede hacerlo por partes (órganos, aparatos o sistemas) según las adaptaciones al medio; es la llamada **evolución en mosaico**.

Límites del neodarwinismo.

Uno de sus principales inconvenientes es la lentitud del proceso evolutivo (por ejemplo, las islas Británicas se separaron de Europa hace 10.000 años, y no han producido ninguna especie nueva). Esto hace que muchos se pregunten si la historia de la vida en la Tierra es suficientemente larga para explicar la diversidad de especies conocidas.

Pero las principales críticas al Neodarwinismo proceden de la deficiente explicación que da para la especiación y para la macroevolución.

Para el Darwinismo, el principal mecanismo evolutivo es la especialización alopátrica, o divergencia genética de las poblaciones aisladas. El sujeto de la evolución es la población y no el individuo. Evolucionistas como Eldredge y Gould consideran que la especiación más eficaz se logra mediante mecanismos de aislamiento reproductor.

En el caso de la Macroevolución parece que la mutación al azar constituye una explicación más satisfactoria que la selección natural.

65.5.4. Tendencias del Neodarwinismo

Se pueden definir dos tendencias: una innovadora, que considera un papel menos rector de la selección natural, dejando paso al azar en la evolución, lo que le pone al límite del neodarwinismo (Neutralismo, Equilibrio intermitente); y otra tendencia que tiene como máximo exponente doctrinal la denominada teoría del "gen egoísta", que podríamos considerar como neodarwinismo conservador, defendida por los sociobiólogos.

Ninguna de las escuelas evolucionistas que vamos a presentar a continuación supone un rechazo global al Neodarwinismo, sino que contienen matizaciones importantes al mecanismo general presentado por esta escuela, pero aceptando siempre el papel de las mutaciones, la selección natural y la deriva genética como mecanismos evolutivos.

I. Teoría de los equilibrios intermitentes o puntuado (ver apartado 65.4.5.)

Se debe a los paleontólogos Eldredge y Gould (1972), ya citados. Defiende que la causa principal de la especiación es el aislamiento reproductor provocado por una mutación al azar. La evolución divergente y la adaptación de las especies a las condiciones ambientales, las explica del siguiente modo:

Los puntualistas definen el **estasis** como la constancia morfológica de la especie. Gracias a esta constancia se diferencian unas de otras y pueden ser sistematizadas. Se mantiene un equilibrio formal de las especies que puede verse alterado bruscamente y, según los puntualistas, es la única forma, por medio de grandes mutaciones, y pueden estabilizarse durante algún tiempo los nuevos organismos en nuevos estasis, produciéndose sucesivamente "equilibrios intermitentes".

En un largo período de condiciones ambientales estables, se produce una multiplicación del nº de especies vivas por aislamientos reproductores. Sobreviene un cambio brusco de condiciones ambientales y sobreviven solamente las especies mejor adaptadas a las nuevas condiciones. Sobreviene un nuevo período estable y vuelve a darse la proliferación de especies, y así sucesivamente.

Por lo tanto, para ellos, el proceso evolutivo no tiene siempre un carácter gradual, como afirma la teoría sintética, sino que en muchas ocasiones se produce a saltos. Estos saltos representan la aparición de nuevas especies o la desaparición brusca de especies preexistentes.

Los modelos de especiación alopátrica, parápátrica y simpátrica también son válidos en esta teoría. La única diferencia apreciable entre este modelo y el gradualismo filético defendido por Darwin, radicaría en la tasa de cambio y, para poder descubrirla totalmente, precisaríamos un registro fósil completo. Este modelo ha generado mucha agitación en la biología evolutiva moderna.

II. El Neutralismo

Se debe al naturalista japonés Kimura. Para esta escuela, la selección natural no juega un papel principal en el desplazamiento del equilibrio de Hardy-Weinberg de las poblaciones. Cualquier mutación es válida para una población, pues las condiciones ambientales cambian al azar. Es por tanto el azar el que determina que una población evolucione en un sentido u otro. El polimorfismo (ver Especiación simpátrica, página 11) de las poblaciones se debe a un equilibrio entre mutación y deriva genética aleatoria de alelos neutros o casi neutros.

La observación de los sucesos catastróficos en la naturaleza da la razón a Kimura; por ejemplo, en una inundación de una pradera, no se salvan los animales y vegetales más resistentes al agua, sino los que se encuentran en los lugares más elevados en el momento de la inundación.

Esta hipótesis afirma que la mayor parte de las mutaciones que sufre el genoma de una especie originan genes neutros, pues no alteran el grado de supervivencia del organismo (no suponen ninguna ventaja desde el punto de vista de la adaptación al medio ambiente). Estos genes neutros persisten en el genoma o se eliminan al azar (no persisten según los neodarwinistas). Al heredarse estos genes, se producen variaciones en los individuos que provocan la aparición de nuevas especies.

Los neutralistas interpretan la relativa constancia del reloj molecular evolutivo como una firme evidencia en favor de su hipótesis.

Los ejemplos aislados de selección no son suficientes para demostrar que la variación genética en general se mantiene por selección natural o para refutar la hipótesis neutralista. Ambas teorías reconocen la selección natural como la fuerza que dirige la adaptación de los organismos; aunque muchos cambios de nucleótidos y de aminoácidos pueden carecer de efectos detectables sobre la eficacia biológica de un organismo, y su frecuencia puede estar determinada por la mutación y la deriva genética. Lo que necesitamos es una prueba de que la mayoría de los genes son selectivos o neutros.

III. Teoría del "gen egoísta"

Esta tendencia, considerada como neodarwinista conservadora, fue perfilada en los años 70 y tiene en E. O. Wilson, R. Dawkins (tiene publicado un libro con el título de "El gen egoísta") y R. L. Trivers sus máximos exponentes. La teoría defendida por ellos no difiere del neodarwinismo clásico, dado que no existe lugar para el azar en el origen de nuevas especies. Sin embargo si difiere al considerar que todo ocurre como si cada gen tuviese por finalidad propagarse en la población, es decir, multiplicar su nº en ésta hasta llegar a ser mayoritario absoluto en relación con sus alelos.

Así pues, la teoría del "gen egoísta" estaría en contradicción con el neodarwinismo en el sentido que propone como unidad básica de la evolución al gen. La competición no se produce entre individuos, sino entre alelos rivales. Sólo los genes existen como unidades permanentes a lo largo de la evolución, ya que las dotaciones cromosómicas de los individuos sólo duran una generación para en la siguiente ser una mezcla de dotaciones paternas y maternas. Sólo el gen permanece a lo largo de las generaciones. Así, los animales y las plantas serían simplemente estrategias de supervivencia para los genes.

IV. Tendencias neolamarckistas

Como hemos visto, Lamarck justificaba su creencia en la herencia de los caracteres adquiridos suponiendo que los factores que habían provocado la adaptación de los órganos a su función emigraban a las células germinales, y a través de éstas pasaban a la descendencia.

La Genética moderna es contraria a la existencia de esos mecanismos de transmisión de caracteres; sin embargo, con el tiempo se han descubierto mecanismos que en determinadas circunstancias pudieran tener consecuencias similares a los propuestos por Lamarck, como es la transducción provocada por virus lisogénicos o la presencia de transposones (genes que pueden ser transportados de unas células a otras de un mismo organismo).

De todas formas, estos fenómenos no son generales, sino que se dan en algunos casos y circunstancias. Por tanto muchos autores los citan como mecanismos que pueden acelerar la evolución tal como la describe el Neodarwinismo, pero en ningún caso se puede montar una escuela científica evolucionista basada en estos hechos.

V. Teorías finalistas

Uno de los defensores más prestigiosos de estas teorías es el zoólogo P. Grassé. Señala dos errores fundamentales del Neodarwinismo:

- Confundir evolución y adaptación. La adaptación no puede ser la finalidad de la evolución biológica: las bacterias son los seres vivos menos evolucionados, los más primitivos, y sin embargo son los que mejor se han adaptado a sobrevivir en una mayor variedad de hábitats de nuestro planeta. Además, los seres vivos que presentan un mayor grado de adaptación son los que tienen más dificultades para sobrevivir ante un cambio brusco de las condiciones ambientales: un oso hormiguero puede difícilmente sobrevivir en una área sin hormigas; una higuera no puede reproducirse si falta la pequeña avispa Blastofaga psenes, que es imprescindible para la fecundación floral.
- El Neodarwinismo considera a la selección natural como un mecanismo evolutivo, cuando en realidad dicha selección es el resultado de una serie de hechos ocurridos al azar: que en una isla abunden más los pájaros con pico gordo porque el alimento predominante son las semillas duras, es el resultado de que hayan aparecido pájaros con el pico más grueso que los demás (lo cual, como cualquier mutación, es cuestión de azar), y de que dichos pájaros no presenten al mismo tiempo caracteres que los hagan más vulnerables a los depredadores (combinación que también resultado del azar), y que dichas semillas no empiecen a escasear en las islas por cualquier suceso catastrófico o no (lo cual también depende del azar).

Al igual que los neutralistas y los partidarios de los equilibrios intermitentes, Grassé piensa que la evolución se debe más al azar de lo que supone el Neodarwinismo: la evolución ha ocurrido, pero podía no haber ocurrido, o podía haber ocurrido de otra manera.

Ante esta incertidumbre, el científico, como persona, puede preguntarse por qué ha ocurrido la evolución biológica de esta manera, de una manera que se nos presenta tan armónica, pues ha dado como resultado una naturaleza tan rica en formas y tan estable en su medio. Grassé, junto con muchos naturalistas, intuye que la evolución biológica ha funcionado como buscando un fin: la naturaleza tal como la conocemos en nuestro tiempo.

Es probable que, durante los próximos años, asistamos al nacimiento de nuevas teorías que muy probablemente centrarán su tema de discusión en considerar que la evolución no es consecuencia de la adaptación, sino de la especiación.

V. Sociobiología

Desde que en 1975, E. O. Wilson publicó el libro “Sociobiología: la nueva síntesis”, este libro ha sido el centro de arduas controversias. Su premisa básica es que la conducta social está bajo control genético. El libro contienen 26 capítulos referidos al reino animal, las controversias han surgido a causa del único capítulo que aplica la teoría a los seres humanos.

La sociobiología (ecología etológica) se encarga del estudio de la evolución de la conducta social. La conducta aparentemente altruista de muchas especies se puede explicar o bien por selección de parentesco o bien como egoísmo. El altruismo consiste en arriesgar la propia eficacia biológica en un acto que aumente la eficacia biológica de otro individuo.

En 1964, W. D. Hamilton desarrolló una teoría que explicaba los actos altruistas ⁹, basándose en un aumento de la eficacia biológica individual. Los seres humanos valoran estos actos desinteresados; sin embargo, no están favorecidos en las poblaciones naturales de animales, excepto en circunstancias muy específicas, porque los actos altruistas deberían ser seleccionados en contra. Es decir, si los demás factores son iguales, un individuo que no realiza actos altruistas tendría una eficacia biológica superior que uno que sí los realiza, y por lo tanto la eficacia biológica es mayor para los individuos egoístas.

En determinados casos, la selección natural favorecería un alelo que indujese a la conducta altruista hacia los parientes (comparten genes con el individuo que realiza el acto altruista), ya que el resultado de esta conducta sería un aumento en el nº de copias de dicho alelo en la generación siguiente.

Muchos críticos temen que los conceptos sociobiológicos se puedan utilizar para respaldar el sexismo y el racismo. En el caso de los seres humanos, la alternativa a la teoría de la sociobiología es la teoría de que la mayor parte de la conducta humana es el resultado del ambiente, incluyendo en él el aprendizaje cultural. En este momento, aunque falta mucha evidencia por recoger, la concepción sociobiológica es muy atractiva para muchos evolucionistas.

⁹ Según la selección de grupo (Wynne-Edwards), los grupos en los que los individuos se comportan de forma altruista tendrían una mayor supervivencia que los grupos en los que no lo hacen.