

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/271836424>

LA EVOLUCIÓN

Chapter · January 2004

CITATIONS

0

READS

516

2 authors:



[Carmen Zamora-Muñoz](#)

University of Granada

94 PUBLICATIONS **1,435** CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Juan José Soler](#)

Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC)

222 PUBLICATIONS **5,406** CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Tesis doctoral [View project](#)



Biodiversity of caddisflies in Andalusia (Spain) [View project](#)

LA EVOLUCIÓN

Juan José Soler Cruz y Carmen Zamora Muñoz



CHARLES DARWIN EMBARCÓ EN 1831 EN EL *BEAGLE* PARA REALIZAR UN LARGO VIAJE CIENTÍFICO ALREDEDOR DEL MUNDO

CAPÍTULO 3

■ INTRODUCCIÓN

El interés del hombre por el conocimiento del medio que le rodea es algo implícito a su naturaleza y que, por tanto, se remonta a sus orígenes. Así, a lo largo de la historia, el hombre ha tratado de describir y de explicar la existencia de los organismos vivos. Mientras que el avance de las tareas descriptivas depende directamente de la capacidad de observación y del desarrollo tecnológico de la época, la posibilidad de dar explicación a la diversidad existente va a depender de las inquietudes y “modas” intelectuales de cada momento histórico, que, a su vez, implicarán una mayor o menor necesidad de explicaciones racionales, o divinas, de los eventos naturales.

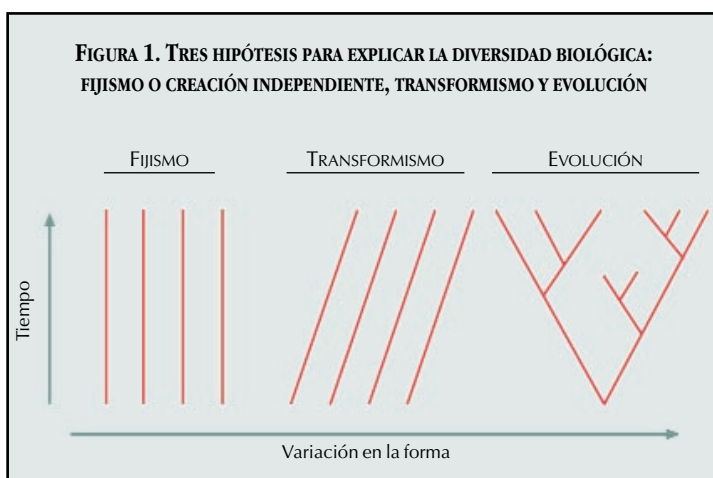
A grandes rasgos, y partiendo de la existencia de un origen, existen tres posibilidades de explicación de la gran biodiversidad que observamos. La primera explicación se refiere a que los seres vivos se originaron (o fueron creados) en un momento determinado de la historia de la Tierra, pero tal y como los conocemos actualmente. La segunda, en cambio, defiende que las formas que conocemos hoy en día son el resultado de transformaciones de unas formas en otras, de manera que las actuales representarían eslabones de una sucesión de formas que culminarían en el hombre. La tercera afirma que las formas actuales son el resultado de la diversificación de una forma ancestral y que, por tanto, las especies actuales no son eslabones evolutivos ordenados de menor a mayor complejidad. Evidentemente los tres tipos de explicaciones son excluyentes y, a lo largo de la historia,

la acumulación de conocimientos sobre los organismos vivos —y, sobre todo, el interés por buscar soluciones racionales durante los últimos siglos— produjo un abandono de las ideas fijistas (es decir, que defienden la inmutabilidad de las especies) y transformistas, a favor del desarrollo de distintas explicaciones evolutivas basadas en la diversificación de especies.

■ BREVE REPASO HISTÓRICO A LAS TEORÍAS EVOLUTIVAS

Como siempre en la historia del pensamiento, hay que remontarse hasta los filósofos griegos para encontrar las primeras teorías sobre el origen de la vida que fueran independientes de una voluntad divina. Sin embargo, la obsesión de los griegos por encontrar una explicación materialista al origen de la vida y al ser humano (sin prestar atención a los cambios posteriores) y la influencia de las ideas platónicas sobre el esencialismo o creencia en ideas inmutables impidieron el desarrollo de ideas evolutivas en esta época. Desde entonces, las ideas sobre la inmutabilidad de las especies y su creación o aparición independiente no permitieron contemplar la existencia de cambios evolutivos hasta dos milenios más tarde, durante el período de la Ilustración, en el siglo XVIII. Durante estos dos mil años y, sobre todo, tras la caída del Imperio Romano, se impone la ideología del Cristianismo, que ofrece explicaciones a los fenómenos naturales basadas en el dogma bíblico, por lo que la necesidad de buscar interpretaciones racionales desaparece.

Durante los siglos XVI y XVII, los descubrimientos en astronomía y física de **Copérnico**, **Galileo** y **Newton** conllevan un drástico cambio en la concepción que hasta entonces se tenía del Universo. La Tierra pasa de ser el centro del Universo a convertirse en un pequeño e insignificante punto entre miríadas y miríadas de estrellas y planetas. Esta revolución científica influyó decisivamente en la historia del pensamiento humano, ya que estos descubrimientos permitían una explicación por causas naturales de fenómenos que hasta entonces sólo se podían atribuir a la voluntad divina.



En el campo de las Ciencias Naturales, la acumulación de conocimientos descriptivos sobre floras y faunas hasta entonces desconocidas (procedentes de los viajes exploratorios de navegantes europeos durante los siglos XVI-XVIII), y de fósiles de organismos extintos, la falta de explicación a la existencia de órganos vestigiales en los seres vivos y el reforzamiento cada vez mayor de la inmensa edad de nuestro planeta plantearon enormes problemas a la literalidad del relato bíblico y contradicciones con la sabiduría del Creador, que dieron lugar a distintas teorías más o menos independientes de la acción divina. En este escenario, **Georges Louis Leclerc**, conde de Buffon (1707-1788), propone una explicación por procesos naturales a la diversidad de organismos existentes. Los organismos aparecerían por generación espontánea como consecuencia de la asociación de moléculas orgánicas, de manera que podía haber tantos tipos de animales o plantas como combinaciones variables de moléculas orgánicas. Sin embargo, descartaba la posibilidad de que especies diversas pudieran descender de un ancestro común y, por tanto, no se podría considerar como una explicación evolutiva (transformación de una especie en otra por procesos naturales). En este mismo siglo, **Erasmus Darwin** (1713-1802), abuelo de Charles Darwin, especuló sobre la trasmutación de especies, pero tampoco desarrolló una teoría evolutiva.

Por tanto, aunque el ambiente intelectual de la época era el propicio para el desarrollo de teorías evolutivas que explicaran la diversidad existente de organismos por procesos naturales, no fue hasta principios del siglo XIX cuando **Jean-Baptiste de Monet**, caballero de Lamarck (1744-1829), propuso que los organismos podían dar lugar a una continuidad de formas para ir mejorando o perfeccionando su explotación del medio a lo largo de su historia. Basándose en esta idea de la continuidad de las formas, desarrolló en 1809, en su obra *Filosofía Zoológica*, una teoría evolutiva según la cual el cambio gradual de las condiciones del medio a través del tiempo daría lugar a alteraciones en los individuos. Estas alteraciones serían producidas por el esfuerzo habitual de los organismos para adaptarse al nuevo medio (ley del uso y del desuso), y consistirían en modificaciones anatómicas graduales transmitidas a la descendencia (ley de los

GEORGES LOUIS LECLERC, CONDE DE BUFFON (1707-1788)

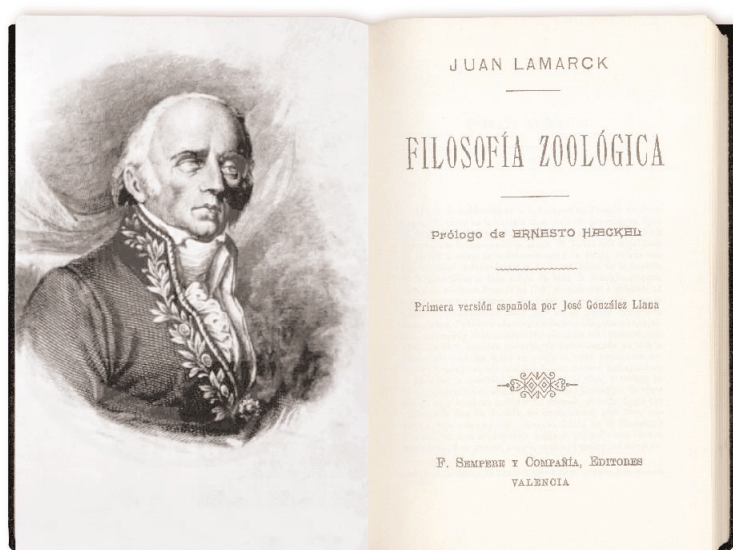
Este naturalista francés defendió la idea de una transformación limitada de las especies y amplió notablemente la edad estimada de la Tierra.

Fotografía de una ilustración de J. Armet (1881) en *La Ciencia y sus Hombres. Vida de los sabios ilustres desde la Antigüedad hasta el siglo XIX* (D. Jaime Seix, editor)

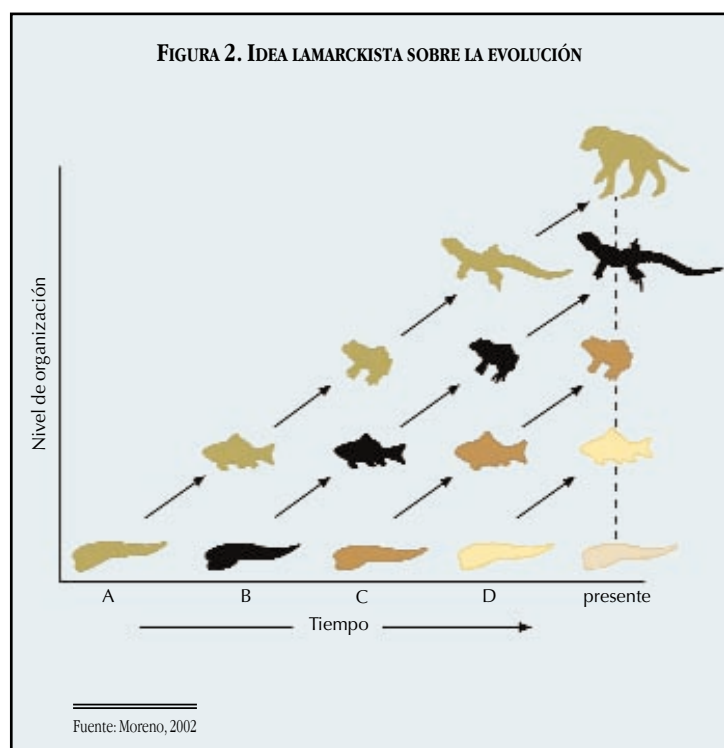


caracteres adquiridos). Tras una larga serie de generaciones, una especie llegaría a transformarse en otra diferente. Esta teoría explicaba, por procesos naturales, que las formas fósiles fueran diferentes a los animales actuales, ya que los organismos no se habrían extinguido realmente sino transformado de forma gradual en los organismos que actualmente pueblan la Tierra.

Aunque la teoría evolutiva propuesta por Lamarck tuvo bastantes defensores, durante casi la totalidad del siglo XIX, la idea de la inmutabilidad de las especies siguió ampliamente aceptada. El mismo **Charles Darwin** (1809-1882) aceptaba el dogma creacionista cuando embarcó en el *Beagle* en 1831. Sin embargo, la observación de numerosos fenómenos de distribución, variación y adaptación de animales, durante su largo viaje alrededor del mundo, le permitió desarrollar en 1859, en su obra *El origen de las especies*, la teoría de la evolución actualmente aceptada y fundamentada en las ideas de descendencia con modificación, a partir de un origen común, y selección natural de los más aptos. A esta idea



LA OBRA MAESTRA DE LAMARCK, *PHILOSOPHIE ZOOLOGIQUE*, PUBLICADA EN 1809, CONTRIBUYÓ A EXTENDER LA IDEA DE LA EVOLUCIÓN POR EL MUNDO CIENTÍFICO; SIN EMBARGO, LA PRIMERA TRADUCCIÓN AL ESPAÑOL TUVO QUE ESPERAR UN SIGLO



de la actuación de la selección natural como mecanismo evolutivo llegó también, independientemente de Darwin, el naturalista **Alfred Russel Wallace** (1823-1913). En 1858, un año antes de la publicación de la obra de Darwin, se presentó en la Sociedad Linneana de Londres un artículo de ambos autores, que no tuvo demasiada trascendencia. Esta situación cambiaría al año siguiente con la publicación de *El origen de las especies*, que gozó

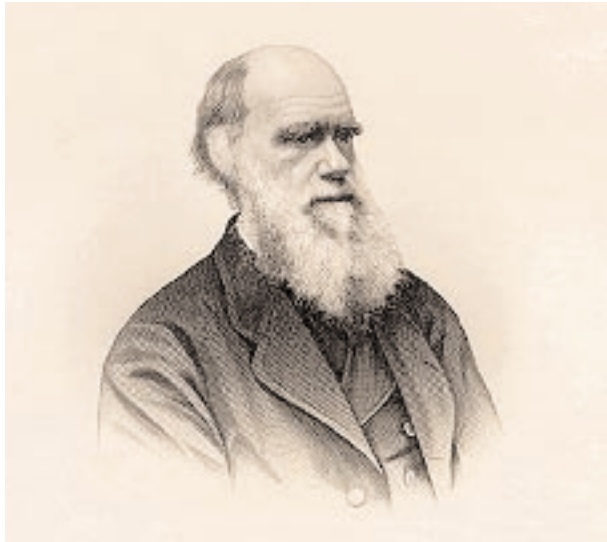
de una repercusión inmediata en la sociedad y en la comunidad científica.

Con la teoría de la evolución de caracteres heredables por medio de la selección natural, se produjo la principal revolución en el pensamiento biológico, aportando una nueva explicación sobre el mecanismo del origen, evolución y adaptación de las especies. Quizás el aspecto más revolucionario de la teoría de Darwin es que proponía un mecanismo natural sencillo capaz de provocar cambios, apariciones y extinciones de especies y, por tanto, su diversidad, sin necesidad de aludir a una herencia de caracteres adquiridos, ni a una continuidad jerárquica en la “perfección” de las especies actuales que tuviera a la especie humana como cumbre de la perfección (la llamada *Scala Naturae*), ni por supuesto a una divinidad que dirigiera la evolución. Por tanto, Darwin extiende al mundo orgánico el concepto de naturaleza derivado de la astronomía, la física y la geología; la noción de que los fenómenos naturales pueden ser explicados como consecuencia de leyes immanentes, sin necesidad de postular agentes sobrenaturales o finalidades de estos fenómenos.

Darwin dedujo la teoría de la selección natural basándose, entre otras, en las ideas de Malthus sobre la relación entre el crecimiento de las poblaciones humanas y el de los recursos, y la aplicó para explicar la evolución de las especies y sus adaptaciones. Después de la muerte de Darwin, la teoría de la evolución por selección natural paso por un período en el que disfrutó de muy pocos seguidores. Entre otras razones, se debió a que Darwin no encontró una solución satisfactoria para explicar los mecanismos de herencia de los caracteres sobre los que actúa la selección natural. La solución ya existía, pero Darwin nunca llegó a conocerla. En 1866, el monje agustino **Gregor Mendel** publicó sus trabajos sobre herencia de caracteres, pero no fue hasta los años treinta del siglo XX cuando la teoría de la herencia de Mendel se utilizó como complemento de la teoría de la evolución por selección natural de Darwin. Esta teoría explica la herencia biológica a través de pares de factores (genes) provenientes de cada progenitor, que no se mezclan, sino que se separan uno de otro dando lugar a la formación de células sexuales o gametos.

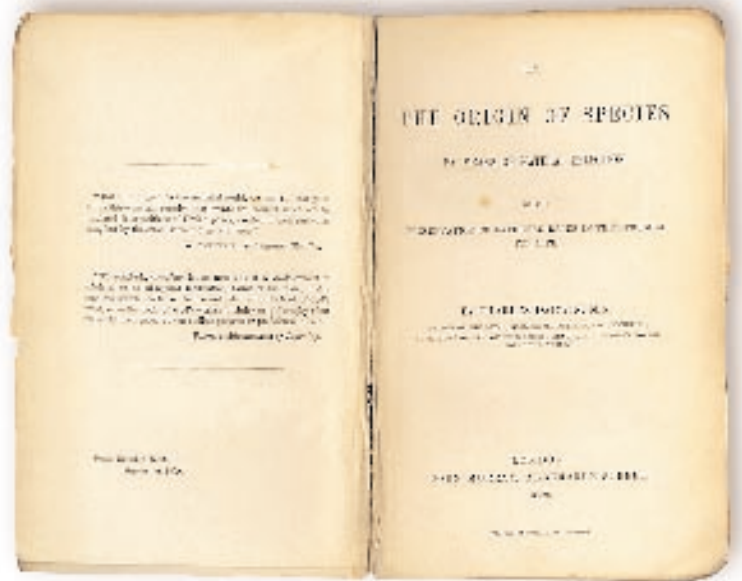
RETRATO DE CHARLES R. DARWIN

Charles R. Darwin (1809-1882), naturalista del H M S *Beagle* y zoólogo. Sus cartas y notas sobre la teoría de la evolución fueron expuestas en la Sociedad Linneana el 1 de junio de 1858. Su libro *El origen de las especies mediante la selección natural* (1859) revolucionó la biología



La síntesis de ambas teorías fue llevada a cabo principalmente por tres autores: **Ronald A. Fisher**, **J. B. S. Haldane** y **Sewall Wright**. Sus conclusiones, recopiladas y ampliadas por Theodosius Dobzhansky en su libro *La Genética y el origen de las especies*, brindaron una estructura teórica para la integración de la genética con la teoría de Darwin, dando lugar a lo que se conoce como **Teoría Sintética de la Evolución**. Sus conclusiones se podrían resumir en los siguientes cinco puntos:

- 1.— Las poblaciones contienen variabilidad genética generada “al azar”.
- 2.— Las poblaciones evolucionan mediante cambios en las frecuencias génicas originados por deriva genética, flujo génico y, sobre todo, selección natural.
- 3.— Las variaciones que producen ventajas selectivas tienen efectos fenotípicos generalmente pequeños (las grandes generalmente son deletéreas), por lo que el cambio adaptativo es generalmente gradual (gradualismo).
- 4.— La diversificación se genera por especiación (evolución del aislamiento reproductivo entre poblaciones).
- 5.— Los procesos de diversificación llegan, con el tiempo, a producir cambios lo suficientemente grandes como para que den lugar a taxones de orden superior (género, orden, etc.).



PRIMERAS PÁGINAS DE *EL ORIGEN DE LAS ESPECIES MEDIANTE LA SELECCIÓN NATURAL*, DE CHARLES R. DARWIN, PUBLICADO EN 1859

Los modelos matemáticos de selección natural propuestos por estos autores siguen vigentes en la actualidad, o han sido las bases de modelos más modernos y complejos.

■ EVOLUCIÓN POR PROCESOS DE SELECCIÓN NATURAL

El argumento central de Darwin para formular la teoría de la evolución por selección natural parte de una limitación de los recursos y de la variabilidad existente en la naturaleza entre individuos de la misma especie o población, dos hechos totalmente irrefutables.

La lógica del proceso de selección natural es muy simple. Si imaginamos una población en la que los organismos existentes explotan los mismos recursos, es fácil suponer que estos recursos no se repartan por igual, ya que la variabilidad existente entre organismos (por ejemplo, mayor o menor velocidad de carrera) puede estar relacionada con la capacidad de obtener esos recursos (por ejemplo, capturar a una presa). Si ahora suponemos que el número de descendientes de cada individuo es directamente proporcional a la cantidad de recursos que consigue del medio, y que estas características son transmisibles a su descendencia, la consecuen-

cia irremediable sería que, debido a que los organismos con características óptimas (en relación con las que poseen los demás individuos en la población) dejan más descendencia, la proporción de individuos con estas características aumentaría progresivamente en nuestra población. Es decir, las características más comunes en los individuos que componen dicha población serían cada vez más óptimas para explotar los recursos de que disponen.

El argumento anterior, aunque válido, plantea algunos problemas. Todo el proceso se basa en la existencia de una variabilidad en los individuos que forman la población pero, a su vez, los procesos de selección la reducen. Si los procesos de selección natural consiguieran uniformar nuestra población, ya no podrían existir procesos de selección. Sin embargo, esto no ocurre gracias a la existencia de mecanismos que continuamente aportan variabilidad a la población. Estos mecanismos son, por tanto, esenciales para entender los procesos evolutivos por selección natural, ya que nos explican la aparición de caracteres nuevos en las poblaciones. Además, aunque los procesos de selección natural estén actuando durante largos períodos de tiempo en ambientes bastante constantes, permiten que, en la mayoría de los casos, exista suficiente variación entre los individuos de la población como para que la selección natural pueda actuar, sobre todo cuando se producen cambios en el ambiente.

■ CONDICIONES PARA QUE ACTÚE LA SELECCIÓN NATURAL

La selección natural puede ser definida como el proceso que ocurre si, y sólo si, se dan las tres condiciones siguientes: que en la población exista (a) variabilidad individual en algunos de sus atributos o caracteres (**variación fenotípica**); (b) una relación directa entre esos caracteres y la habilidad del individuo que los posee en el emparejamiento, en su fertilidad, fecundidad, y/o supervivencia (**variación en eficacia biológica**); y (c) una similitud entre el carácter que presenten los padres y sus descendientes, la cual debe ser independiente, al menos parcialmente, del efecto de un ambiente común (**caracteres heredables**). Consecuentemente, si esas

tres condiciones se cumplen, uno o dos sucesos pueden ocurrir:

1.— Que la distribución de frecuencias del carácter en la población difiera entre clases de edad más allá de lo esperado por la ontogenia (crecimiento y desarrollo).

2.— Que, si la población no está en equilibrio, la frecuencia de distribución del carácter de todos los descendientes en la población sea diferente de la que mostraba la población de sus antecesores, más allá de lo esperado sólo por las condiciones (a) y (c).

Las condiciones (a), (b) y (c) las cumplen todas las poblaciones de organismos vivos, y los efectos (1) y (2) son simplemente los resultados probabilísticos y estadísticos de las relaciones entre efectos y condiciones biológicas. Por tanto, se puede concluir que todos los organismos vivos están sometidos a este tipo de procesos, cuyo resultado es el cambio en las frecuencias fenotípicas de sus poblaciones.

VARIABILIDAD GENÉTICA

Principalmente son tres los procesos que generan variabilidad genética: los procesos de recombinación, los de migración y las mutaciones. En Eucariotas, durante la formación de los gametos, los cromosomas heredados de los dos progenitores se recombinan entre sí (**recombinaciones**) de manera que, para un individuo con un nivel de heterocigosidad normal, la probabilidad de producir dos gametos idénticos es prácticamente nula. Por otra parte, debido a que la teoría implica la existencia de procesos evolutivos a escala poblacional, las frecuencias de distintos genotipos en distintas poblaciones van a variar y, por tanto, el paso de individuos de una población a otra (**migraciones**) lleva también consigo la incorporación de genes nuevos o “raros” a las poblaciones. Por último, las **mutaciones** que, en un sentido amplio, se definen como cualquier alteración en la secuencia de ADN, son, sin lugar a dudas, la principal fuente de variabilidad genética. Es el único proceso por el que pueden aparecer en una población nuevos alelos, y de ahí su enorme importancia en los procesos evolutivos. Las mutaciones se producen por fallos o errores ocasionales en la lectura de los cromosomas, de manera

que las células hijas difieren de las parentales en la secuencia de nucleótidos, o en el número de ellos, en el ADN. Las tasas de mutación han sido medidas en una gran variedad de organismos. Como promedio, en organismos pluricelulares, la probabilidad de que aparezca una mutación dada ocurre entre uno de cada cien mil genes y uno de cada un millón de gametos. Si consideramos simultáneamente todos los genes del organismo y la cantidad de gametos que puede producir durante toda su vida, podemos concluir que es más que probable que, en cada uno de los organismos vivos, se produzcan mutaciones. Las mutaciones pueden tener una gran influencia en la eficacia biológica de los organismos; sin embargo, la mayoría posee efectos deletéreos o neutros, y muy pocas efectos beneficiosos que incrementen la eficacia biológica de los organismos portadores. Por ello, existen numerosos mecanismos para eliminar la mayoría de las mutaciones deletéreas de la línea germinal, con lo que la mayoría de las mutaciones que pasan a la siguiente generación se podrían considerar neutras, e incluso algunas pueden ser beneficiosas para el organismo portador.

VARIABILIDAD EN LA EFICACIA BIOLÓGICA INDIVIDUAL Y SU RELACIÓN CON LA VARIACIÓN GENÉTICA

Si existe variabilidad en la eficacia biológica de los individuos de una población y, además, esa variabilidad está asociada a unos variantes genéticos, es irremediable que las frecuencias génicas cambien en las siguientes generaciones hacia una mayor representación de los individuos con características asociadas a una mayor eficacia biológica.

Aunque el término de **eficacia biológica** es bastante intuitivo, no es fácil de medir en poblaciones naturales. En principio, cualquier medida que estuviera relacionada con la contribución de un fenotipo a generaciones sucesivas podría ser válida (por ejemplo: fertilidad, número de cópulas exitosas, número de hijos, eficiencia en eludir depredadores o parásitos, eficacia en conseguir alimento, etc.). Sin embargo, en poblaciones naturales, la eficacia biológica se mide como el número



LAS ORQUÍDEAS DEL GÉNERO *ORPHYS* LLAMARON LA ATENCIÓN DE DARWIN POR LA AUSENCIA DE NÉCTAR. ACTUALMENTE SE SABE QUE SU MORFOLOGÍA ES UNA ADAPTACIÓN PARA SER POLINIZADAS POR ABEJORROS. ATRAEN A LOS INSECTOS MACHOS POR SU PARECIDO CON LAS HEMBRAS; AQUÉLLOS, EN SU INTENTO DE COPULAR CON LAS FALSAS HEMBRAS, SE IMPREGNAN DE POLEN, QUE LUEGO TRANSPORTARÁN A OTRAS ORQUÍDEAS

medio de descendientes producidos por un fenotipo; descendientes que, a su vez, llegan a reproducirse, dando lugar a individuos fértiles. Por tanto, una buena estimación sería el número de nietos que produce cada uno de los fenotipos de la población.

Debido a que un mismo genotipo puede dar lugar a distintos fenotipos dependiendo del ambiente en el que se desarrolle el genotipo, y a que lo que se transmite entre generaciones es el genotipo, habría que estimar un valor de eficacia biológica media para cada genotipo para

intentar predecir lo que pasará con nuestra población en generaciones futuras. Este valor se podría expresar tanto en valor absoluto como en valor relativo a los demás genotipos en la población, ya que los resultados no varían. Teniendo en cuenta este valor, se podrían estimar los cambios en las frecuencias génicas de una población en generaciones futuras utilizando los modelos matemáticos de selección natural. Por ejemplo, si suponemos que una población está formada por dos genotipos (A y B), que representan el 70 y el 30% de los individuos de la población, respectivamente, y que la eficacia de uno de los genotipos (el A) es un 20% más baja que la del otro (el B; en términos relativos, 0,8 y 1 para A y B, respectivamente), en sólo 5 generaciones las frecuencias de cada genotipo se igualarían y, en aproximadamente 25 generaciones, los individuos del genotipo más frecuente (el A) desaparecerían de nuestra población.

Por tanto, una pequeña diferencia en el grado de selección de los genotipos sería suficiente para que un gen ventajoso invadiera y sustituyera a un gen menos ventajoso en la población. Por otro lado, la evolución por selección natural se basa en el éxito diferencial de los individuos, y no de poblaciones o de especies. A todas estas conclusiones ya llegó Ronald Fisher en 1930, con la construcción de la teoría genética de selección natural, una teoría que podía ser probada en poblaciones naturales.

■ TIPOS DE SELECCIÓN NATURAL

Debido a que los procesos evolutivos se detectan por cambios en las frecuencias de distribución de caracteres heredables entre generaciones, y a que estas frecuencias, cuando se ajustan a una distribución normal, se pueden definir simplemente según su media poblacional y su varianza, la clasificación más extendida de los tipos de selección está relacionada con la forma en que los procesos de selección natural afectan a estos parámetros poblacionales. Los caracteres pueden ser cuantitativos o cualitativos y la distribución de frecuencias puede verse afectada de tres formas distintas, dando lugar a tres tipos de selección direccional, estabilizadora y disruptiva.

SELECCIÓN DIRECCIONAL

Se produce cuando los individuos de uno de los extremos de la distribución de frecuencias tienen mayor eficacia biológica y son favorecidos por la selección natural. En este caso, en generaciones sucesivas, la media cambia, desplazándose hacia el valor de los individuos con mayor eficacia biológica, mientras que la varianza disminuye.

Los componentes físicos y biológicos del ambiente están cambiando continuamente y cuando estos cambios persisten durante largos períodos de tiempo pueden favorecer a individuos con unas características heredables determinadas. Si tomamos como ejemplo el carácter tamaño corporal y suponemos que, en un ambiente determinado, los individuos de menor tamaño producen más descendientes que los de mayor tamaño, estaríamos ante un caso de selección direccional, ya que podríamos predecir que el valor medio del tamaño corporal disminuiría en esa población a lo largo de generaciones sucesivas. Quizás los casos de selección direccional más fáciles de comprender son los de selección artificial, ya que, en la mayoría de los casos, lo que el hombre pretende es aumentar o disminuir un carácter determinado (tamaño de puesta en las gallinas, cantidad de leche producida por vacas, tamaño y características de semillas de cereales, etc.). Este efecto se consigue seleccionando artificialmente que los descendientes que pasen a la siguiente generación sean sólo aquellos que presenten las características que interesan.

En la naturaleza el proceso es muy similar: la diferencia radica en que el diferencial reproductivo entre los individuos de una población viene determinado por agentes naturales y no por el hombre. Existen muchos ejemplos llamativos en la naturaleza, sobre todo por la rapidez con que se produce el proceso. Uno de ellos es el caso del melanismo industrial (mutación melánica asociada a los efectos de la contaminación) en los Lepidópteros, y más concretamente el caso de la geómetra del abedul (*Biston betularia*). La forma *typica* de esta especie (fondo blanco con jaspeado en negro) era la forma común en los bosques caducifolios de Inglaterra a principios del siglo XIX y su coloración le permitía camu-

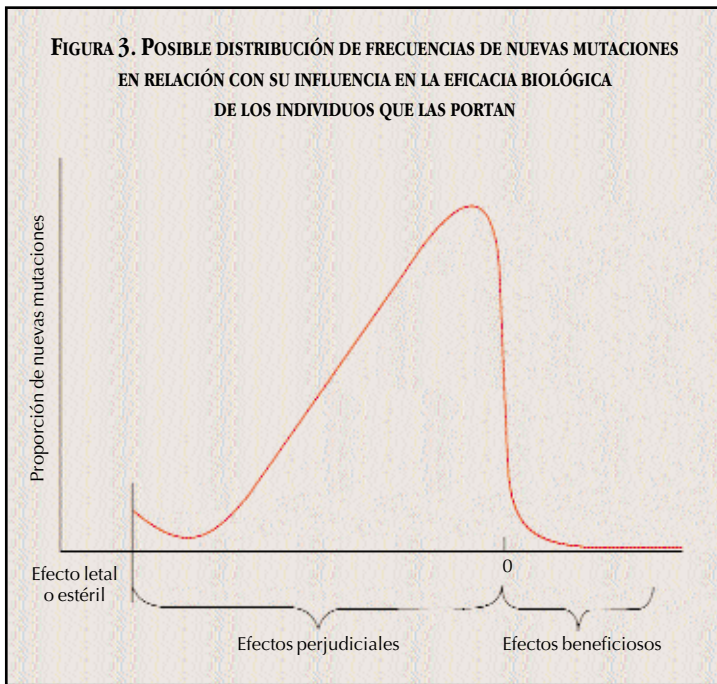
flarse con los líquenes de las cortezas de los abedules. Hasta 1848, año en que se detectó por primera vez la forma melánica (*carbonaria*) de esta especie, estaba prácticamente ausente de las colecciones entomológicas y citas bibliográficas. Pero en tan sólo cincuenta años esta forma de *B. betularia* aumentó su frecuencia espectacularmente (hasta un 90%). Debido a la contaminación producida por la industria, los abedules donde estas especies se posaban perdieron los líquenes y sus cortezas pasaron a ser bastante oscuras, por lo que las mariposas de color claro eran muy fácilmente detectadas por los depredadores. En efecto, H. B. D. Kettlewell demostró que las aves depredaban diferencialmente sobre las formas no miméticas con el nuevo aspecto de las cortezas de los abedules (la forma *typica* en este caso). Las formas melánicas dejaban consecuentemente más descendencia y aumentaron su frecuencia en la población en las sucesivas generaciones.

Otros ejemplos bastante bien documentados de selección direccional están relacionados con la influencia humana en la naturaleza y se refieren a la resistencia de organismos patógenos a los antibióticos o pesticidas usados por el hombre. La utilización de estas sustancias selecciona a los individuos con algún tipo de resistencia a dichos compuestos y, en relativamente pocas generaciones, los individuos resistentes se extienden en la

población, haciendo ineficaces estos tratamientos. Vamos a explicar un poco más detenidamente el caso de resistencia a antibióticos, ya que el mecanismo de selección direccional es idéntico al del caso de los pesticidas. Los virus y las bacterias tienen un tiempo de generación muy corto y, en pocas horas, son cientos las generaciones que se producen. Además, son organismos con una gran facilidad de mutación, lo que hace muy probable la aparición de mutantes resistentes a los fármacos en un tiempo relativamente corto. Cuando estas mutaciones aparecen, se extienden rápidamente en las poblaciones de patógenos sometidos a tratamientos con antibióticos y, al cabo de pocos años, el fármaco utilizado resulta ineficaz ante el patógeno. Un ejemplo lo constituye la evolución de la resistencia de estafilococos a la penicilina. Los estafilococos son la causa más frecuente de infección de las heridas. En 1941 todos ellos eran vulnerables a la penicilina, pero en 1944 aparecieron algunas cepas que producían enzimas que descomponían la penicilina y, por tanto, la hacían ineficaz. Actualmente el 95% de las cepas de estafilococos muestran algún tipo de resistencia a este antibiótico. En 1950 se desarrolló una penicilina artificial, la meticilina, capaz de matar a los estafilococos resistentes, pero pronto volvieron a aparecer cepas resistentes, por lo que hubo que producir otros fármacos nuevos. En todos los intentos posteriores con nue-



LOS FÓSILES, COMO EL DE ESTE OSTEÍCTIO DE HACE 35 MILLONES DE AÑOS, DESEMPEÑARON UN PAPEL FUNDAMENTAL EN EL AVANCE DE LAS IDEAS EVOLUCIONISTAS



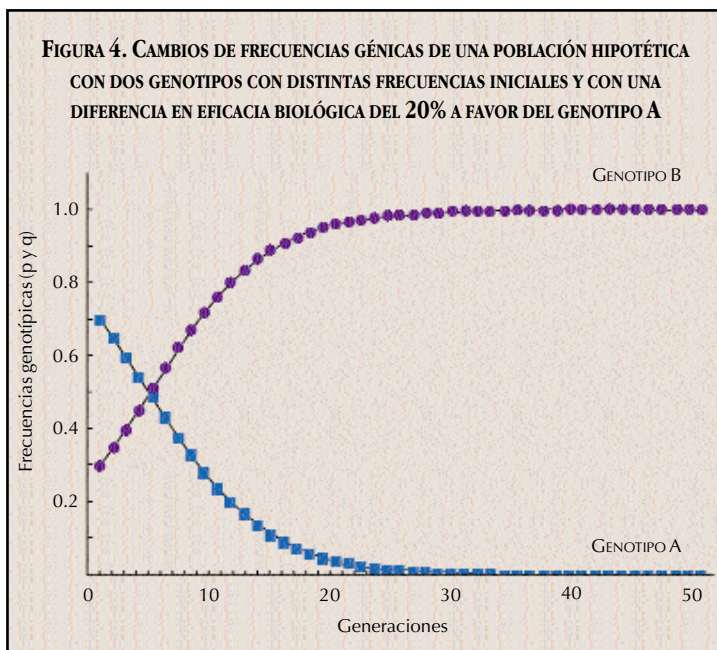
FORMAS *TYPICA* (ARRIBA) Y *CARBONARIA* (ABAJO)
DE LA POLILLA *BISTON BETULARIA*

selección del más resistente y a la dispersión de los genes resistentes. Por tanto, estas consecuencias del uso indiscriminado de antibióticos implican una aceleración en la tasa de evolución microbiana hacia la resistencia a antibióticos, constituyendo actualmente un problema de salud pública muy importante.

SELECCIÓN ESTABILIZADORA

Aparece cuando los individuos con caracteres intermedios son los que producen más descendientes. Es decir, existe un valor intermedio óptimo para el carácter. En este caso, la media no cambia y la varianza disminuye. Es, quizás, el tipo de selección más común en la naturaleza, sobre todo en poblaciones o especies de ambientes poco cambiantes. Es decir, si imaginamos un ambiente constante durante un largo período de tiempo en el que existiera un óptimo de un carácter determinado (por ejemplo, un tamaño de puesta determinado en aves) asociado a un mayor éxito reproductor, al principio existirían individuos con tamaños de puesta muy variable, pero el paso del tiempo desembocaría irremediablemente en un cambio de las frecuencias fenotípicas en las poblaciones, haciéndose cada vez más comunes los individuos con un carácter próximo al óptimo, y desapareciendo de la población los fenotipos extremos.

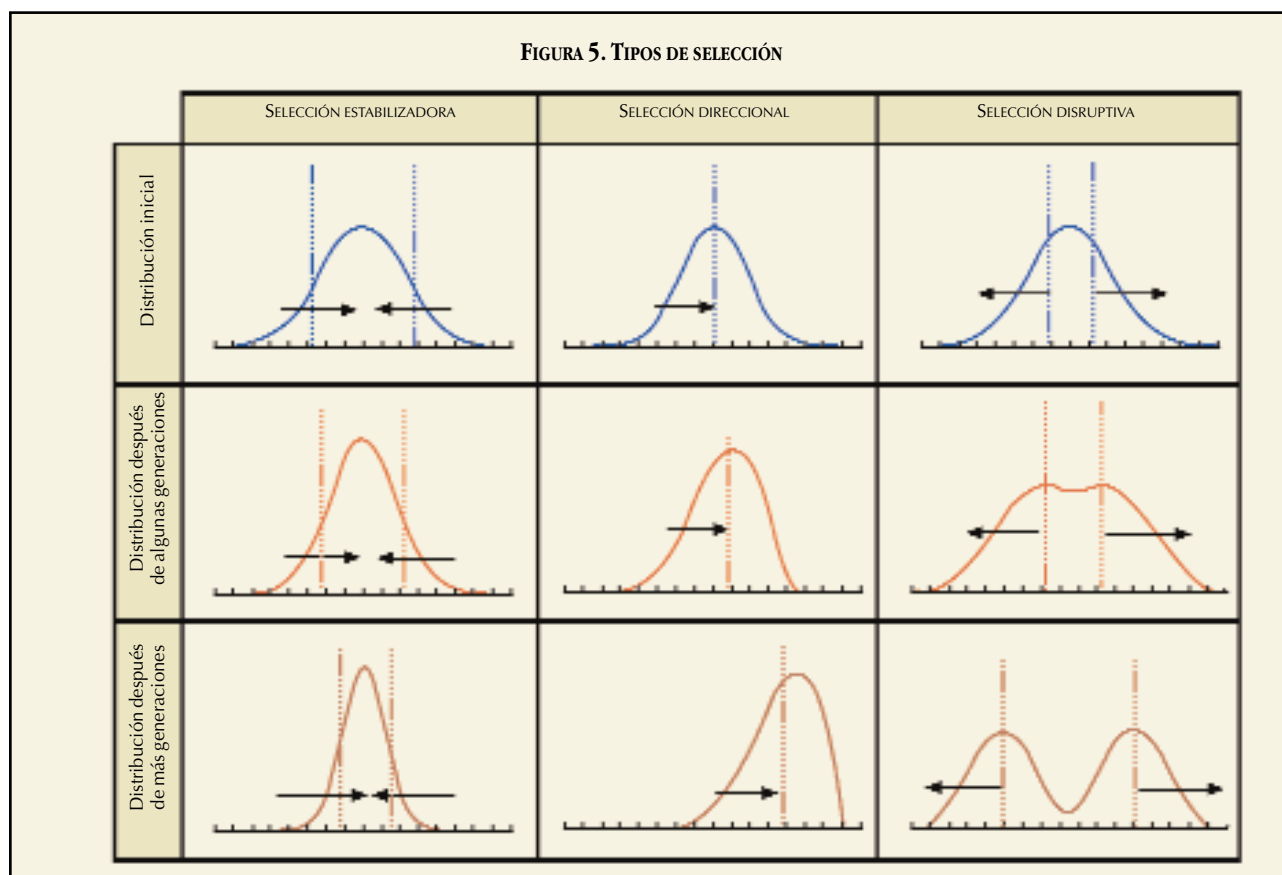
Esta selección estabilizadora llevaría consigo una disminución de la variabilidad del carácter en la población.



vos fármacos, la resistencia a dichos compuestos por parte de los elementos patógenos ha sido muy rápida (existen casos de aumento de la tasa de resistencia al 80% en tan sólo un año).

Actualmente el uso masivo de antibióticos por las sociedades humanas (en algunos países de la Comunidad Europea se consume una tonelada de antibióticos diaria) impone unas presiones selectivas enormes sobre las bacterias y, simultáneamente, contribuye al incremento de la diversidad de fenotipos resistentes, a la

FIGURA 5. TIPOS DE SELECCIÓN



Sin embargo, como se ha expuesto anteriormente, esta disminución no tiene por qué llevar consigo una disminución en la variabilidad genética poblacional, debido a que existen mecanismos naturales que generan esta variabilidad. Además, en muchos casos, el óptimo de un carácter no es el mismo para todos los fenotipos de la población, sino que depende de la expresión de otros caracteres relacionados entre sí, estando el óptimo de cualquier carácter relacionado con una solución de compromiso con el de otros caracteres.

Es importante tener en cuenta que la nula influencia de la selección estabilizadora sobre la media poblacional del carácter haría imposible su detección en estudios en los que no se tuviera en cuenta la varianza poblacional. Por tanto, la conservación evolutiva de fenotipos durante largos períodos de tiempo no tendría por qué ser interpretada como un hecho que produce en períodos en los que la selección natural no está actuando, sino que, muy probablemente, la no-existencia de cambios fenotípicos aparentes durante largos períodos evolutivos (conservación evolutiva) podría ser consecuencia de una continua y fuerte selección estabilizadora.

SELECCIÓN DISRUPTIVA O DIVERSIFICADORA

Ocurre cuando los individuos de los extremos de la distribución de frecuencias presentan una eficacia biológica mayor que la de individuos con valores intermedios del carácter. En este caso la media no cambia, pero la varianza aumenta.

Este tipo de selección, aunque puede parecer a primera vista muy poco probable, es bastante común, y tiene como resultado la aparición de nuevas especies (especiación simpátrica). Las distintas especies de pinzones que Darwin encontró en las Islas Galápagos seguramente evolucionaron por selección disruptiva. Éste también podría ser el caso de especies polimórficas en las que distintos fenotipos pueden ser favorecidos con la misma intensidad por procesos de selección natural. Un ejemplo es el de los piquituertos (*Loxia* sp.), unos fringílicos que presentan la mandíbula superior curvada hacia un lado y la inferior hacia otro. Aparentemente, el hecho de tener mandíbulas curvadas hacia la derecha o hacia la izquierda no conlleva ninguna ventaja, pero no existen

individuos intermedios, ya que éstos no serían capaces de abrir las piñas de los pinos para llegar a su principal alimento, los piñones.

Los pinzones de Darwin comprenden actualmente 15 especies endémicas (14 en las Islas Galápagos y 1 en la Isla de Cocos). Un estudio reciente de las relaciones filogenéticas de estas especies concluye que son un grupo monofilético e identifica a un género de fringílidos centro y sudamericanos (*Tiaris* sp.) como sus parientes vivos más próximos. La principal diferencia entre estas especies de pinzones reside en la forma y el tamaño de sus picos y su eficiencia explotando distintos recursos en estas islas. La explicación más probable a esta variación de especies (radiación adaptativa) es que, dentro de la variación existente en la especie ancestral que colonizó las islas, existiera también una variación en la eficacia a la hora de explotar los recursos existentes, que se traduciría en un éxito diferencial de algunos fenotipos. Es decir, los procesos de selección favorecerían la proli-

feración de fenotipos óptimos para los distintos tipos de recursos, dando lugar a las especies que conocemos actualmente. Debido a que fenotipos intermedios serían menos eficaces, éstos desaparecerían de la población por medio de procesos de selección disruptiva.

■ PROCESOS DE SELECCIÓN NATURAL, PRESIONES SELECTIVAS Y ADAPTACIONES

Aunque existen varios procesos que dan lugar a cambios evolutivos (véase el apartado “Breve repaso histórico a las teorías evolutivas”), sólo el proceso darwiniano de selección natural produce adaptaciones, es decir, características que permiten a los organismos explotar el medio ambiente de forma óptima. La **selección natural**, entendida como el proceso que puede producir adaptaciones, es una de las bases fundamentales de la

FIGURA 11. PLAN BÁSICO DE LOS HUESOS DE LAS EXTREMIDADES ANTERIORES DE ALGUNOS TETRÁPODOS COMO EJEMPLO DE HOMOLOGÍAS MORFOLÓGICAS

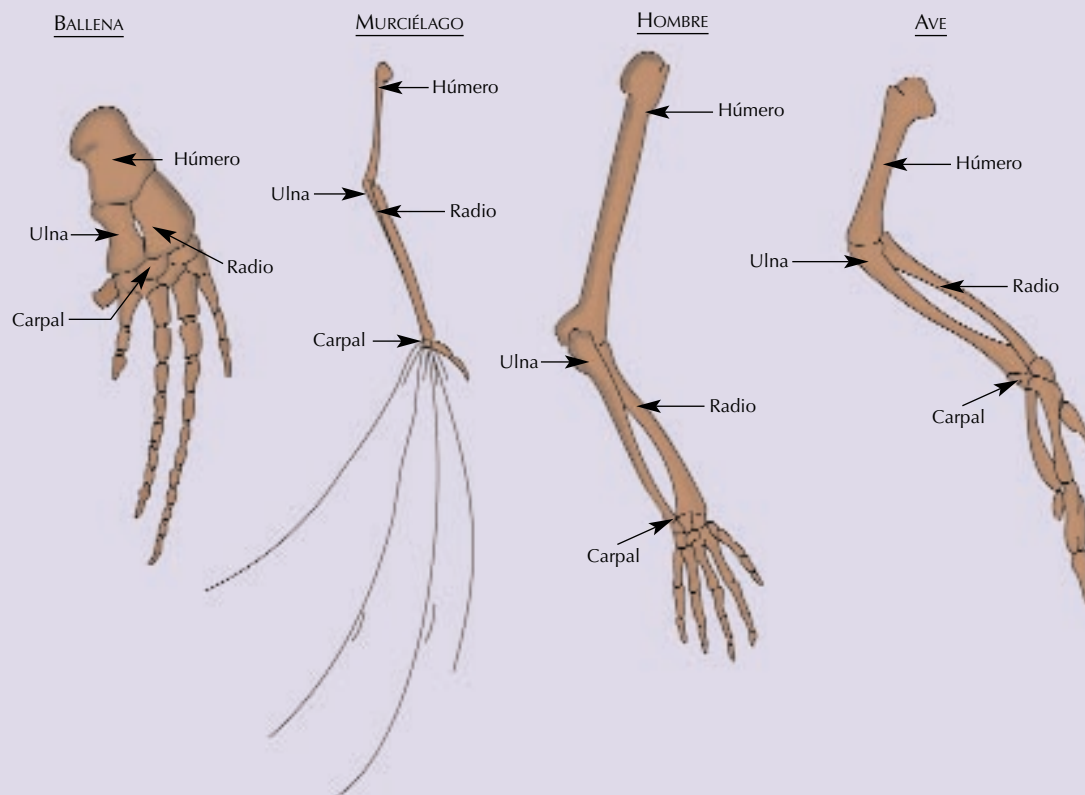
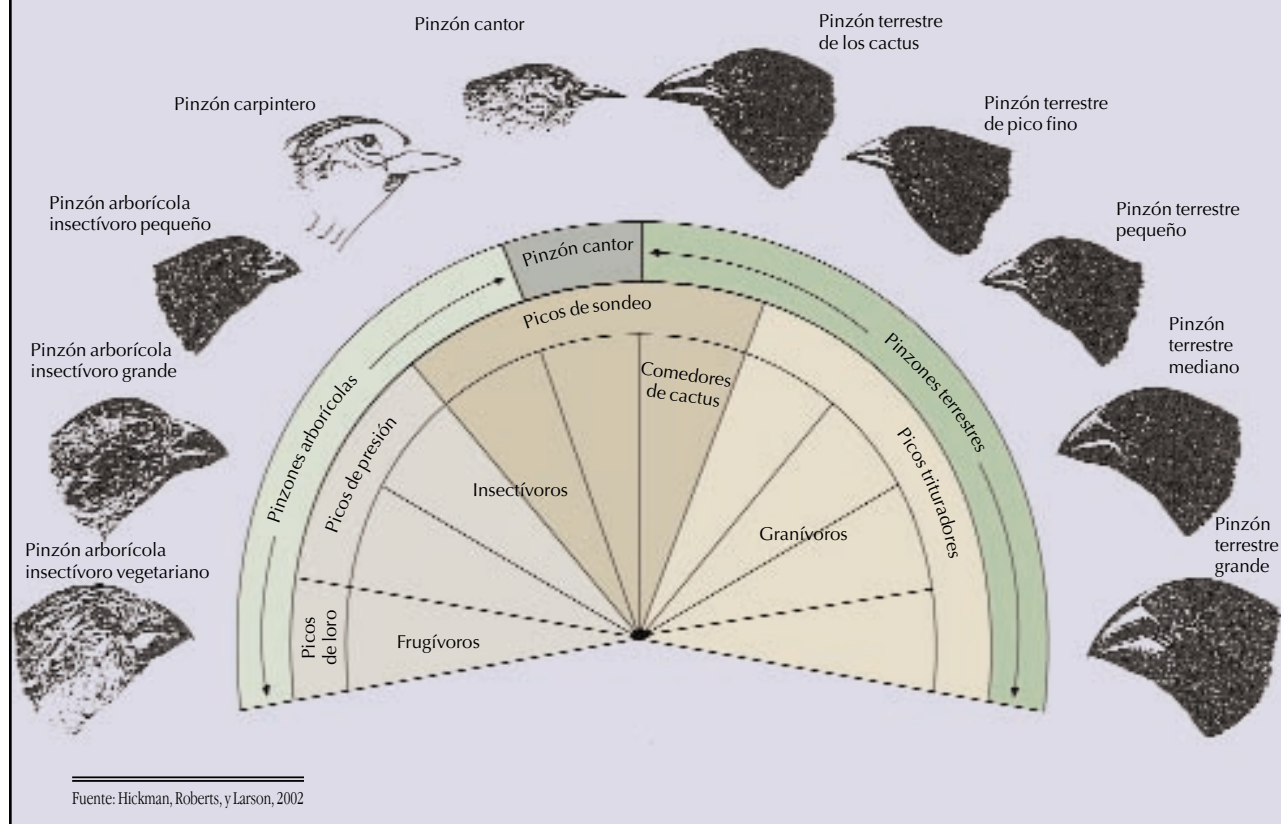


FIGURA 7. RADIACIÓN ADAPTATIVA EN DIEZ ESPECIES DE PINZONES ENCONTRADOS POR DARWIN EN UNA DE LAS ISLAS GALÁPAGOS (ISLA DE SANTA CRUZ). SE DETALLAN LAS FORMAS DE LOS PICOS Y SUS HÁBITOS ALIMENTICIOS



biología moderna. Si tenemos en cuenta las frecuencias génicas, el mayor éxito reproductor de un individuo inmerso en una población se traduce en una mayor frecuencia de sus genes en las generaciones futuras. En este proceso no es necesario un programa *a priori* de las futuras adaptaciones basadas en mejoras para la población o la especie, sino que estas posibles “mejoras” en la población aparecen irremediamente en un futuro debido a que los caracteres, o las frecuencias génicas, de individuos de mayor éxito reproductor pasan a ser los más comunes en generaciones sucesivas. Por tanto, se puede afirmar que los procesos de selección natural y evolutivos no persiguen ningún fin, ni la evolución por selección natural tiene ninguna dirección.

Cualquier individuo que consiga reproducirse con éxito ha tenido que vencer una enorme cantidad de obstáculos para que, al menos, parte de su dotación genética pase a la siguiente generación. Para sobrevivir hasta la edad de la madurez sexual, ha tenido que ser eficaz protegiéndose de condiciones ambientales desfavorables,

tanto abióticas (distintas variables químicas y físicas del ambiente) como bióticas (competencia con otros organismos, depredadores, parasitismo, etc.). A estas variables, que pueden influir en la probabilidad de que un organismo sobreviva y llegue a reproducirse, se las conoce como “**presiones selectivas**” o “**agentes de selección**”, debido a que cualquier diferencia entre individuos en la capacidad de superar esos obstáculos se traducirá en una diferencia en su eficacia biológica.

Cualquier carácter o conjunto de caracteres que permitan a los individuos que los poseen superar con éxito uno o más agentes de selección es lo que genéricamente se denomina **adaptación**. En consecuencia, el proceso adaptativo es la modificación evolutiva de un carácter bajo selección y que implica una mayor eficiencia o ventajas funcionales (**eficacia biológica**) en un ambiente determinado con respecto a poblaciones ancestrales.

Las adaptaciones pueden ser aspectos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento de un taxón, que aparecen en la mayoría de los individuos de la población

como resultado de procesos de selección natural. Sin embargo, los procesos de selección natural no pueden explicar el origen o la aparición de caracteres adaptativos; sólo su expansión en las poblaciones. Por tanto, no se puede decir que un carácter (adaptativo) aparece en una población debido a su funcionalidad, pero sí que se expande en dicha población debido a las ventajas selectivas que implica su función (procesos adaptativos). En contra de esta idea, existe un resurgimiento de las ideas lamarckianas (Neolamarckismo) en las que se defiende una mayor influencia de la variación epigenética (variación en los procesos que complementan las instrucciones genéticas que contienen un huevo fertilizado, es decir, “la genética propone y la epigenética dispone”) en los procesos evolutivos. Estos procesos epigenéticos, indudablemente, influyen en el fenotipo y pueden ser moldeados por el ambiente durante la vida de un organismo. Sin embargo, aún existen escasas pruebas a favor de esta hipótesis, ya que es un campo muy reciente y relativamente poco explorado, en el que todavía no se conocen bien los mecanismos hereditarios de estos caracteres adquiridos.

Desde el punto de vista histórico, es posible que la función de un carácter cambie a lo largo de la historia evolutiva del grupo, como es el caso de las plumas de las aves, que en principio tendrían una función termorreguladora y después pasarían a tener un papel primordial en el vuelo. Debido a la importancia de distinguir entre el origen, la funcionalidad original y la funcionalidad actual de cualquier carácter adaptativo, varios autores han sugerido una serie de términos muy relacionados con el de adaptación, pero que tienen en cuenta el valor original del carácter y sus posibles funcionalidades a lo largo de su historia evolutiva, como ocurre con los conceptos de “preadaptación”, “protoadaptación” y “exaptación”. **Preadaptación** y **protoadaptación** se refieren a caracteres que en su origen proporcionaron unas ventajas a los individuos del grupo y que, a su vez, implican un potencial adaptativo relacionado con otras posibles funcionalidades del carácter. Éste es el caso de la aparición del celoma en animales cuya primera expansión se relaciona con las ventajas que confiere al movimiento y como soporte muscular (esqueleto hidrostático),

pero que significó un potencial adaptativo enorme, como prueba la gran radiación adaptativa que han sufrido los animales celomados a lo largo de la historia evolutiva.

El término **exaptación** se refiere a la nueva funcionalidad del carácter. Un carácter que, en su origen, desempeñaba distinta funcionalidad a la actual sería una adaptación a la función original, pero una exaptación a la funcionalidad derivada (actual). En el caso de las plumas de las aves, se podrían considerar como una adaptación a la termorregulación y una exaptación al vuelo. En este sentido, es importante distinguir entre el proceso adaptativo y la condición de que un carácter esté adaptado para realizar una función. De acuerdo con la mayoría de los autores, un carácter se puede considerar una adaptación si, al menos parcialmente, es fruto de procesos de selección natural y confiere al organismo ventajas (mayor eficacia biológica relativa) relacionadas con la función actual que desempeña. Un carácter sólo podría ser definido como una exaptación en el caso de que la selección natural no actuara sobre ese carácter, al menos desde el cambio de función. Volviendo al ejemplo de las plumas en aves, en un momento de su historia evolutiva éstas facilitaron pequeños desplazamientos aéreos (posible origen de una nueva función), y a partir de ahí la selección natural favoreció la exageración del carácter (plumas) y con formas determinadas (asimétrica para las plumas de vuelo), por lo que las formas de las plumas de las aves actuales serían una adaptación al vuelo y no una exaptación.

■ OTRAS PRUEBAS A FAVOR DE LA EVOLUCIÓN DARWINIANA

Tras la publicación de *El origen de las especies*, tanto Darwin como muchos otros evolucionistas posteriores siguieron investigando y descubriendo pruebas a favor de la evolución, por lo que existen numerosos ejemplos en la literatura científica de evidencias que demuestran que los postulados de Darwin sobre su teoría de la evolución (origen común y descendencia con modificación por medio de la selección natural) son un hecho.

LAS ADAPTACIONES PERMITEN A LOS ORGANISMOS EXPLORAR EL MEDIO AMBIENTE DE FORMA ÓPTIMA Y SON PRODUCIDAS POR LA SELECCIÓN NATURAL. LOS FÁSMIDOS, COMO ESTE INSECTO PALO, PRESENTAN UNA MORFOLOGÍA CORPORAL QUE ASEMEJA EL TIPO DE VEGETACIÓN SOBRE EL QUE HABITAN, LO QUE PUEDE INTERPRETARSE COMO UNA ADAPTACIÓN PARA PASAR DESAPERCIBIDOS FRENTE A LOS DEPRADADORES

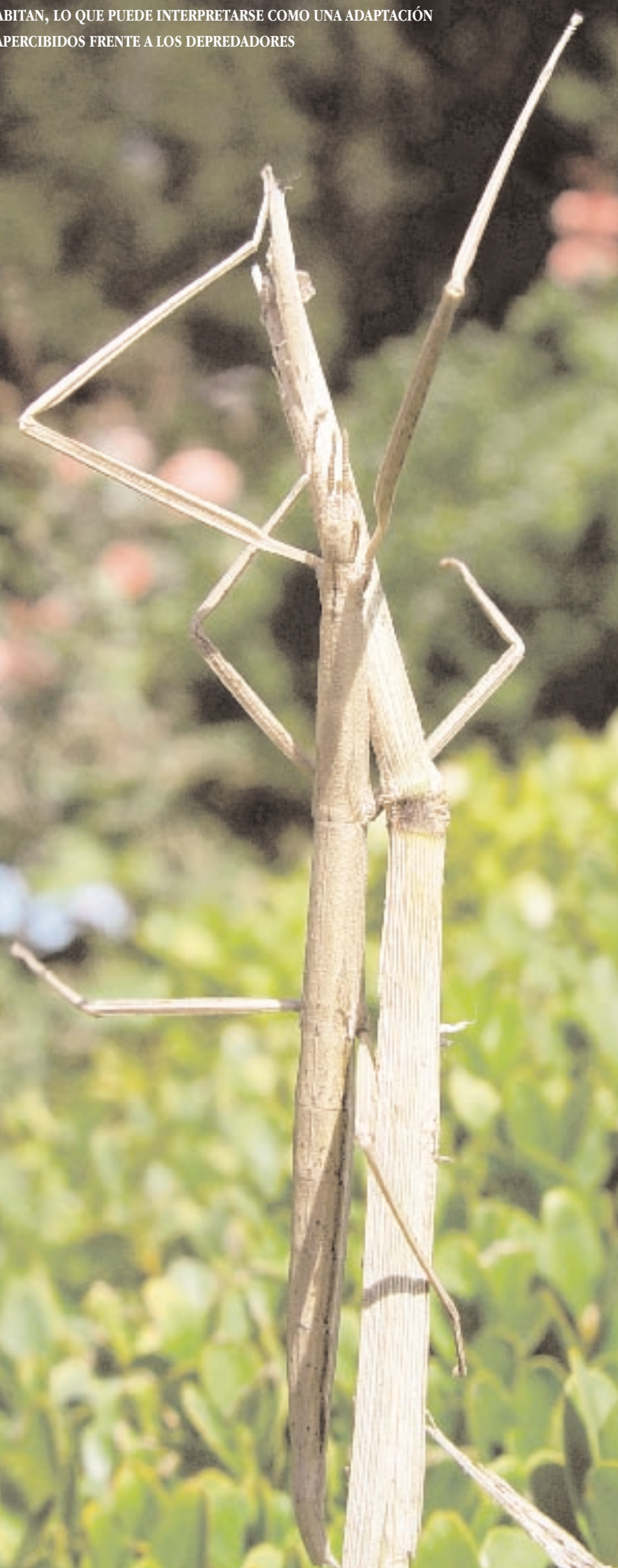


FIGURA 8. EL CÓDIGO GENÉTICO COMO EJEMPLO DE HOMOLOGÍA MOLECULAR.
ESTE CÓDIGO ESTÁ BASADO EN TRIPLETES DE NUCLEÓTIDOS ADYACENTES QUE CODIFICAN UN AMINOÁCIDO

		Segundo nucleótido				
		U	C	A	G	
Primer nucleótido	U	UUU } Phe UUC } UUA } UUG } Leu	UCU } UCC } Ser UCA } UCG }	UAU } Tyr UAC } UAA } Final de UAG } Cadena	UGU } Cys UGC } UGA } Final de UGG } Cadena Trp	U C A G
	C	CUU } CUC } Leu CUA } CUG }	CCU } CCC } Pro CCA } CCG }	CAU } His CAC } CAA } Gln CAG }	CGU } CGC } Arg CGA } CGG }	U C A G
	A	AUU } Ile AUC } AUA } AUG } Met	CCU } CCC } Thr CCA } CCG }	CAU } Asn CAC } CAA } Lys CAG }	CGU } Ser CGC } CGA } Arg CGG }	U C A G
	G	GUU } GUC } Val GUA } GUG }	GCU } GCC } Ala GCA } GCG }	GAU } Asp GAC } GAA } Glu GAG }	GGU } GGC } Gly GGA } GGG }	U C A G

Phe: Fenilalanina
Leu: Leucina
Ile: Isoleucina
Met: Metionina
Val: Valina

Ser: Serina
Pro: Prolina
Thr: Treonina
Ala: Alanina
Tyr: Tirosina

His: Histidina
Gln: Glutamina
Asn: Asparagina
Lys: Lisina
Asp: Ácido Aspártico

Glu: Ácido Glutámico
Cys: Cisteína
Trp: Triptófano
Arg: Arginina
Gly: Glicina

Fuente: Futuyma, 1998

■ **HOMOLOGÍAS COMO PRUEBAS DE EVOLUCIÓN**

El estudio de la anatomía y la embriología comparada han permitido aportar pruebas fehacientes del grado de parentesco entre organismos. Las herramientas utilizadas son las homologías entre estructuras anatómicas o patrones de semejanza durante el desarrollo. El término “homología”, en un sentido no evolutivo o predarwiniano, fue acuñado por el zoólogo Richard Owen en el siglo XIX y hacía referencia a una similitud entre organismos, obedeciendo a que compartían el mismo plan de organización. Desde el punto de vista evolutivo, las homologías son evidencias de ascendencia común, es decir, son caracteres que presentan los organismos que pertenecen a un mismo linaje. Un ejemplo clásico es la estructura del quiridio en tetrápodos. Todos los vertebrados cuadrúpedos, ya vivan en ambientes terrestres o acuáticos, caminen, naden o vuelen, presentan en las extremidades un patrón estructural basado en un miem-



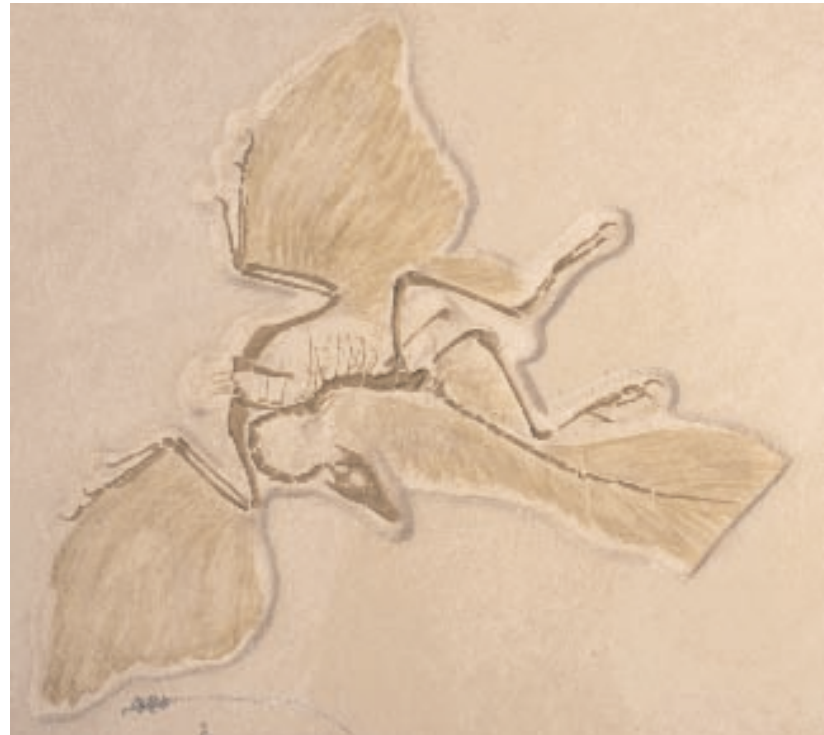
LAS JIRAFAS PRESENTAN EL NERVO LARÍNGEO EXCESIVAMENTE LARGO, YA QUE DISCORRE DESDE EL CEREBRO HASTA LA LARINGE, PASANDO PRÓXIMO AL CORAZÓN, POR TODO SU LARGO CUELLO. EL RECORRIDO DE ESTE NERVO ES UN CASO BIEN ESTUDIADO DE HOMOLOGÍA MORFOLÓGICA EN TODOS LOS VERTEBRADOS. Y, ADEMÁS, SE TRATA DE UN CASO DE MALA ADAPTACIÓN COMO CONSECUENCIA DEL EFECTO QUE EJERCE EL PASADO EVOLUTIVO SOBRE LOS CARACTERES QUE OBSERVAMOS EN LAS ESPECIES ACTUALES

bro con cinco dedos, aunque durante el desarrollo puedan perder algunos de ellos (como es el caso de las aves y los caballos, por ejemplo). No existe una razón, ni funcional ni ambiental, de por qué deben presentar cinco dedos; ni tampoco para que el brazo esté formado por un hueso único y el antebrazo por dos huesos. Un ingeniero encargado de diseñar una estructura para nadar o caminar no hubiera usado seguramente el mismo plan estructural. Desde el punto de vista evolutivo, que todos los tetrápodos presenten en sus extremidades variaciones de un miembro tipo quiridio, independientemente de su modo de vida, tiene significado si lo entendemos desde la explicación de que todos evolucionaron a partir de un organismo que ya poseía esta estructura básica (los anfibios laberintodontos).

El argumento de las homologías puede ser aún más persuasivo a la hora de demostrar que el compartir caracteres es una prueba de que los organismos tienen el mismo origen, mediante la existencia de órganos vestigiales. Los argumentos creacionistas, que defienden el origen independiente de las especies y una perfecta adaptación de los organismos a su ambiente, no pueden explicar la existencia de órganos atrofiados, funcionalmente ineficaces, u órganos que no produzcan ninguna ventaja al organismo que los porta. Estas estructuras u órganos son consecuencia del efecto que ejerce el pasado evolutivo sobre los caracteres que observamos en las especies actuales. Se trata de caracteres heredados que pudieron ser adaptaciones en un determinado momen-

to para las especies que los poseían pero que, a causa de que los cambios ambientales provocan nuevas presiones selectivas, pueden suponer casos de maladaptaciones o imperfecciones en las especies actuales.

Un ejemplo de estructura vestigial puede encontrarse en el conjunto de huesos que encontramos en las ballenas modernas a la altura de la columna vertebral, donde deberían situarse los miembros posteriores. Se trata de



FÓSIL DE *ARCHAEOPTERYX LITHOGRAPHICA*. ES LA PRIMERA AVE CONOCIDA Y PRESENTA UNA MEZCLA DE CARACTERES REPTILIANOS Y AVIARES, POR LO QUE SE CONSIDERA UN BUEN EJEMPLO DE TRANSICIÓN ENTRE TAXONES DE CATEGORÍA SUPERIOR

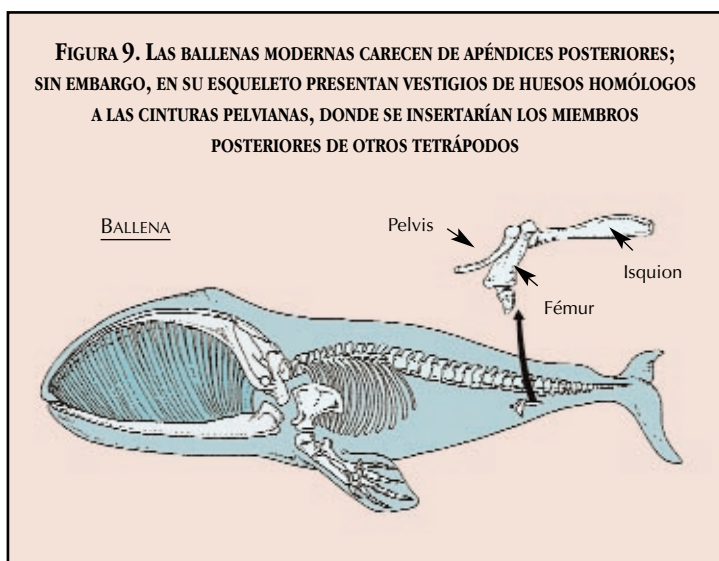


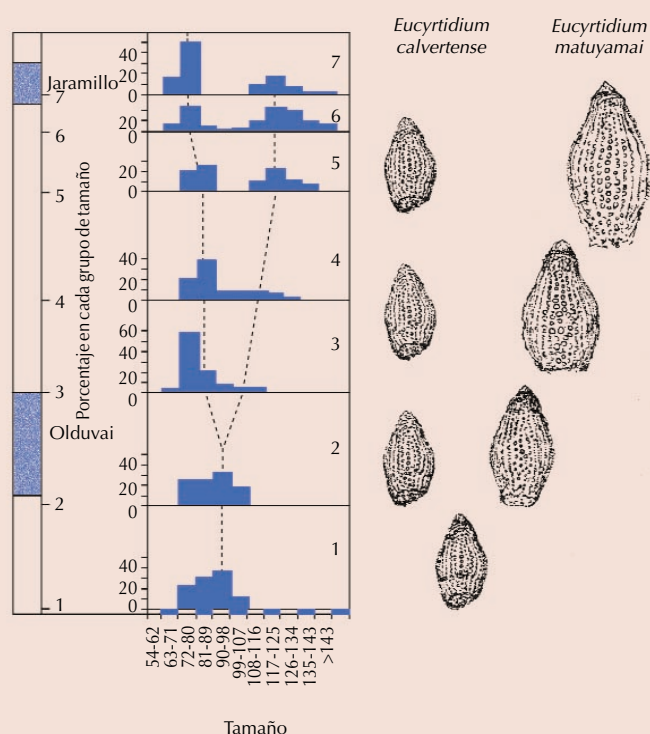
FIGURA 9. LAS BALLENAS MODERNAS CARECEN DE APÉNDICES POSTERIORES; SIN EMBARGO, EN SU ESQUELETO PRESENTAN VESTIGIOS DE HUESOS HOMÓLOGOS A LAS CINTURAS PELVIANAS, DONDE SE INSERTARÍAN LOS MIEMBROS POSTERIORES DE OTROS TETRÁPODOS



AUNQUE LA EXPRESIÓN “FÓSIL VIVIENTE” ES UNA CONTRADICCIÓN EN SUS TÉRMINOS, ALGUNOS ANIMALES HAN CAMBIADO MUY POCO DESDE SU APARICIÓN.

ES EL CASO DEL *NAUTILUS* MODERNO, EL ÚNICO REPRESENTANTE QUE HA SOBREVIVIDO DE LOS UNA VEZ FLORESCIENTES NAUTILOIDEOS

FIGURA 10. ESPECIACIÓN Y DIVERGENCIA EN UN LINAJE DE RADIOLARIOS



Fuente: Prothero & Lazarus, 1980

huesos claramente homólogos con los de la pelvis de los demás tetrápodos, pero son vestigiales porque no se utilizan para que se articulen con ellos los miembros posteriores (lo que sería su función original), ya que en las ballenas modernas dichos miembros han desaparecido.

Otro ejemplo es el de la excesiva longitud del nervio laríngeo en las jirafas. El nervio laríngeo es un nervio craneal que discurre desde el cerebro hasta la laringe. Este nervio evolucionó a partir de una de las ramas del nervio vago que, en peces, pasan por los arcos arteriales que recorren las branquias. Durante la evolución, los arcos branquiales se han transformado, pero el nervio laríngeo aún sigue la misma ruta, por detrás del (ahora modificado) sexto arco branquial. En un mamífero moderno, el nervio discurre por el cuello desde el cerebro, pasa por detrás de un arco aórtico próximo al corazón y sube hasta la laringe. Es un recorrido muy largo, pero lo es más en el caso de los mamíferos de cuello largo, como la jirafa o el camello. Este recorrido seguramente impone costos,

porque ha de formarse más nervio del necesario y la señal enviada a través del nervio requerirá más tiempo y energía que si el recorrido fuera directo. La explicación más admisible para esta malformación es que el nervio laríngeo se ha producido a través de pequeños cambios a partir de un antepasado pez, ya que si las jirafas hubieran tenido una creación independiente este sistema no sería tan ineficaz.

Aunque las homologías morfológicas son las más conocidas, las homologías moleculares nos ofrecen información sobre relaciones de parentesco más amplias, no restringidas a un grupo de organismos determinado sino al conjunto de los seres vivos. Mediante ellas es posible comparar el ADN o las proteínas de organismos tan distintos como una bacteria, un hongo y un animal, siendo imposible hacerlo mediante su anatomía o embriología.

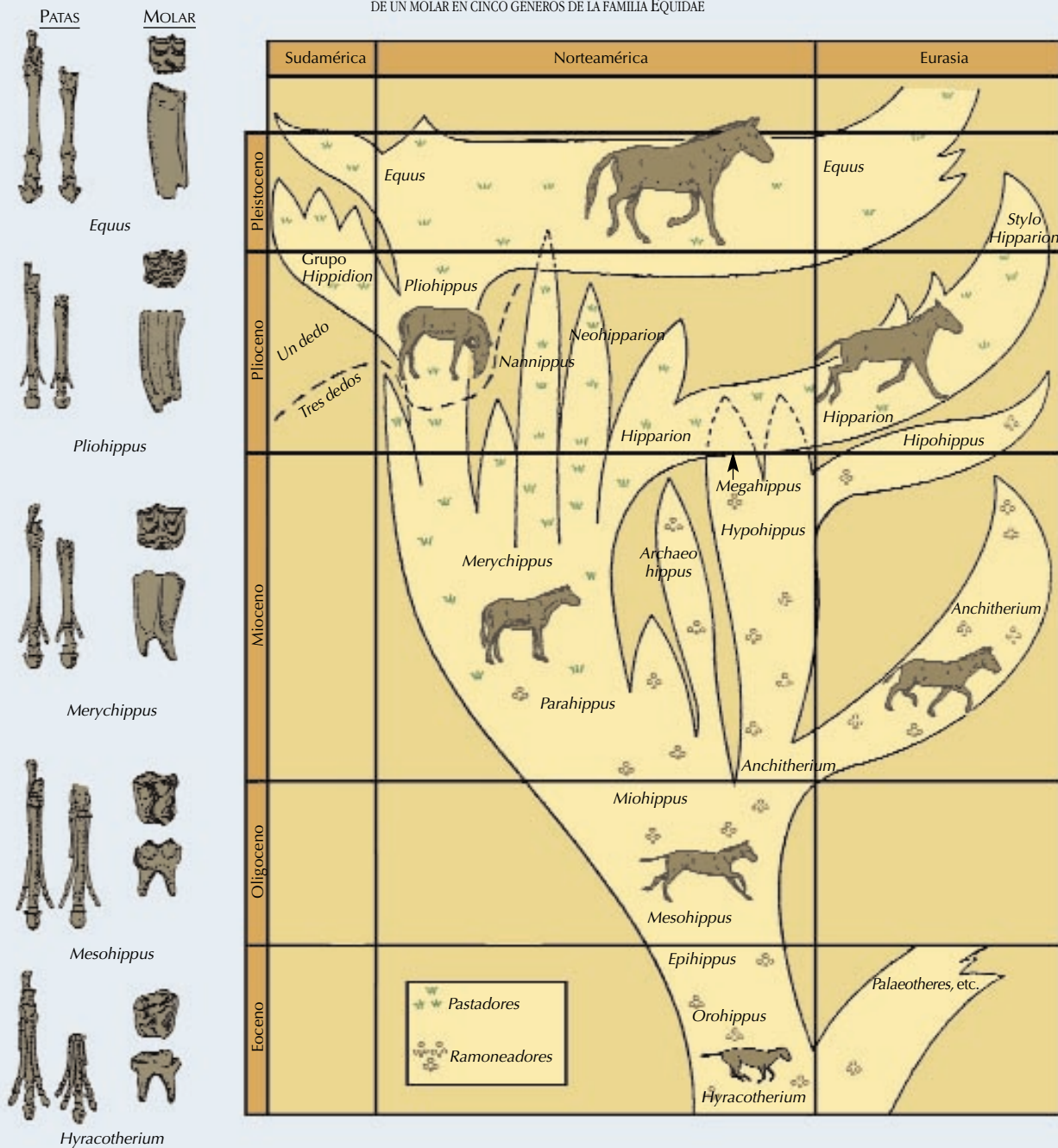
El ejemplo más conocido de homología molecular es el del código genético. Se trata de la relación entre los tripletes de las bases del ADN (Timina, Citosina, Adenina y Guanina) y los aminoácidos (20 diferentes) que codifican. La explicación más extendida de por qué el código genético es universal se basa en que es un accidente histórico, que habría evolucionado muy pronto en la historia de la vida, y que una de esas primeras formas de vida habría sido el ancestro común de todas las especies posteriores. En el mismo sentido que el lenguaje humano es arbitrario, el código genético lo es también. Si encontramos a más de una persona utilizando la misma palabra para nombrar al mismo objeto, es porque la han aprendido de la misma fuente. La universalidad del código genético proporciona una evidencia importante de que todos los seres vivos comparten un único origen.

■ REGISTRO FÓSIL Y EVOLUCIÓN

Muchas de las pruebas de que los organismos evolucionan nos las aporta el registro fósil. Generalmente vemos el producto de la especiación y la aparición de nuevas morfologías, pero no los procesos que han conducido a ello, ya que el registro fósil es tremendamente incompleto. Sin embargo, en ciertas localidades, y de forma puntual, el registro fósil nos ofrece la posibilidad

FIGURA 11. RELACIONES EVOLUTIVAS DE LOS GÉNEROS PERTENECIENTES A LA FAMILIA EQUIDAE MEDIANTE UN ESQUEMA PUBLICADO POR SIMPSON (1951).

LA EVOLUCIÓN DE LOS ÉQUIDOS NO PUEDE SER INTERPRETADA COMO UNA LÍNEA RECTA HACIA EL CABALLO MODERNO (*Equus*) SI OBSERVAMOS LA GRAN DIVERSIDAD DE CABALLOS FÓSILES QUE EXISTIERON. SE ILUSTRAN TAMBIÉN LAS PATAS POSTERIORES Y ANTERIORES, ASÍ COMO LAS VISTAS LATERALES Y SUPERIORES DE UN MOLAR EN CINCO GÉNEROS DE LA FAMILIA EQUIDAE



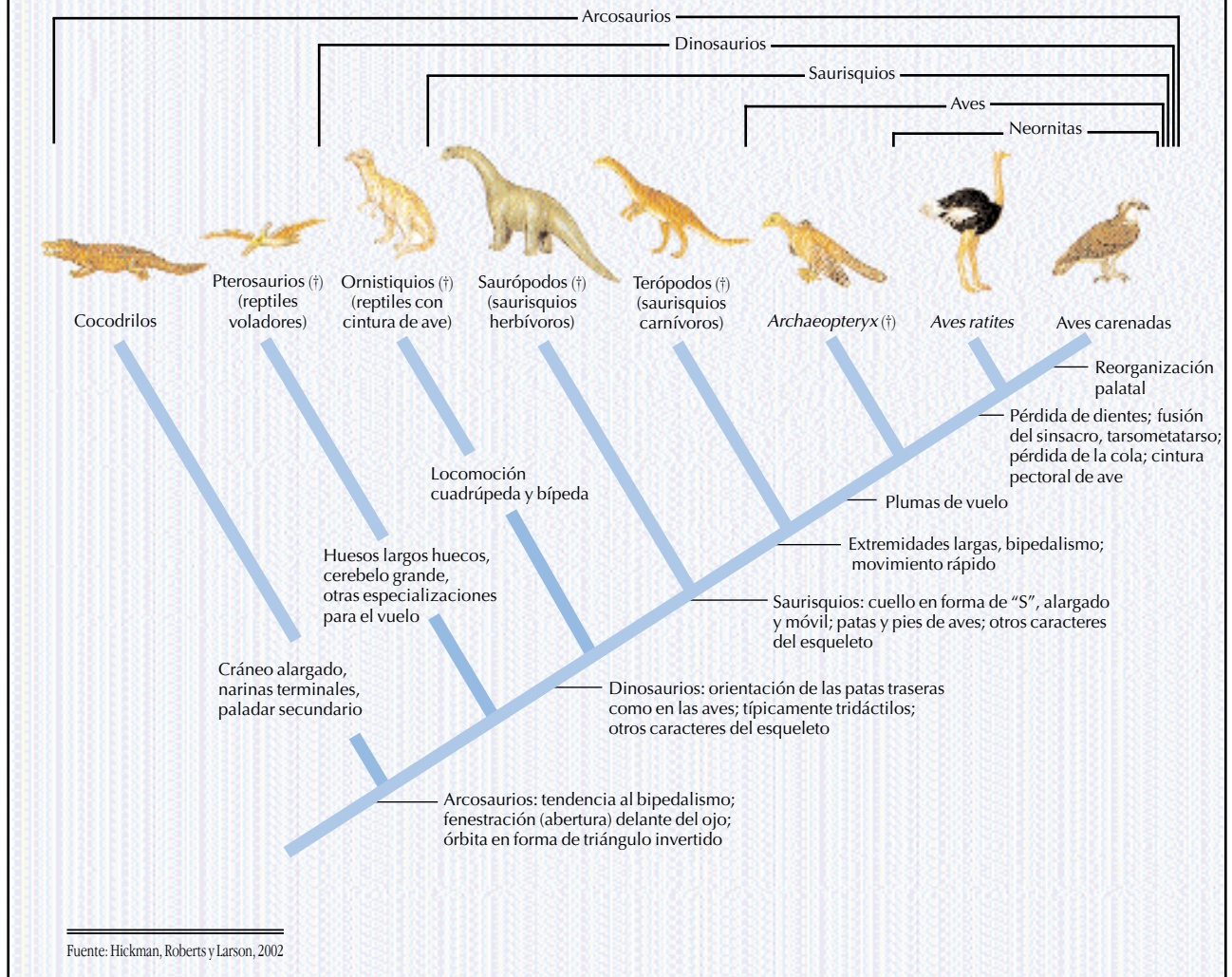
Fuente: Young, 1992, y Romer, 1978

de observar detalladamente la historia evolutiva de algunos organismos, pudiéndose observar la sucesión de organismos en el tiempo e incluso los estadios intermedios en la transición de una forma a otra.

Uno de los escasos ejemplos de detección de especiación en el registro fósil es mostrado en radiolarios (véase la figura 10). Kellogg y Hynes estudiaron sedi-

mentos del Pacífico Norte que abarcaban un período de más de 3 millones de años. La especie *Eucyrtidium calvertense* ha vivido al sur de los 40° latitud Norte desde hace 4 millones de años hasta la actualidad, pero hace 1'9 millones de años, al norte de esa latitud, se detectó un nuevo linaje, *E. matuyamai*. Al principio era indistinguible de su pariente del sur, pero pronto mostró los

FIGURA 12. CIADOGRAMA EN EL QUE SE REFLEJAN LAS RELACIONES DE VARIOS GRUPOS DE ARCOSAURIOS Y LAS AVES MODERNAS

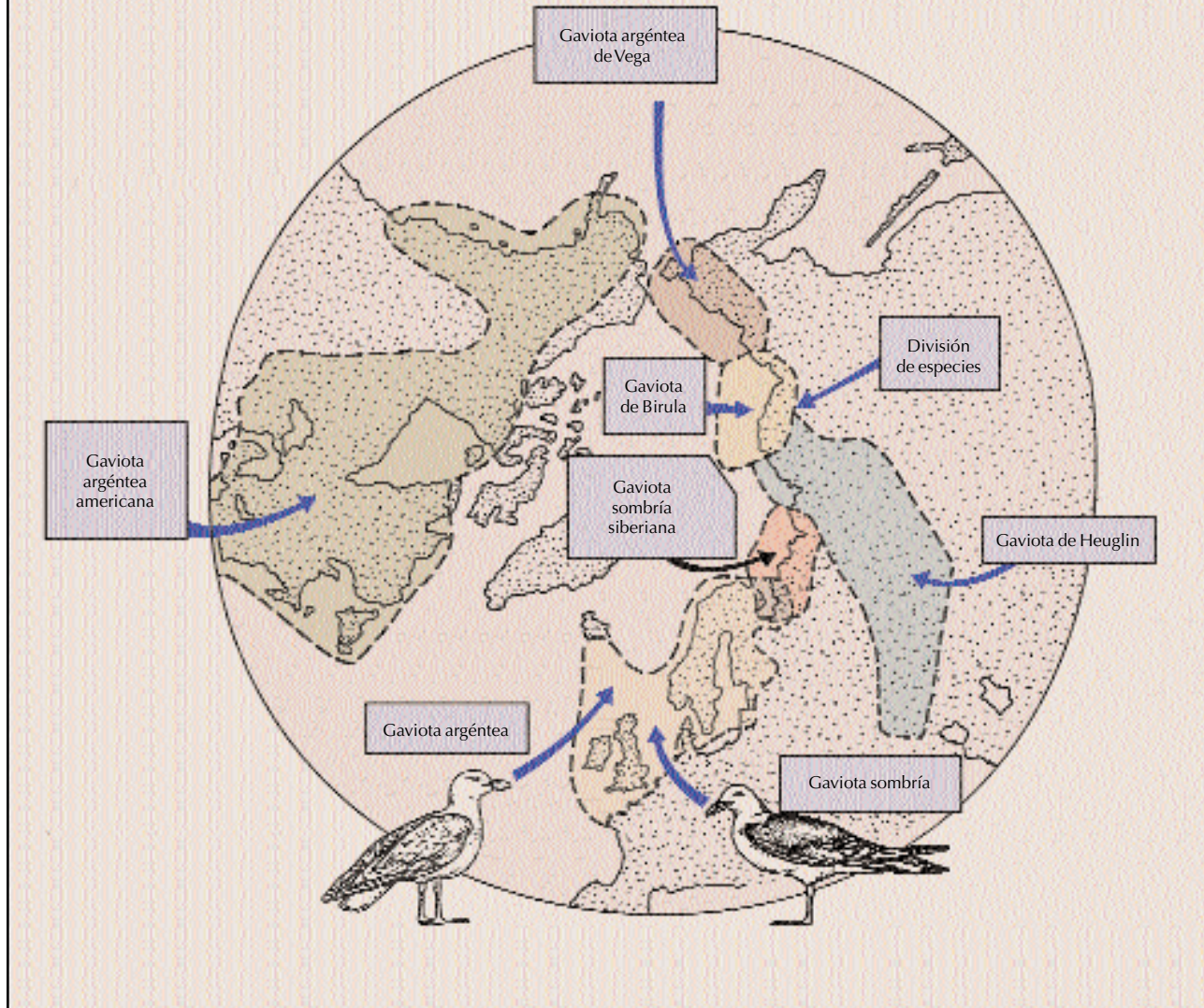


caracteres típicos de esta última especie. Las diferencias con *E. calvertense* no sólo se detectaban en el tamaño, sino también en la forma y en el diseño de la concha. *E. matuyamai* invadió las aguas del sur y, después de que ambas especies convivieran en simpatria, experimentó un rápido aumento en tamaño; mientras que su pariente próximo, y seguramente ancestral, decreció.

El registro fósil es también una herramienta útil para reconstruir con detalle la evolución de un grupo taxonómico de categoría superior a especie. Además, nos permite rechazar la idea sobre una direccionalidad en la evolución (ortogénesis), error que suelen transmitir los libros de texto al exponer de forma muy breve algunos de los ejemplos de evolución en taxones superiores. El ejemplo más clásico que se expone sobre evolución bien docu-

mentada de un grupo animal es la transición entre los géneros de la familia de los caballos (Equidae). A menudo se presenta como si la evolución hubiera ido en una única dirección hacia los caballos modernos. En parte se debe a que el género *Equus* es el único superviviente de los miembros de la familia Equidae, pero generalmente se desconoce que fue muy diversa durante el Mioceno y que las características que diferencian al género *Hyracotherium*, considerado el primer équido conocido, hasta los caballos actuales (género *Equus*), han evolucionado a través de muchas etapas intermedias, como se puede observar en la figura que reconstruye la evolución de la familia. La transición gradual de unas formas hacia otras parece que tuvo que ver con un cambio ambiental en el hábitat del grupo. El clima se hizo más seco y las grandes prade-

FIGURA 13. CÍRCULO DE RAZAS DE LAS GAVIOTAS SOMBRÍA (*LARUS FUSCUS*) Y ARGÉNTEA (*L. ARGENTATUS*) ALREDEDOR DEL POLO NORTE. SE DEFINE COMO CÍRCULO DE RAZAS A "UNA CADENA DE RAZAS O SUBESPECIES QUE SE HIBRIDAN ENTRE ELLAS, AUNQUE EN EL PUNTO DONDE LOS EXTREMOS SE SOLAPAN LAS FORMAS NO SE HIBRIDAN Y SE TOMAN COMO «BUENAS» ESPECIES"



ras dominaron el paisaje. En este escenario, la velocidad de la carrera fue aparentemente ventajosa (aumento de longitud de las patas y reducción de los dedos) y la alimentación a base de hierba favoreció el cambio en la morfología dental (de ramonear se pasó a pastar).

Otro grupo animal cuya evolución ha sido reconstruida con detalle es el de las aves. Actualmente la hipótesis filogenética que cuenta con más seguidores sobre cuáles fueron sus antecesores más directos apunta hacia un grupo de dinosaurios: los dromeosáuridos (dinosaurios bípedos, terrestre y ágiles corredores, pertenecientes a los terópodos). La primera ave conocida es *Archaeopteryx lithographica* y se considera el mejor

ejemplo de transición interclases entre vertebrados, por presentar una mezcla de rasgos reptilianos y aviares. En casi todos sus caracteres (dientes, esternón plano, larga cola, extremidades con garras, etc.), excepto en que poseía plumas pinnadas, era un dinosaurio y era capaz de volar. Tanto la morfología de un ave como su fisiología están modificadas por la actividad del vuelo y la capacidad de volar ha sido la consecuencia de un proceso progresivo de mejoras (relación superficie alar/tamaño corporal, plumas pinnadas y asimétricas, fusiones esqueléticas, desarrollo del álula, etc.) que se iniciaron en un grupo de dinosaurios y se fueron perfeccionando a lo largo de la evolución de las aves.

■ BIOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN

Además de las pruebas aportadas por la paleontología, el estudio de la distribución de los seres vivos (la biogeografía) nos muestra ejemplos de la evolución de las especies, los cuales contribuyeron en gran medida al origen de las ideas evolutivas de Darwin. Y fueron sobre todo sus observaciones de las Islas Galápagos las que más influyeron en ello. Darwin observó que la fauna y la flora de las Galápagos estaban relacionadas con las del continente sudamericano, pero en cada isla existían especies de animales y plantas diferentes de una a otra isla, que a su vez no existían en el continente americano. La elevada diversidad de especies que se encuentra en algunos archipiélagos de origen volcánico se explica fácilmente por mecanismos evolutivos. Las islas volcánicas están inicialmente desprovistas de vida y son colonizadas por plantas y animales provenientes desde un continente o islas cercanas. Las especies que llegan encuentran numerosos ambientes desocupados, sin competidores ni depredadores, lo que les permite multiplicarse y diversificarse con rapidez, dando lugar a especies ecológicamente distintas a partir de un origen común (radiación adaptativa). Ejemplos de ello son los pinzones de Darwin, las moscas del género *Drosophila* (de las 1.500 especies descritas en todo el mundo, 500 viven en Hawai) o las lobelias hawaianas (género *Cyanea*) entre las plantas.

Aunque por regla general las especies están bien definidas morfológicamente, en la naturaleza existen algunos casos en que la variación intraespecífica es muy elevada, originándose los denominados “círculos de razas”. Muestran que existe variación natural y que esta variación puede ser tan grande que llegue a generar especies distintas, además de que existe un continuo entre la variación interindividual y la interespecífica. Por ello son uno de los argumentos más fuertes contra la creación independiente de las especies. Uno de los ejemplos más conocidos de este fenómeno de distribu-

ción geográfica en forma de anillo es el caso de las gaviotas sombría (*Larus fuscus*) y argénteo (*Larus argentatus*). En la mayoría del círculo de distribución que rodea el Océano Ártico se produce una sucesión de razas, con una variación paulatina en sus caracteres, que hace imposible establecer los límites para distinguir entre una y otra especie, pero se diferencian perfectamente donde los extremos del círculo se cierran (en Europa noroccidental).

BIBLIOGRAFÍA AL CAPÍTULO 3

- AYALA, F., 1999: *La teoría de la evolución*, Temas de Hoy, S. A., Madrid.
- CARROLL, R. L., 1988: *Vertebrate paleontology and evolution*, W. H. Freeman, New York.
- DARWIN, C., 1859: *On the origin of species. A facsimile of the First edition*, 1964, Harvard University Press, Cambridge.
- DOBZHANSKY, T., 1937: *Genetics and the origin of species*, Columbia University Press, New York.
- ENDLER, J. A., 1986: *Natural selection in the wild*, Princeton University Press, Princeton.
- FISHER, R. A., 1930: *The genetical theory of natural selection*, Oxford University Press.
- FUTUYMA, D. J., 1998 (3ª ed.): *Evolutionary biology*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S.; Y LARSON, A., 2002 (5ª ed.): *Principios integrales de Zoología*, McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- MORENO, J., 2002: “Historia de las teorías evolutivas”, en Soler M. (ed.), *Evolución, la base de la Biología*, Proyecto Sur de ediciones, Granada, pp. 27-44.
- NESSE, R. M. Y WILLIAMS, G. C., 2000: *¿Por qué enfermamos?*, Grijalbo, Barcelona.
- NIELSEN, C., 2001: *Animal evolution. Interrelationships of the living phyla*, Oxford University Press.
- PROTHERO, D. R. & LAZARUS, D. B., 1980: “Planktonic microfossils and the recognition of ancestor”, *Systematic Zoology*, 29, pp. 119-129.
- RIDLEY, M., 1993: *Evolution*, Blackwell Science, Cambridge.
- ROMER, A. S., 1978: *La evolución animal*, tomo II, Ediciones Destino, Barcelona.
- SIMPSON, G. G., 1951: *Horses*, Oxford University Press, Oxford.
- SOLER, J. J., 2002: “Selección natural y adaptación”, en Soler, M. (ed.), *Evolución, la base de la Biología*, Proyecto Sur de ediciones, Granada, pp. 127-158.
- YOUNG, D., 1992: *The discovery of evolution*, Natural History Museum Publications, London & Cambridge University Press, Cambridge.
- ZAMORA-MUÑOZ, C., 2002: “Evidencias a favor de la evolución”, en Soler, M. (ed.), *Evolución, la base de la Biología*, Proyecto Sur de ediciones, Granada, pp. 57-74.

