

# AAU

AMERICAN ANDRAGOGY  
UNIVERSITY





Introducción a la

# **BIOLOGIA EVOLUTIVA**



**Editores Marco A. Méndez • José Navarro B.**

# Introducción a la **Biología Evolutiva**

---

**Editores**

*Marco A. Méndez*

**LABORATORIO DE GENÉTICA Y EVOLUCIÓN**

Facultad de Ciencias

Universidad de Chile

*José Navarro B.*

**LABORATORIO DE CITOGENÉTICA Y GENÉTICA**

**POBLACIONAL DE VERTEBRADOS**

Facultad de Medicina

Universidad de Chile

Primera edición: julio de 2014

Proyecto financiado por:

European Society for Evolutionary Biology  
(ESEB) ESEB Outreach Fund: Understanding  
evolutionary biology: an initiative to improve  
the teaching of evolution in Chilean high schools  
[www.esb.org](http://www.esb.org)

Proyecto auspiciado por:

Sociedad Chilena de Evolución  
(SOCEVOL)  
[www.socevol.cl](http://www.socevol.cl)

Coordinación editorial, y tipografía: Moisés Valladares  
Diseño de la portada: Moisés Valladares  
Foto de la portada: Rodrigo Moraga Z. | [rmoragaz@natphoto.cl](mailto:rmoragaz@natphoto.cl)  
Siete colores (*Tachuris rubrigastra*)

Santiago, Chile

# Prefacio

---

**E**n Chile, el material didáctico sobre biología evolutiva, para los colegios secundarios, básicos e incluso a nivel universitario es escaso. Por otro lado, el escenario de la enseñanza de la Evolución es deficitario, debido a que la mayoría de las instituciones formadoras de profesores, no están preparadas para la enseñanza de esta disciplina y a la carencia de oportunidades de perfeccionamiento de los profesores en Evolución. Este contexto genera una barrera insalvable que impide a nuestros docentes tener una visión actualizada de la Teoría Evolutiva.

Considerando este escenario es que la Sociedad Chilena de Evolución ([SOCEVOL](#)) y la European Society Evolutionary Biology ([ESEB](#)), en su misión de generar iniciativas que promuevan el conocimiento de la Teoría de la Evolución, se han unido para generar el libro *“Introducción a la Biología Evolutiva”*, el que tiene como finalidad presentar de una manera didáctica una visión actualizada de la teoría evolutiva. De este modo, el e-book “Introducción a la Biología Evolutiva” se ha estructurado en tres secciones:

La SECCIÓN I: INTRODUCCIÓN AL PENSAMIENTO EVOLUTIVO, contiene cinco capítulos generales, cuyo objetivo es dar a conocer porque deberíamos comprender la teoría evolutiva, el origen, historia y evidencias de la vida y la evolución, para terminar con una mirada histórica de la enseñanza de la evolución, desde el inicio de la república de Chile hasta nuestros días.

La SECCIÓN II: MICROEVOLUCIÓN, presenta cuatro capítulos que abordan conceptos que son fundamentales para entender y enseñar la Teoría de la Evolución, el capítulo seis trata el concepto de adaptación, que es y cómo opera la selección natural; en el capítulo siete presenta una visión actualizada de la genética de poblaciones, tema generalmente no enseñado en las universidades y no considerado en textos de educación media. En el capítulo ocho, se trata el tema de la Coevolución, analizando y describiendo las interacciones entre diferentes especies animales y vegetales. Finalmente esta sección termina con un capítulo dedicado a la Evolución Humana, que desarrolla una síntesis histórica y moderna, de la evolución de nuestra especie, desde aspectos taxonómicos hasta la identificación, secuenciación y expresión de genes fundamentales para entender la evolución humana.

La SECCIÓN III: MACROEVOLUCIÓN, en su capítulo diez aborda con métodos modernos, cómo se pueden establecer relaciones genealógicas entre especies y cómo es posible estudiar en un contexto filogenético la evolución de los rasgos. A continuación el capítulo once, da cuenta de la dificultad que el mundo biológico ofrece para definir que es una especie, concepto fundamental para entender como ocurre el proceso de diversificación del mundo vivo (la formación de especies). El capítulo doce, trata el tópico de la biología evolutiva del desarrollo, analiza las relaciones existentes entre cambio ontogenético y cambio filogenético. Finalmente el último capítulo, trata sobre el Registro Fósil, estableciendo el aporte en general de esta evidencia, en la conformación de la teoría evolutiva. Este capítulo además analiza el conocimiento de los distintos taxa fósiles en Chile.

En la SECCIÓN IV: ANEXO, hemos considerado el tema más recurrente de los últimos 20 años, El Proyecto Genoma Humano, enfatizando su desarrollo histórico y sus proyecciones. Cada capítulo termina con un Glosario, que en total reúne cerca de 150 términos, constituyendo este un mini diccionario de evolución. La bibliografía es especializada, inevitable para mantener el nivel académico y formativo para los profesores de nuestro país.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quisiéramos agradecer a cada uno de nuestros colegas invitados a escribir los diferentes capítulos y anexo de este *e-book*, lo han hecho con dedicación, compromiso y generosidad. Hay también un equipo de profesionales que ha editado este *e-book* y preparado su lanzamiento. Finalmente no podemos dejar de mencionar que este *e-book* es parte de una de las actividades inherentes a los socios de nuestra SOCEVOL, dar a conocer y colaborar con el proceso educativo de los jóvenes chilenos, la que en comunión con los socios de la Sociedad Chilena de Genética ([SOCHIGEN](#)) han hecho posible este texto.

# Colaboradores

---

**JHOANN CANTO H.** Curador Área Zoología Vertebrados. Museo Nacional de Historia Natural. Santiago de Chile.

**HERNÁN COFRÉ M.** Instituto de Biología. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso, Chile.

**GONZALO COLLADO I.** Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío, Chillán, Chile.

**DANIEL FRÍAS L.** Instituto de Entomología. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago de Chile.

**CHRISTIAN IBÁÑEZ C.** Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile

**PATRICIA ITURRA C.** Laboratorio de Citogenética y Genética Poblacional de Vertebrados. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

**JUAN JIMÉNEZ P.** Mathematics and Science Education Department. Illinois Institute of Technology. Illinois, USA.

**RODRIGO MEDEL C.** Laboratorio de Ecología Evolutiva. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

**MARCO A. MÉNDEZ T.** Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

**JOSÉ NAVARRO B.** Laboratorio de Citogenética y Genética Poblacional de Vertebrados. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.



**MARÍA CECILIA PARDO G.** Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

**DAVID SANTIBÁÑEZ G.** Facultad de Educación. Universidad Católica Silva Henríquez. Santiago de Chile.

**ÁNGEL SPOTORNO O.** Laboratorio de Citogenética Evolutiva. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

**CARLOS VALENZUELA Y.** Laboratorio de Epidemiología Genética. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

# Índice

---

## SECCIÓN I

### Introducción al pensamiento evolutivo

**Capítulo 1.** Explicar la vida, o por qué todos deberíamos comprender la teoría evolutiva **2**

*Hernán Cofré, David Santibañez, Juan Jiménez y Ángel Spotorno*

**Capítulo 2.** El origen de la vida **18**

*Gonzalo Collado*

**Capítulo 3.** Historia del pensamiento evolutivo **31**

*Gonzalo Collado.*

**Capítulo 4.** Evidencias de la evolución **42**

*María Cecilia Pardo*

**Capítulo 5.** Breve Historia del desarrollo de la enseñanza de la evolución en Chile **68**

*José Navarro*

## SECCIÓN II

### Microevolución

**Capítulo 6.** Adaptación y selección natural **83**

*Rodrigo Medel*

**Capítulo 7.** Genética de poblaciones **105**

*Carlos Valenzuela*

**Capítulo 8. Coevolución** **120**  
*Daniel Frías*

**Capítulo 9. Evolución humana** **132**  
*Angel Spotorno*

### **SECCIÓN III**

#### **Macroevolución**

**Capítulo 10. Concepto de especie y modelos de especiación** **154**  
*Marco Méndez*

**Capítulo 11. Filogenia y Método Comparado** **165**  
*Christian Ibañez y Marco Méndez*

**Capítulo 12. Evolución y Desarrollo** **175**  
*Gonzalo Collado*

**Capítulo 13. Registro Fósil** **189**  
*Jhoan Canto*

### **SECCIÓN IV**

#### **Anexo**

**Capítulo 14. El Proyecto Genoma Humano** **210**  
*Patricia Iturra*

Sección I

---

*Introducción al pensamiento  
evolutivo*

# Explicar la vida, o por qué todos deberíamos comprender la Teoría Evolutiva

---

*Hernán Cofré<sup>§</sup>, David Santibáñez<sup>¶</sup>,  
Juan Jiménez<sup>†</sup> y Ángel Spotorno<sup>‡</sup>*

<sup>§</sup> Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

<sup>¶</sup> Facultad de Educación. Universidad Católica Silva Henríquez

<sup>†</sup> Math and Science Education Department. Illinois Institute of Technology

<sup>‡</sup> Facultad de Medicina Norte. Universidad de Chile

**Palabras Claves:** Cromosoma, Alelo, Hemoglobina, Homocigoto, Heterocigoto, Mutación, Hipótesis, Medicina Evolucionaria, Inmunoglobulinas, Paleolítico.

## INTRODUCCIÓN

**E**n 1973 uno de los biólogos más destacados de todos los tiempos, Theodosius Dobzhansky, dijo: “nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución”. Sin embargo, ¿cuántas veces hemos visto una referencia directa a la evolución en un libro de texto que trate distintos temas biológicos como: sexualidad, salud, célula, sistema circulatorio o sistema nervioso? Muy pocas. Como ha propuesto el evolucionista David Wilson (2007), en su libro: “Evolución para todos”, no solamente la gente común frecuentemente no cree o no entiende la evolución, sino que son los mismos científicos los que la ven como algo que sirve solo para explicar los dinosaurios, los fósiles y la evolución humana a partir de un ancestro parecido a un simio. Por lo tanto, se hace muy difícil el poder demostrar a la gente común que: “todos deberíamos querer aprender evolución” (Wilson 2007). Y ¿por qué todos deberíamos saber de evolución? Porque al final de cuentas, la evolución es la explicación última de la mayoría de los fenómenos biológicos que conocemos y que influyen

en nuestra vida. La evolución no solo explica la maravillosa biodiversidad pasada y actual, y las increíbles adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales de plantas y animales a su entorno, sino que existen evidencias científicas que esta teoría explica también aspectos biológicos, conductuales y sociales de nuestra especie, como por ejemplo: la esquizofrenia, el llanto de los bebés, las expresiones faciales, la visión, la evolución del cerebro, las fobias, la elección de pareja o los sueños (Wilson 2007). Pero, ¿cómo es posible que la evolución pueda explicar cosas tan diferentes como el lenguaje y la risa en los humanos, las migraciones y las conductas de cortejo en aves, la sociabilidad y el altruismo en mamíferos e insectos, la epidemia de enfermedades cardiovasculares en humanos del siglo XXI, y también los homicidios en las grandes ciudades? En este capítulo queremos acercar al lector a la teoría evolutiva de forma sencilla, pero tocando temas esenciales para su comprensión, muchos de los cuales serán revisados en mayor profundidad en otros capítulos de este libro. Por otra parte, daremos ejemplos concretos y cercanos de como la teoría evolutiva sirve para explicar no el **cómo**, sino el **por qué** de muchos de los fenómenos biológicos que vivimos a diario. Finalmente, junto a esta revisión, esperamos aclarar muchos de los mitos que la población tiene sobre qué es la evolución y cómo opera su mecanismo más importante (pero no el único): la selección natural.

## DESARROLLO

### *La Teoría de la Evolución y la Selección Natural: comenzar con un ejemplo.*

En 1910, un médico de Chicago (USA), James Herrick, atendía a un paciente que presentaba síntomas que no podía relacionar con ninguna enfermedad conocida hasta esa época: anemia, fatiga, dolores en el pecho y el abdomen, hinchazón de manos y pies, gran propensión a infecciones, retardo en el crecimiento, problemas de visión y parálisis facial. Sin embargo, al realizar un examen de sangre y observar los glóbulos rojos, se dio cuenta que gran parte de ellos tenían una forma de hoz anormal, nominándolos como células falciformes. Así, todos esos síntomas y otras fallas fisiológicas más graves eran explicados por esta forma extraña de los eritrocitos, y la consecuente disminución en el transporte de oxígenos a través del cuerpo y hacia las células. En 1923, otros médicos e investigadores demostraron que el fenómeno de formación de células falciformes se hereda como un rasgo autosómico dominante, es decir, un cromosoma distinto a los sexuales (X o Y), lleva el alelo que codifica para una hemoglobina defectuosa. Cuando tanto el cromosoma de la madre, como el del padre llevan este alelo (homocigoto recesivo), la persona presenta la enfermedad y sus graves síntomas. Cuando la persona presenta sólo un alelo que codifica para el defecto (heterocigoto), ella no muestra síntomas de la enfermedad y tiene glóbulos rojos en su mayoría normales. Una década más tarde otros científicos establecieron que el 8% de la población Afroamericana en Estados Unidos era portadora de la enfermedad (heterocigoto). Final-

mente, en los años 50 el Dr. Linus Pauling, explicó que la hemoglobina defectuosa era el resultado de una sola mutación la cual correspondía a una sustitución de un aminoácido en la hemoglobina (ácido glutámico por valina).

Pero, ¿dónde está la Evolución aquí? La primera pregunta evolutiva que uno se puede hacer es: ¿Cómo es posible que una enfermedad tan grave (sin tratamiento, los homocigotos normalmente mueren antes de los 4 años) siga persistiendo en la población humana? Y ¿por qué su prevalencia es casi exclusiva de una parte de la población humana (Afroamericanos) y no en todos los humanos por igual? Hasta aquí, las investigaciones médicas y fisiológicas habían respondido el **cómo** de la enfermedad, pero no el **por qué**. Esta última, es la pregunta evolutiva que se hizo el doctor Anthony C. Allison a raíz de otra pregunta anterior que él estaba estudiando: ¿Cuál es la relación entre las poblaciones africanas y el resto de las poblaciones de la especie humana? Este interés lo llevó a unirse, en 1949, a una expedición por África cuyo principal resultado fue emocionante y perturbador: la Anemia Falciforme presentaba diferentes prevalencias dependiendo del lugar de África donde se obtenía la muestra. En las tribus cercanas a la costa de Kenia o del Lago Victoria, la frecuencia de los heterocigotos excedía al 30%, mientras que en tribus que vivían en las tierras más altas o más áridas en Kenia la frecuencia era menos del 1%. Esto llevó a Allison a hacerse nuevas preguntas: ¿Cómo es posible que exista una frecuencia tan alta para el heterocigoto de una enfermedad que es letal para la mayoría de los individuos que la presentan? ¿Por qué existen diferentes frecuencias en diferentes lugares? En este punto el lector podría preguntarse, ¿podría generar una hipótesis que explique este patrón geográfico de diferencias?

La hipótesis que propuso Allison estuvo a la altura del desafío: “*los individuos heterocigotos tiene una ventaja selectiva por sobre los individuos normales, ya que la presencia de células falciformes les confiere resistencia a la Malaria*”. Esta hipótesis permitía inferir una predicción fácil de poner a prueba: *La prevalencia de Anemia Falciforme debe relacionarse directamente con la presencia de la Malaria*. La Malaria es una enfermedad transmitida por mosquitos y causada por un parásito protista unicelular del género *Plasmodium*. Una persona que contrae Malaria suele manifestar síntomas como fiebre, dolores musculares y náuseas, y en su versión severa, los pacientes pueden experimentar confusión, anemia grave, dificultad para respirar, e incluso pueden caer en estado de coma. Cuando un mosquito que lleva un parásito pica a un humano, el parásito se transmite al torrente sanguíneo hasta el hígado, donde se reproduce asexualmente en células de ese órgano y en los glóbulos rojos. Para poner a prueba su hipótesis, Allison relacionó ambas variables: prevalencia de Anemia Falciforme vs. presencia de Malaria. Sus resultados mostraron gran equivalencia entre regiones con Anemia y Malaria. Allison también demostró que los niños heterocigotos para Anemia Falciforme que presentaban Malaria, tenían un recuento de parásitos mucho menor de lo que se encontraba en niños enfermos de Malaria que no presentaban Anemia Falciforme.

Años más tarde, se demostró que la presencia de células falciforme limita la multiplicación del protista en los individuos infectados con Malaria. Además, Allison predijo que esta relación debería darse en todos los lugares del mundo donde hubieran poblaciones expuestas a Malaria, lo cual se ha confirmado en India, Europa oriental e incluso Brasil.

El mensaje final de esta investigación es que la población humana está expuesta a la selección natural como cualquier otra especie (Allison 2002). Es decir, en una población donde existe *variabilidad* en el genotipo: individuos sanos, heterocigotos para células falciformes, o que presentan la enfermedad (homocigotos recesivos), un factor ambiental, en este caso la Malaria (que opera como parte de la *presión selectiva*), permite que a ciertos individuos de la población, en este caso los heterocigotos, les “vaya mejor” que a los otros (los enfermos de Anemia Falciforme se ven desfavorecidos por esta enfermedad y los sanos para la Anemia se ven desfavorecidos por los efectos de la Malaria). Así, los heterocigotos *sobreviven más y se reproducen más* que los otros, lo que explica que en lugares con alta presencia de Malaria, los heterocigotos sean más del 30% de la población. En Chile existen muy pocos ejemplos de personas con Anemia Falciforme (Ugalde *et al.* 2011), pero el aumento de las migraciones desde países vecinos podría aumentar su presencia, especialmente desde poblaciones afroamericanas de Centroamérica y Brasil (Vásquez-de Kartzow 2009).

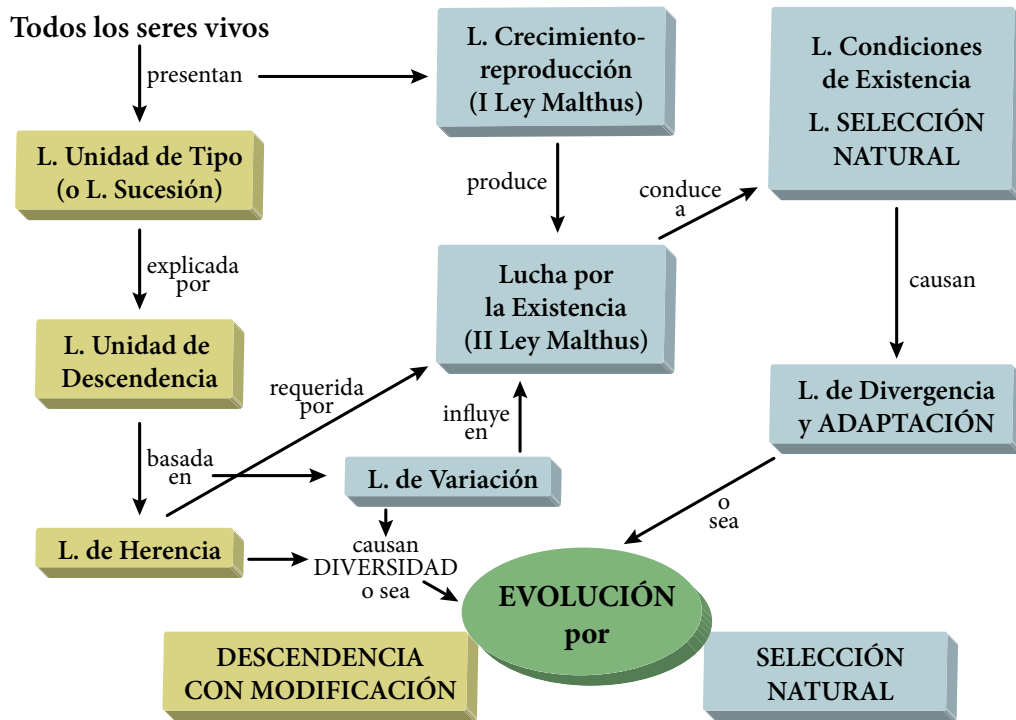
¿Existen otros ejemplos de selección natural en humanos o el caso de la Anemia Falciforme es sólo una excepción? En el Cuadro 1 se puede encontrar información sobre el fenómeno de la intolerancia a la lactosa, algo que nos toca directamente ya que todos los pueblos originarios de América tienen una muy baja capacidad de digerir esta azúcar en la vida adulta. En la siguiente sección además, se pueden encontrar ejemplos de cómo la evolución explica el **por qué** de muchas enfermedades y características propias de nuestra especie.

### ***¿Cómo funciona el poder explicativo de la teoría evolutiva en Biología?***

Para una cabal comprensión del tema, es preciso aclarar previamente una extendida pero lamentable confusión del significado de los conceptos “teoría” e “hipótesis”. En el lenguaje común, ambos se utilizan habitualmente como equivalentes. Sin embargo, en el lenguaje científico son totalmente distintos en su naturaleza y en su grado de veracidad. Una hipótesis científica se puede definir como una explicación plausible y tentativa a una pregunta o problema. Por otro lado, el mismo Darwin definió como ley a “la sucesión de hechos, en cuanto son conocidos con seguridad por nosotros”. Hoy en día se reconoce a una ley como una expresión de relaciones constantes o invariantes entre dos o más variables; por ejemplo, ley de gravedad. Cuando dos o más leyes generales son conectadas o articuladas entre sí, los científicos llaman teoría a ese conjunto de proposiciones bien verificadas; por ejemplo, teoría gravitacional, teoría de la relatividad. Por lo tanto, en ciencias, hay una diferencia enor-



me entre hipótesis y teoría. De manera similar, la teoría de la evolución, puede ser definida como un conocimiento científico sólido el cual incluye varias leyes y desde el cual se pueden derivar diferentes hipótesis específicas, las que pueden ser puestas a pruebas a través de la evaluación de diferentes predicciones. Es importante señalar que para Ernst Mayr (2001) y varios otros autores (ver por ejemplo Spotorno 2012), es posible reconocer al menos dos grandes teorías dentro del pensamiento evolutivo: la teoría de la selección natural y la teoría de descendencia con modificación (Fig. 1).



**Figura 1.** Mapa conceptual conectando las leyes de Darwin en las dos grandes teorías de Evolución (modificado de Spotorno 2012).

Veamos dos ejemplos, uno enfocado en cada una.

El sistema conceptual de la Selección Natural permite poner a prueba hipótesis sobre fenómenos naturales específicos. Por ejemplo, en especies de primates donde la hembra se aparee con múltiples machos, el esperma de los individuos “compite” por fecundar al óvulo. Si existe variabilidad en el rasgo (cantidad de esperma), si éste se transmite (hereda), y si éste confiere mayor descendencia en relación al resto de las variantes (mayor cantidad de esperma mayor probabilidad de tener progenie), se espera que la selección natural favorezca ese rasgo, en este caso la cantidad de esperma. De esta forma, se genera la hipótesis que en especies de primates polígamos los machos tienen grandes cantidades de esperma para aumentar su probabilidad de paternidad. De esta hipótesis se pueden desprender predicciones, como que: en especies de mismo tamaño corporal, aquellas que son polígamas poseen un tamaño de testículos (medida indirecta de la cantidad de esperma), mayor que las especies

monógamas del mismo tamaño los cuales no compiten por fecundar el óvulo. Esta predicción ha sido corroborada en estudios empíricos correlacionales tomando en cuenta todas las especies de primates conocidas (Futuyma 2009).

En cuanto a la Teoría de Descendencia con Modificación, existe un ejemplo clásico, el cual involucra a un sistema de ideas que incluso no involucra el mecanismo de selección natural como parte principal del cambio evolutivo. Lynn Margulis, una brillante bióloga norteamericana, publicó en 1967, el origen endosimbiótico de la célula eucarionte; postulaba que las mitocondrias eran originalmente bacterias independientes que se habían incorporado a otros procariontes y alcanzado una supervivencia conjunta. Hoy en día se acepta a las cianobacterias como el grupo más emparentado de los cloroplastos, con los que compartirían un ancestro común, y también a las bacterias púrpuras como el grupo hermano de las mitocondrias (Futuyma 2009). La propuesta endosimbiótica, adquiere una inesperada relevancia para explicar uno de los grandes misterios de la medicina: el Síndrome de respuesta inflamatoria postraumático. El trauma produce con frecuencia un Síndrome de respuesta inflamatoria (SIRS) muy similar al inducido por las sustancias liberadas por bacterias en las infecciones generalizadas (sepsis), las cuales activan las células del sistema inmune. En el trauma, se liberan otros elementos endógenos que producen una inflamación similar. Uno de los misterios de porqué el organismo no reconoce a estas moléculas endógenas como propias pudo explicarse a través de la teoría endosimbiótica. En una investigación publicada en la prestigiosa revista *Nature* (Zang *et al.* 2010), se evaluó la hipótesis de que esas moléculas endógenas fueran producto de la liberación de material mitocondrial a la circulación, producto de la destrucción de células del organismo. Dado que las mitocondrias son originariamente bacterias endosimbióticas (teoría de la descendencia con modificación) que conservan su ADN ancestral, la liberación de ese material produciría una respuesta similar a la de las bacterias en las infecciones. Los autores confirmaron que los niveles circulantes de ADN mitocondrial en pacientes que habían padecido trauma grave eran miles de veces mayores a lo normal, y pudieron reproducir SIRS inyectando material mitocondrial hepático propio en ratas.

En resumen, el pensamiento evolutivo actual es un potente sistema de ideas que puede explicar una gran diversidad de fenómenos biológicos poniendo a prueba hipótesis específicas con datos empíricos concretos. De hecho, casi todos los biólogos actuales lo consideran el mayor y fundamental principio unificador de todas las ciencias biológicas, usualmente disgregadas en sus desarrollos particulares.

### ***¿Cómo nos afecta la evolución en nuestra vida cotidiana?***

Muchas de las características de nuestra especie se pueden explicar por nuestra historia evolutiva (Spotorno 2013). Hoy en día, tanto la Medicina Evolucionaria (Spotorno 2005;

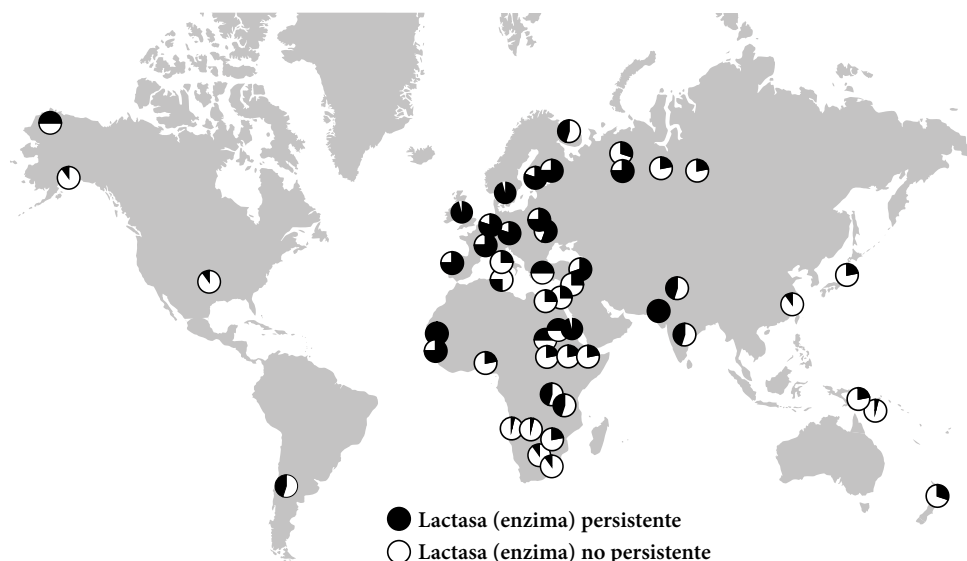
Tajer 2010), como los estudios en Comportamiento Humano (Cartwright 2008), son disciplinas cuyo marco conceptual se basa en las dos teorías evolutivas recién revisadas (Fig. 1). En términos médicos, a partir de la teoría de descendencia con modificación se reconstruyen las historias evolutivas del linaje humano y sus patógenos, así como sus consecuencias para la salud y las enfermedades. Por otra parte, a partir de la teoría de selección natural, se desarrollan las consecuencias dinámicas de la selección natural y sus productos: adaptaciones, mal adaptaciones, vulnerabilidades, restricciones y sesgos, tanto en humanos como en sus patógenos, y en el resultado de sus interacciones. Pero veamos a qué nos referimos con algunos ejemplos concretos.

**Cuadro 1.** Cuadro explicativo de la evolución de la intolerancia a la lactosa. El mapa ha sido modificado de material interactivo disponible en el sitio web del Howard Hughes Medical Institute ([www.hhmi.org](http://www.hhmi.org)).

### **Intolerancia a la lactosa y evolución humana**

La intolerancia al azúcar de la leche (lactosa) fue originalmente descrita como una enfermedad que padecían unos pocos adultos. A estas personas les hace mal la leche, porque les produce dolores abdominales y diarrea intensa. Sin embargo, alrededor de 1980 comenzaron a describirse varias poblaciones donde el porcentaje de intolerantes era mayoritario. De hecho, la mayoría de los seres humanos la desarrollan a partir de los 4 o 5 años de edad, cuando la enzima lactasa desaparece del intestino delgado (no persistencia de lactasa). Por contraste, los tolerantes a lactosa tienen un gen regulador en el cromosoma 2 que hace que esta enzima persista en adultos (persistencia de lactasa). Actualmente, se sabe que las poblaciones humanas varían con respecto a los porcentajes de persistentes-no persistentes, como se puede observar en el mapa adjunto. Se ha inferido que la no persistencia es probablemente el rasgo ancestral, ya que nuestros parientes más cercanos como chimpancés y gorilas también son intolerantes en edad adulta. De esta forma, el rasgo de persistencia de lactasa en adultos es derivado, y probablemente reciente. El predominio de persistentes en el norte de Europa sugiere también el lugar de origen y

expansión de esta particular mutación. La hipótesis anterior es consistente con datos arqueológicos recientes, los cuales han demostrado el consumo de leche de vacunos en la cultura Funnel Beaker entre los años 6000 y 5000 AP (Antes del Presente), probablemente uno de los primeros criadores de vacunos. Sin embargo, algo más interesante aun es que el análisis genético de 8 individuos de la misma región pero más antiguos aún (entre 7000 y 7500 AP) reveló la ausencia de esta mutación, ahora predominante en sus probables descendientes. Por lo tanto, el consumo masivo de leche (y lactosa) habría sido el factor adaptativo que seleccionó y expandió esta mutación hasta sus altas frecuencias en las poblaciones actuales del norte de Europa. Una evidencia adicional y aún más interesante es que poblaciones africanas de criadores de vacunos presentan una mutación distinta pero con la misma consecuencia: persistencia de la lactasa (Bersaglieri et al., 2004). Este ejemplo es uno de los pocos casos documentados en que una innovación cultural (consumo de leche) ha sido capaz de modificar rápidamente (menos de 10 mil años) la frecuencia de un rasgo biológico hereditario como es la intolerancia a la lactosa.



La obesidad se ha considerado una enfermedad en términos de diferencias individuales: genes, crianza, estilo de vida actual. Estos factores explican el **cómo** una persona llega a ser obesa y otra no. Sin embargo, con las alarmantes proporciones actuales de obesidad en ciertos países, es necesario plantearnos la pregunta evolutiva: **¿por qué** nuestro organismo está diseñado para comer demasiado y realizar poco ejercicio? Simplemente, porque nuestro organismo evolucionó bajo condiciones diferentes de las actuales. En el Paleolítico, las condiciones ambientales de hambrunas favorecieron el éxito de aquellos individuos con mejor apetito y mayor capacidad de acumular grasas en períodos de bonanza. En las condiciones naturales de la sabana africana, grasas, azúcares y sal son escasos, y consumirlos hasta el hartazgo fue una tendencia adaptativa. En las condiciones modernas de producción industrial, se ofertan cantidades ilimitadas de estos alimentos precisamente porque los preferimos en forma natural. Por otro lado, nuestros ancestros cazadores-recolectores realizaban largas caminatas para obtener alimentos, con gastos energéticos que desfavorecían la acumulación de grasa corporal. Esta hipótesis evolutiva que explica la obesidad, nos permite predecir que poblaciones humanas que mantengan estilos de vida similares a los del paleolítico deberían tener índices de obesidad significativamente menores a los de la población moderna. Esto es lo que se observa en las tribus africanas actuales de cazadores recolectores, las que presentan índices de masa corporal (peso/ altura al cuadrado) de 19 y colesterol circulante (mg/dL) de 121, en contraste con los respectivos 26 y 204 característicos de las sociedades industriales. En síntesis, uno podría pensar que nuestro cuerpo está diseñado para comer lo que hace bien para la salud, y para hacer el ejercicio necesario para mantenernos saludables, sin embargo esto resulta verdadero sólo bajo las condiciones del paleolítico. En condiciones modernas, el resultado de nuestras tendencias naturales es aterosclerosis y obesidad; lo que fue adaptativo, ahora es mal adaptativo. Otros ejemplos similares a éste, en términos de enfermedades y características de nuestra especie se pueden encontrar en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Algunas enfermedades y características de la especie humana y su explicación evolutiva.

<b>Enfermedad o Rasgo Biológico</b>	<b>Explicación Evolutiva</b>
<b>Hipertensión arterial</b>	En un principio la sal era un recurso escaso y tenía un importante rol en el control de la presión arterial. En este contexto, algunos seres humanos desarrollaron al azar (mutaciones) mecanismos internos que permitían obtener sal, favoreciendo así la sobrevivencia. Hoy en día, la sal no es escasa por lo tanto, estos mecanismos sobre reaccionan induciendo una mayor incorporación de sal y, como consecuencia, elevando la presión arterial.
<b>Bajo peso al nacer y enfermedad cardiovascular</b>	El hambre durante la gestación produce una modificación sostenida de las pautas metabólicas del feto. En el pasado, ante la escasez, los individuos que normalmente expresaban más ciertos genes ahorradores tendieron a sobrevivir más, ya que el feto mal nutrido se preparaba biológicamente para un contexto pobre en alimentos. En la actualidad, esta respuesta se traduce en mayor obesidad en la vida adulta, en mayor obesidad, mayor concentración de colesterol y alteración de la coagulación con un claro riesgo de enfermedades coronarias.
<b>Menopausia</b>	En el pasado, la maternidad implicaba un riesgo para las madres y los bebés humanos, y además implicaba menores oportunidades de cooperación entre generaciones dentro de los grupos familiares. Por lo tanto, mujeres que naturalmente (por alguna mutación al azar) tuvieran una limitación en la cantidad de embarazos, sobrevivieron más y fueron capaces de cooperar más. Hoy en día, los riesgos de tener un hijo son mínimos, sin embargo este mecanismo continúa activo limitando la maternidad, pero a su vez favoreciendo la cooperación entre generaciones.

---

**Enfermedad o Rasgo Biológico****Explicación Evolutiva**

---

**Miedo**

En el pasado, ante una situación de amenaza, como el ataque de depredadores, algunos humanos de forma azarosa presentaron características biológicas de respuesta como la inmovilización, palidez disminuyendo el flujo térmico, o la piloerección que los hacía ver más grandes. Como estos rasgos aumentaron la supervivencia de dichos individuos, éstos se mantuvieron en el tiempo. Sin embargo, en la actualidad estos mecanismos pueden sobrereactuar ante situaciones de peligro no reales que inducen el miedo como ver una película de terror o enfrentarse a un examen.

**Menstruación y protección contra patógenos**

La fecundación interna, como en mamíferos, asegura el ingreso de espermatozoides por medio de la cópula, pero también permite el ingreso de patógenos. Por esta razón, aquellas mujeres que desarrollaron al azar alguna característica que les permitió protegerse contra estos patógenos, al pasar el tiempo sobrevivieron más y aumentaron su representación en la población. En la especie humana este mecanismo es el de la menstruación.

**Insuficiencia cardíaca**

En el pasado, tras la pérdida de sangre por algún trauma, algunos humanos desarrollaron al azar, mecanismos que les permitieron retener agua y sal para mantener el volumen sanguíneo y así tener niveles adecuados de presión arterial, otorgándoles una ventaja para la supervivencia. Hoy en día, estos mecanismos sobre reaccionan en personas con insuficiencias cardíacas quienes tienden a retener agua y sal generando un incremento en la presión arterial favoreciendo un mal funcionamiento cardíaco.

---

En cuanto a la evolución del comportamiento humano, en los últimos 30 años ha crecido la evidencia que muestra que muchas conductas se pueden explicar en términos adaptativos, sean estas “positivas” o “negativas” desde un punto de vista moral o cultural. La lista es larga e incluye rasgos como el miedo (Tabla 1), la conducta homicida, los celos, el altruismo o la risa (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Historia evolutiva y función adaptativa de la risa y el humor en la especie humana.

### **Risa, humor y evolución humana**

Existe claridad de que la risa es una conducta que compartimos con nuestros parientes simios, y que de hecho existe en el género *Homo* hace algunos millones de años. Este último dato, junto a su caracterización empírica (existe de forma espontánea en infantes, se ha descrito a través de todas las culturas, desaparece en individuos con ciertas enfermedades) sugiere que todo ser humano normal está genéticamente predispuesto a producir y percibir la risa (Gervais & Wilson 2005).

Pero la risa y el humor no son lo mismo. El humor es el proceso cognitivo que frecuentemente subyace, pero que no necesariamente, lleva a la risa. La risa, en tanto, puede dividirse en dos: aquella que es espontánea (convulsión que puede ser provocada tanto por un estímulo cognitivo humorística como generada físicamente por simples cosquillas) y la que es deliberada o producida conscientemente. ¿Pero qué podría hacer de la risa y el humor una adaptación? Existen varias hipótesis acerca de los beneficios que podría representar la risa asociada al humor. Sobre todo la risa es una conducta placentera. En términos netamente biológicos, se ha descrito que la risa también puede fortalecer el sistema inmunológico y el estado de ánimo. Sin embargo, sus mayores beneficios son en términos sociales. Por ejemplo, se sabe que la risa se usa frecuentemente para manejar situaciones sociales complicadas y también es habitualmente utilizada durante el cortejo. Otras ventajas de reírse y generar risas en los pares son: mejorar el

estatus propio dentro del grupo, disminuir el estatus de individuos particulares (reírse de) y generar un estatus mejor de un grupo de individuos, o lo que se podría decir que propicia la camaradería y la unidad del grupo. Es decir los científicos proponen que la risa tiene como principal objetivo propiciar la cooperación entre individuos. Alguien que se ríe debería ser un igual que está listo y dispuesto a cooperar. Por otro lado, la mayoría de los investigadores de la risa están de acuerdo que esta conducta no solo mejora la reproducción y sobrevivencia de los individuos, sino también del grupo en el cual existe mayor presencia de eventos de risa y humor (Gervais & Wilson 2005), por lo que la selección natural podría actuar a estos dos niveles: individual y grupal. Finalmente, estudios antropológicos y filogenéticos han llevado a proponer una historia evolutiva de la risa al igual como se puede hacer con otros rasgos morfológicos o conductuales.

En el comienzo (6.5 millones de años atrás) existió una proto risa, similar a las conductas faciales de otros simio, luego (4–2 m.a.a.) aparece la risa espontánea asociada al bipedalismo y otros cambios faciales y se asocia a la comunicación del juego como un acto reflejo a una situación incongruente no sería en ambientes de seguridad social (proto humor). Finalmente (ya en los últimos miles de años), y asociada al lenguaje, se origina la risa voluntaria y el humor asociados a comportamientos sociales más complejos.

Por ejemplo, teniendo en cuenta que la selección natural favorecerá a aquellos individuos que se reproduzcan y sobrevivan más, uno podría esperar que los individuos tiendan a aumentar la eficiencia de la reproducción, lo cual puede explicar conductas como la infidelidad y fenómenos como el divorcio. Hombres y mujeres tienen riesgos y gastos de energía diferentes en términos de la reproducción y el cuidado parental. Las mujeres tienen la certeza de la maternidad, mientras que los hombres no, y por otro lado el hombre gasta muy pocos recursos en la reproducción, mientras que la mujer invierte mucho más, aunque en el cuidado parental el gasto puede ser incluso mayor para el hombre si es que es él (al menos desde el Paleolítico hasta un par de siglos atrás) quien provee la mayor cantidad de recursos alimenticios. Estos rasgos diferentes entre sexos generan varias hipótesis y predicciones en términos de conductas de pareja, las cuales se han corroborado con estudios empíricos. De esta forma, estudios psicológicos han mostrado que los hombres toleran menos la infidelidad sexual que la emocional de sus parejas (¡la primera pone en riesgo su paternidad!), mientras que en las mujeres es a la inversa (¡la segunda pone más en riesgo la inversión de recursos!). Lo mismo pasa con los motivos que se dan para el divorcio, en los cuales la infidelidad sexual es más común en hombre, mientras que la violencia y mal comportamiento es mayor para las razones que dan las mujeres (aquello que representa una amenaza para los hijos). Por otro lado, se ha demostrado que las mujeres tienden a divorciarse a más temprana edad que los hombres (a los 25 años el 90% de los divorcios en algunos países de Europa son pedidos por las mujeres); esto es predecible debido al menor tiempo reproductivo de que disponen en comparación con los hombres. Otro tema interesante de explicar en términos evolutivos son las estrategias de unión que presenta nuestra especie. ¿Es la unión de pareja un producto de la sociedad actual o una característica ancestral de nuestra especie? Al igual que en muchas especies de mamíferos, en la especie humana es la mujer la que limita la reproducción de los hombres. Esto sumado al extendido cuidado parental, el cual es más igualitario que en muchas especies de primates, y la necesidad de los machos de estar seguro en su paternidad, hacen altamente probable que el sistema de pareja original de nuestra especie sea muy similar a la monogamia o poligamia moderada (ya sea aceptada o furtiva) que hoy vemos en muchas sociedades occidentales. Existen estudios antropológicos que muestran que muchas culturas ancestrales presentan monogamia o poligamia moderada (solo algunos hombres pueden tener varias parejas). Esto se correlaciona con otras características; como el tamaño mayor de hombres sobre mujeres, lo cual sugiere disputa por las hembras, y un tamaño testicular menor que especies promiscuas (como chimpancés) y mayor que en especies poligámicas de un macho como los gorilas.

Otro tema ampliamente estudiado en la evolución del comportamiento humano es la elección de pareja, y el atractivo que producen ambos sexos hacia el opuesto. ¿Por qué una mujer elige a un hombre, o por qué una mujer le parece atractiva a un hombre? Existen muchas hipótesis (tanto evolutivas como culturales), pero algunas de ellas han acumulado



bastante evidencia en los últimos años. Por ejemplo, se ha descrito que independiente del sexo, los rasgos físicos que hacen atractivo a una pareja pueden estar relacionados con la heterocigosidad del individuo y con la fortaleza de su sistema inmune. Dentro de este último rasgo, se ha demostrado que los hombres que son más susceptibles a patógenos (son enfermos) no pueden tener niveles altos de testosterona (conocido supresor del sistema inmune), lo que repercute en un menor desarrollo de pómulos y barbillas prominentes durante la pubertad, características usualmente relacionadas con el atractivo masculino (Gangestad & Buss 1989). Por otro lado, mujeres de caderas anchas y cintura ceñida, las cuales usualmente son consideradas atractivas por los hombres, presentan diversas características relacionadas con la fecundidad y una buena salud, tales como: ciclos menstruales más regulares, menores riesgos de enfermedades como cáncer de mama y ovario, y también de dolencias cardiovasculares (Cartwright 2008). En cuanto a la heterocigosidad, se ha demostrado que las personas encuentran más atractivos a los individuos que presentan rasgos faciales simétricos, lo cual está relacionado con caracteres heterocigotos, con la consiguiente menor probabilidad de presentar alelos deletéreos en el caso de individuos homocigotos recesivos.

## **CONCLUSIONES**

En estas últimas palabras quisiéramos explicitar el sentido que ha tenido la elección de los diferentes temas tratados en el capítulo. El principal objetivo de nuestra revisión ha sido mostrar evidencia de que la evolución está en todas partes, incluso en nuestra historia. La evolución es un hecho que no es discutido en Biología. Por otro lado, sus mecanismos también son ampliamente aceptados, aunque no siempre bien comprendidos. Y ese ha sido el segundo objetivo de estas líneas: mostrar que los mecanismos de la evolución son fácilmente aplicables y posibles de evaluar con datos empíricos. Hemos querido explicar que los ingredientes principales de la evolución son: la variabilidad de las poblaciones, un ambiente que cambia afectando diferencialmente a los individuos con características heredables, y que esa interacción produce reproducción y sobrevivencia diferencial. El manejar estos mecanismos nos debería dar la posibilidad de explicar cualquier fenómeno biológico que este situado dentro del marco que supone la evolución. La coloración de la piel, la posibilidad de ver en forma tridimensional, nuestra capacidad de aprendizaje, la dieta, el potencial deportivo, el volumen pulmonar, el riesgo de resfriarse o la capacidad para sanar, todas son condiciones que han adquirido su actual condición (y seguirán modificándose en el futuro), producto del proceso evolutivo. La evolución sin embargo, no sabe lo que es bueno o lo que es malo. Hasta donde sabemos, cada individuo tiene la capacidad de variar su aspecto dentro de un rango espacial (una misma planta es diferente si está a la luz o a la sombra) y temporal (un ratón cambia su pelaje según la estación del año), pero no puede transmitir a su descendencia la gran mayoría de estos cambios. Es decir la evolución no se produce por necesidad, ni por una fuerza misteriosa que lleva al organismo hacia la perfección.

Por otra parte, hemos querido mostrar que la investigación en evolución es mucho más que el análisis de los fósiles y de la observación maravillada de las adaptaciones actuales de plantas y animales. Hoy en día existen múltiples ejemplos de estudios multidisciplinarios (paleontológicos, morfológicos y moleculares) en los cuales se demuestra el valor adaptativo de diferentes rasgos (como individuos con ciertos rasgos presentan mayor adecuación biológica que otros sin ellos) su cambio en el tiempo (muchas veces en sólo miles de años y no en millones) e incluso la base genética de las mutaciones que han dado origen a los cambios en los caracteres. Ejemplos sobresalientes de este tipo de estudios son los realizados en los peces espinoso de agua dulce (*stickleback* en inglés, del género *Gasterosteus*) en lagos del Hemisferio Norte y aquellos que involucran a la laucha del género *Chaetodipus* (*rock pocket mice* en inglés). En ambos casos se ha descrito la base molecular de las adaptaciones de las especies a nuevos ambientes colonizados en los últimos miles de años (Nachman *et al.* 2003, Jones *et al.* 2012). La evolución no está en tela de juicio. No es una idea especulativa, ni está a la espera de una “demostración definitiva”. La evidencia ya la conocemos, es consistente, avalada por toda la comunidad científica y es efectivamente la base sobre la cual descansa una parte significativa, sino todo el conocimiento biológico de nuestros días.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la gentil invitación de los editores a colaborar con este capítulo en la realización de este libro. Esta colaboración fue posible gracias al proyecto FONDECYT 1131029 sobre enseñanza y comprensión de la Teoría Evolutiva a HC.

## GLOSARIO

**Alelo:** Es cada una de las variantes que puede poseer un gen y que pueden manifestarse o “expresarse” bajo ciertas condiciones dependiendo si este es dominante o recesivo. La dominancia de uno de los dos alelos significa la expresión del carácter, por otra parte la no expresión del gen dependerá exclusivamente de la presencia de dos alelos recesivos.

**Cromosoma:** Son estructuras que se encuentran principalmente en el núcleo de las células y que transportan fragmentos largos de ADN. El ADN, o ácido desoxirribonucleico, es el material que contiene los genes y es el pilar fundamental del cuerpo humano. Los cromosomas también contienen proteínas, llamadas histonas.

**Gen:** Es un segmento de ADN. Los genes le dicen al cuerpo cómo producir proteínas específicas. En cada célula del cuerpo humano hay aproximadamente 30,000 genes y juntos constituyen el material hereditario para el cuerpo humano y la forma como funciona. La composición genética de una persona se llama

genotipo.

**Hemoglobina:** Es una proteína compleja presente en los glóbulos rojos también llamados eritrocitos. Su principal función es el transporte de oxígeno y dióxido de carbono a nivel sanguíneo.

**Heterocigoto:** Organismo que posee dos copias diferentes de un mismo gen para un rasgo dado en los dos cromosomas correspondientes.

**Hipertensión arterial:** La hipertensión arterial es la elevación persistente de la presión arterial por encima de los valores establecidos como normales por consenso. Se ha fijado en 140 mm Hg para la presión sistólica o máxima y 90 mm Hg para la presión diastólica o mínima.

**Hipótesis:** Es una idea o proposición sobre el mundo natural que puede ser comprobada por medio de observaciones o experimentos. Con el fin de ser considerada científica, las hipótesis deben ser evaluadas y verificadas.

**Homocigoto:** Organismo que posee dos copias idénticas de un mismo gen para un rasgo dado en los dos cromosomas correspondientes.

**Medicina Evolucionaria:** el estudio de las consecuencias dinámicas y rápidas de la selección natural sobre las adaptaciones del linaje humano y sus patógenos, así como la reconstrucción de sus historias evolutivas y sus consecuencias para la salud y la enfermedad.

**Mutación:** Es una alteración producida en la estructura o en el número de los genes o de los cromosomas de un organismo vivo. Esta alteración produce un cambio en la información genética que se puede manifestar súbita y espontáneamente e incluso transmitir o heredar a la descendencia.

**Paleolítico:** Período cultural de la Edad de Piedra que comienza con las primeras herramientas de piedra desconchadas, hace unos 750.000 años, hasta el comienzo del período Mesolítico, hace unos 15.000 años.

## BIBLIOGRAFÍA

Allison A. 2002. The Discovery of Resistance to Malaria of Sickle-cell Heterozygotes. *Biochemistry and Molecular Biology Education* 30 (5): 279–287.

Dobzhansky T. 1973. Nothing in Biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*: 125–129.

Bersaglieri T., P.C. Sabeti, N. Patterson, T. Vanderploeg, S.F. Schaffner, J.A. Drake, M. Rhodes, D.E. Reich & J.N. Hirschhorn. 2004. Genetic Signatures of Strong Recent Positive Selection at the Lactase Gene. *American Journal of Human Genetics* 74:1111–1120.

Cartwright J. 2008. *Evolution and human behaviour*. Segunda Edición. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Futuyma D. 2009. *Evolution*. Sinauer Associates. Segunda Edición. Sinauer.

Gangestad S.W. & D.M. Buss. 1989. Pathogen Prevalence and Human Mate Preferences. *Ethology and So-*

- ciobiology* 14: 89–96.
- Gervais M. & D.S. Wilson.** 2005. The evolution and functions of laughter and humor: a synthetic approach. *The Quarterly Review of Biology* 80(4): 3395–430.
- Jones F.C. et al.** 2012. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. *Nature* 484:55–61
- Leonard W.R.** 2003. Food for thought. Dietary change was a driving force in human evolution. *Scientific American* 13: 64–71.
- Mayr E.** 2001. *What evolution is*. Basic Books, New York, USA.
- Nachman M.W., H.E. Hoekstra & S.L. D’Agostino.** 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *PNAS* 100 (9): 5268–5273.
- Ugalde D., G. Conte, H. Ugalde, G. Figueroa, M. Cuneo, M. Muñoz & J. Mayor.** 2011. Hematoma subcapsular esplénico en paciente portador de rasgo Falciforme. *Revista Médica de Chile* 139: 1192–1195.
- Spotorno A.** 2005. Medicina evolucionaria: una ciencia básica emergente. *Revista Médica de Chile* 133: 231–240.
- Spotorno A.** 2012. Orígenes y conexiones de las leyes de la evolución según Darwin. pp 21–42. En A. Veloso y A. Spotorno (eds.) “*Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*”. Ed. Universitaria, Santiago de Chile.
- Spotorno A.** 2014. Genética, Evolución y evolución humana. En *Genética Humana*. S. Berríos (ed.). Edit. Mediterráneo, Santiago, Chile (en prensa).
- Tajer C.D.** 2010. Medicina evolucionista y problemas cardiovasculares. *Revista Argentina de Cardiología* 78 (6): 533–539.
- Vásquez D.E. & R. Kartzow.** 2009. Impacto de las migraciones en Chile. Nuevos retos para el pediatra. ¿Estamos preparados? *Revista Chilena de Pediatría* 80 (2): 161–167.
- Wilson D.S.** 2007. *Evolution for everyone*. Bantam Dell. New York.
- Zhang Q. et al.** 2010. Circulating mitochondrial DAMPs cause inflammatory responses to injury. *Nature* 464: 104–8.

# El origen de la vida

---

*Gonzalo Collado*

Departamento de Ciencias Básicas,  
Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío

**Palabras Claves:** Big Bang, fósil, era precámbrica, atmósfera primitiva, sopa primitiva, evolución prebiótica, coacervados, protenoides, ADN, ARN, aminoácidos, péptidos, ribozimas, microesferas, organismos quimio-sintetizadores, arqueobacterias, vida.

## INTRODUCCIÓN

### *El Origen del Universo*

**P**ara intentar explicar el origen de la vida, una de las grandes preguntas que tienen que afrontar los biólogos es cómo se originó el universo, el sistema solar y por supuesto la Tierra, el único lugar donde hasta ahora se ha comprobado inequívocamente que existe vida. Hace unos 15.000 millones de años, la materia fusionada en único punto denso hizo explosión a alta temperatura, con lo cual las partículas de materia comenzaron a alejarse unas de otras a gran velocidad, lo que marcó el inicio del universo. La energía de la explosión fue tan grande que los astrofísicos aún detectan la radiación, prueba que apoya la teoría del “Big Bang”, o “Gran explosión”, aceptada para la formación del universo (Audesirk & Audesirk 1998). Conforme este iba aumentando de tamaño, también se iba enfriando hasta alcanzar una temperatura adecuada para la formación de los primeros átomos, a través del

ordenamiento de un electrón alrededor de un protón, en este caso originando el hidrógeno, el átomo más simple. Después del Big Bang se formaron grandes nebulosas de materia (galaxias primordiales) a medida que el universo se expandía. Al interior de estas nebulosas se formaron remolinos de gas de menor tamaño que atraídos por fuerzas gravitatorias de otros átomos formaron los primeros sistemas y cuerpos planetarios. Esto fue debido a que los átomos sencillos de hidrógeno se fusionaron para generar átomos de helio y luego átomos aún más grandes. De esta manera, los cuerpos recién formados se iban haciendo cada vez más grandes al atraer otras partículas por atracción de gravedad, con centros cada vez más densos y más calientes. Así, se formaron las galaxias, y en estas sistemas solares y planetas, como la Tierra. ¿Cómo pudo haber surgido la vida en la Tierra?

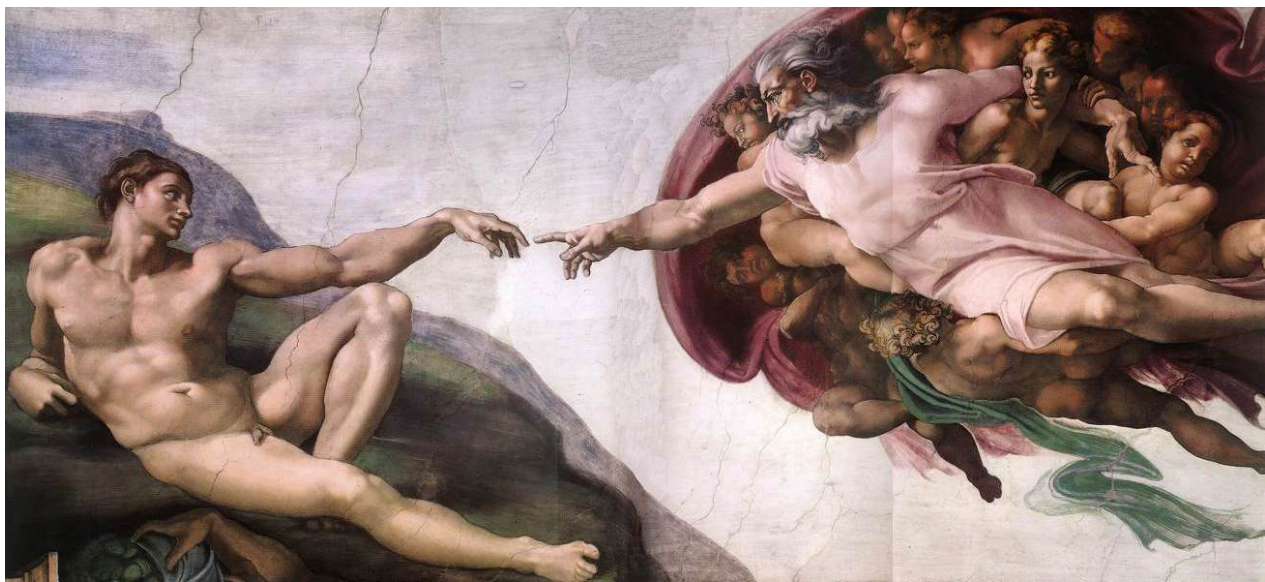
## DESARROLLO

### *Teorías del origen de la vida*

El registro fósil sugiere que los primeros organismos encontrados en el planeta Tierra surgieron en la era precámbrica, hace unos 3.500 millones de años (Wacey *et al.* 2011), y el fechado radiométrico indica que la Tierra se originó hace unos 4.540 millones de años. Los primeros restos fósiles serían restos de bacterias halladas en Australia, de unos pocos micrómetros de longitud, que se cree usaban el sulfuro en lugar de oxígeno para respirar anaeróbicamente. Algunos estudios, entre ellos el clásico trabajo de Wray *et al.* (1996), traza la edad de la división de los animales protostomados y deuterostomados, animales ya muy complejos, en cerca de 1.200 millones de años. El origen de la vida, por lo tanto, ocurrió mucho antes de esta fecha, entre 3.500 millones de años y después de 4.540 millones de años atrás. Varias teorías se han propuesto para explicar el origen de la vida, revisemos algunas de ellas.

**Creación especial:** el creacionismo es un conjunto de creencias que intentan explicar el origen del universo y de todos los seres vivos por obra de un poder sobrenatural, ya sea de una vez o en intervalos sucesivos, o bien se creía que cada especie fue creada de forma separada. Esta teoría se contrapone a la teoría evolutiva, ya que considera que los seres vivos como los animales y las plantas son inmutables por lo que tendrían siempre la misma forma, negando toda posibilidad de cambio evolutivo. En general, la teoría creacionista es más fácil de entender que la evolución u otras teorías, por lo que suele ser muy utilizada ya que muchas personas creen que es correcta pues está “al alcance de la mano”. Hay diferentes corrientes del creacionismo. Una es el creacionismo religioso clásico basado en las escrituras de la Biblia en la cual el universo y la vida en la tierra fueron creados por una deidad todopoderosa. Otra es el diseño inteligente, que no usa textos religiosos para formar teorías acerca del origen del mundo, simplemente postula que el universo posee evidencia de que fue diseñado de manera inteligente. Se cree que el punto de partida de este movimiento fue el

libro titulado Juicio a Darwin (*Darwin on Trial*, en inglés), publicado en 1991 por el abogado estadounidense Phillip E. Johnson, quien criticó el valor científico de la teoría darwiniana de la evolución. Pero, como bien argumentan Canto *et al.* (2012) en su trabajo recientemente publicado titulado *Es mejor encender una vela que maldecir la oscuridad\**: diseño inteligente el nuevo disfraz del creacionismo, *La evolución es una teoría científica que puede ser contrastada y modificada en forma constante, de acuerdo a los nuevos descubrimientos científicos. Mientras que el diseño inteligente (creacionismo) es una argumentación basada en la fe... Por ende no puede ser contrastable, ya que esta implica creer o aceptar sin ver más.* En el mundo cristiano, el acto de la creación ha sido representado clásicamente por el fresco La Creación de Adán, de la Capilla Sixtina (Fig. 1).



**Figura 1.** La creación de Adán, fresco de 1511 de Miguel Ángel en la Capilla Sixtina.

**Generación espontánea:** Aristóteles pensaba que los peces habían salido del fango, las moscas de la carne podrida y otros tipos de animales de la madera, hojas secas y hasta del pelo de los caballos. La idea que los seres vivos podían originarse en forma espontánea a partir de materia inerte como el polvo, tierra, barro o materia en descomposición se mantuvo en diversas culturas durante siglos. El naturalista belga, Jan Baptiste van Helmont (1577–1644) (Fig. 2), partidario de esta idea, publicó la obra *Ortus Medicinae...*, en 1667, donde mencionaba que “los piojos, garrapatas, pulgas y gusanos nacen de nuestras entrañas y excrementos. Si colocamos ropa interior con sudor junto con trigo en un recipiente de boca ancha, al cabo de veintiún días el olor cambia y el fermento penetra a través de las cáscaras de trigo, cambia el trigo en ratones. Estos ratones son de ambos sexos y se pueden cruzar con ratones que hayan surgido de manera normal... pero lo que es verdaderamente increíble es que los ratones que han surgido del trigo y la ropa íntima sudada no son pequeñitos, ni deformes ni defectuosos, sino que son adultos perfectos...” (Curtis *et al.* 2007). Antonio van Leeuwenhoek (holandés,

1632–1723), a finales del siglo XVII, gracias al perfeccionamiento de sus propios microscopios ópticos, logró descubrir un mundo hasta entonces ignorado. Encontró en las gotas de agua sucia gran cantidad de microorganismos que aparecían y desaparecían de repente. Este descubrimiento fortaleció la creencia de los seguidores de la generación espontánea. En 1668, el médico y científico italiano Francisco Redi (1626–1697), refutó la hipótesis de que las larvas surgían de la carne, simplemente manteniendo las moscas (cuyos huevos se desarrollan en larvas) alejadas de la carne contaminada (Audesirk & Audesirk 1998). Pero esto no refutaba completamente la teoría. Hacia 1769, Lazzaro Spallanzani (1729–1799), naturalista e investigador italiano, hervía en matraces una especie de sopa hecha de animales y vegetales hasta la esterilización, lo cual eliminaba los organismos vivos, y luego los dejaba expuestos al aire, al cabo de unos días hacían su aparición microorganismos en la solución. Luego repitió el experimento, pero esta vez los matraces eran herméticamente cerrados y mantenidos así. En los matraces sellados no aparecieron microorganismos. Esto demostraba que los microorganismos y sus esporas morían en el proceso y que se necesitaba de microorganismos para que apareciera la vida nuevamente. Hubo de transcurrir cerca de 100 años más para refutar completamente la teoría. En 1862, Louis Pasteur (1822–1895), médico francés, realizó experimentos similares a los de Spallanzani, pero en este caso, los matraces tenían cuello en forma de S, con líquidos nutritivos que hirvió para matar cualquier microorganismo que pudiese estar presente. Cuando se enfriaba el caldo de cultivo, el charco de agua que se formaba en el cuello de los matraces sellaba la boca del matraz, deteniendo la entrada de los microorganismos presentes en el aire. Si después se rompía el cuello de los matraces, el caldo de cultivo entraba en contacto con el aire y los microorganismos que este contenía, produciéndose una descomposición de la sustancia nutritiva (Audesirk & Audesirk 1998). De esta manera, se comprobó definitivamente que la teoría de la generación espontánea era falsa.

**Teoría cosmozoica:** también llamada teoría de la panspermia (del griego *pan*, todo y *sperma*, semilla), afirma que el protoplasma en forma de esporas resistentes de formas de vida simple podría haber llegado a la Tierra accidentalmente desde otro lugar del universo (Storer & Usinger 1960). Bajo este esquema, las “semillas” de la vida se pueden propagar a través del espacio de un lugar a otro. Los orígenes del concepto se remontan al filósofo griego Anaxágoras (500 a.C.–428 d.C.), pero fue el físico y químico sueco Svante Arrhenius (1859–1927) (Fig. 2), ganador del premio nobel de química en 1903, quien popularizó la teoría sosteniendo que una especie de esporas o bacterias viajan por el espacio en fragmentos rocosos y en el polvo estelar pudiendo “sembrar” vida si encuentran las condiciones adecuadas. Si bien esta teoría serviría para explicar el origen de la vida en la Tierra, no responde en sí al origen de la vida propiamente tal, trasladando la pregunta a otro lugar del universo.

**Teoría naturalística:** en una de las galaxias originadas por el Big Bang, llamada Vía



Láctea se formó, entre otras, una pequeña estrella amarilla que denominamos Sol. En la nube de partículas que rodeaba al Sol se aglomeraron grupos más pequeños de partículas de gas y polvo, a distancias particulares, originándose los planetas, también por la fuerza de gravedad. Se cree que el sistema solar se originó hace unos 5.000 millones de años. Los planetas más cercanos al Sol, Mercurio y Venus, se calentaron demasiado, mientras que el cuarto, Marte, se enfrió en un invierno perpetuo (Audesirk & Audesirk, 1998). El tercer planeta, la Tierra, quedó ubicado en una órbita que permitió que el agua se pueda encontrar en los tres estados físicos, sólido, líquido y gaseoso. En sus inicios, los materiales más pesados como hierro y níquel se hundieron hacia el interior mientras que los más ligeros, como silicatos y gases, permanecieron en el exterior. Se piensa que en el agua líquida se originó la vida. Poco después de la formación de la Tierra, un planeta más pequeño colisionó con ella, fundiendo ambos cuerpos celestes. Sin embargo, parte del material despedido tras la colisión posteriormente se fue aglomerando, dando origen a la Luna hace unos 4.450 a 4.500 millones de años (Kleine *et al.* 2005).

En alguna época pasada de la Tierra, la temperatura, humedad y otras condiciones fueron apropiadas para la vida (Storer & Usinger 1960). Hace poco más de 4.500 millones de años la Tierra era una esfera incandescente que poco a poco comenzó a enfriarse; el vapor de agua se transformó en líquido que en forma de lluvia, durante miles de años, formó los océanos y otros cuerpos de agua. En la década de los veinte y los treinta del siglo pasado el ruso Alexander Oparín (1894–1980) (Fig. 2) dedujo que la atmósfera de esta primitiva Tierra era muy distinta a la que estamos expuestos actualmente, rica en oxígeno, y de esta manera, oxidativa. Oparín postuló que la atmósfera en sus inicios era más bien reductora, rica en metano ( $\text{CH}_4$ ), amoníaco ( $\text{NH}_3$ ), agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ) e hidrógeno ( $\text{H}_2$ ). Similarmente, John B. S. Haldane (inglés, 1892–1964) sostuvo que también había dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) disponible. Oparín y Haldane propusieron que la vida pudo haber surgido mediante reacciones químicas simples de estos compuestos gatilladas por otras condiciones comunes presentes en la atmósfera primitiva, como los rayos producidos por las tormentas y la luz ultravioleta del Sol que descargaban su energía en los jóvenes océanos. Este proceso ha sido llamado evolución química o evolución prebiótica. Los geoquímicos actuales han deducido que es probable que la atmósfera primitiva también haya contenido nitrógeno, ácido clorhídrico y sulfuro de hidrógeno. Al ser muy reactivo, el oxígeno no habría permitido la formación de moléculas orgánicas fundamentales en la estructura de los seres vivos, por lo que se ha descartado la presencia de este elemento en la atmósfera primitiva. Había oxígeno, pero no disponible, debido a que todo él estaba combinado en compuestos tales como agua y dióxido de carbono, muy abundantes en ese entonces, además de elementos pesados que constituían metales. Una atmósfera reductora, es decir, en ausencia de oxígeno libre, es un pilar fundamental en todas las hipótesis y experimentos que tienen que ver con la evolución prebiótica (Audesirk & Audesirk 1998). Oparín supuso que las altas temperaturas producto

del vulcanismo de la Tierra en formación, los rayos ultravioleta y las descargas eléctricas en la atmósfera podrían haber provocado reacciones químicas entre los compuestos señalados, los cuales darían origen a aminoácidos que con el estímulo del calor podían combinarse mediante enlaces peptídicos formando protenoides, compuestos muy similares a los polipéptidos que constituyen proteínas. Durante miles de millones años, estos y otros compuestos orgánicos, cada vez más abundantes, se acumularían en los océanos primordiales pudiendo formar sustancias coloidales a medida que su concentración aumentaba. A esta acumulación de compuestos, a partir del cual pudieron haber surgido las primeras formas de vida, se le ha llamado “caldo de cultivo primitivo” o “sopa primitiva”. ¿Cómo pudieron haber surgido los primeros organismos de esta sopa primitiva? Oparín demostró mediante experimentos que los polímeros orgánicos como protenoides y polisacáridos en un medio acuoso tienden a unirse por medio de fuerzas electrostáticas, formando estructuras rodeadas de agua de manera espontánea, de la misma manera en que se unen gotas de vinagre en el aceite; a estas gotas tan particulares Oparín las llamó coacervados. Estos coacervados fueron posteriormente considerados como un tipo de protobionte.

Para demostrar la evolución prebiótica, el estadounidense Stanley Miller (1930–2007) (Fig. 2) realizó un experimento notable que publicó en la revista *Science* en 1953. Miller quiso probar la hipótesis de Oparín en el laboratorio, simulando la atmósfera primitiva postulada por éste y su sopa primitiva. Para esto construyó un aparato donde mezcló  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  e  $\text{H}_2$  en diferentes matraces y balones de vidrio unidos entre sí a los cuales les proveyó energía a través de descargas eléctricas de 60.000 voltios provistas por electrodos para simular los rayos y fuego mediante un mechero que calentaba el agua para así producir vapor simulando las condiciones que en ese entonces prevalecían en la Tierra inicial (Fig. 3). Tras el primer día, la mezcla resultante se puso rosada y después de una semana roja debido a la presencia de aminoácidos, compuestos orgánicos que constituyen los monómeros básicos de las proteínas (Miller, 1953). En este experimento se pudo identificar glicina,  $\alpha$ -alanina,  $\beta$ -alanina y más débilmente ácido aspártico y otros aminoácidos. En otros experimentos similares se ha llegado a producir polipéptidos cortos, nucleótidos, adenosín trifosfato (ATP), urea, ácido acético, formol, ácido cianhídrico y otras moléculas características de los seres vivos (Audesirk & Audesirk, 1998). Si bien el experimento de Miller demostró que los aminoácidos se forman bajo condiciones similares a las del ambiente de la Tierra inicial, no constituyen estructuras parecidas a células.

El bioquímico estadounidense Sidney W. Fox (1912–1998) propuso a las microesferas como estructuras fundamentales para explicar el origen de la célula. Agitando una solución acuosa conteniendo proteínas y lípidos para simular las condiciones de los océanos originales, Fox (1965) demostró la formación de estructuras esféricas que llamó microesferas, las cuales se originaban al rodearse por una membrana lipídica muy similar a las membranas



**Jan Baptista van Helmont**  
(1579 - 1644)



**Svante Arrhenius**  
(1859 - 1927)



**Alexander Oparin**  
(1894 - 1980)



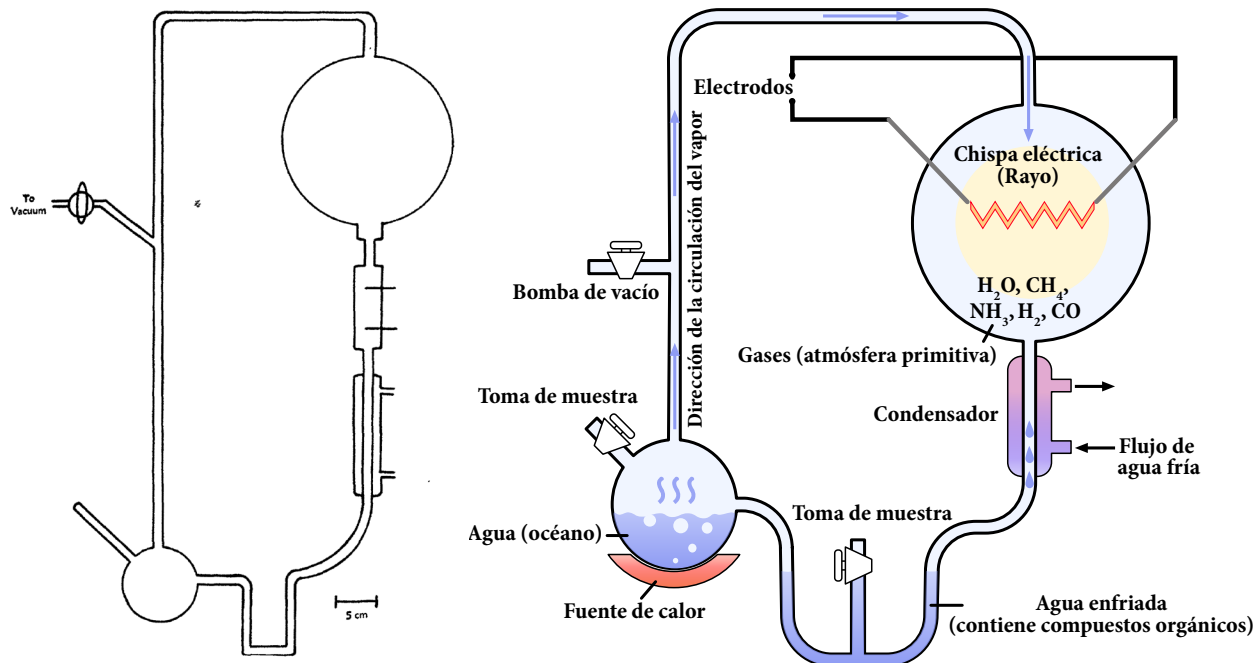
**Stanley Miller**  
(1930 - 2007)

**Figura 2.** Defensores y artífices de las diferentes teorías del origen de la vida.

celulares verdaderas. Bajo condiciones propicias, las microesferas pueden absorber material del exterior, crecer e incluso reproducirse (Fox 1980). De hecho, Fox llegó a considerarlas como “proto-células”, las cuales podrían constituir un paso intermedio en el origen de la vida, sirviendo de trampolín entre los compuestos orgánicos y las células. Estas microesferas caen en el rango de tamaño que presentan algunas bacterias (Ponnamperuma 1995). Pero, ni Oparín, ni Miller ni el modelo de Fox han considerado hasta ahora el dogma central de la biología ni tampoco el código genético. En las células actuales, durante el proceso de transcripción, proteínas catalíticas (enzimas) descifran la información contenida en el ácido desoxirribonucleico (ADN) para traspassarla al ácido ribonucleico (ARN), el cual con ayuda de los ribosomas y otras enzimas, sintetizan todas las proteínas mediante el proceso de traducción. De esta manera, las proteínas regulan la replicación del ADN y la mayoría de los procesos que ocurren al interior de la célula. Sin proteínas no se podría replicar esta molécula ni sintetizar el ARN, y sin el ADN y el ARN no se podrían sintetizar las proteínas. Entonces ¿qué surgió primero, el ADN, ARN o las proteínas? Equivale a preguntar ¿Qué fue primero, el huevo o la gallina?

Como una solución a esta paradoja se ha propuesto la hipótesis del “mundo de ARN”. Esta hipótesis sostiene que la evolución prebiótica basada en la replicación del ARN precedió a la aparición de la síntesis proteica (Doudna & Cech 2002). Sabemos que existe el ARN mensajero, el ARN de transferencia, el ARN ribosomal y los ARN nucleares pequeños. Sin embargo, existe también un pequeño grupo de moléculas de ARN que funcionan como enzimas, es decir, que poseen actividad catalítica, las ribozimas.

A principios de los años 80 del siglo pasado, investigaciones independientes desarrolladas en los laboratorios liderados por Thomas Cech y Sidney Altman llevaron al descubrimiento de moléculas de ARN con capacidad catalítica (Kruger *et al.* 1982; Guerrier-Takada *et al.* 1983), por lo cual ya no eran las proteínas las únicas moléculas que podían acelerar reacciones químicas específicas. En 1989 Cech y Altman fueron galardonados con el premio Nobel por el descubrimientos de los catalizares biológicos no proteicos. Este descubrimiento



**Figura 3.** Izquierda. El aparato experimental de Miller tal como fue publicado en su artículo de 1953. Derecha. Una idealización del experimento de Miller.

tuvo grandes implicancias sobre el origen de la vida, proporcionando los cimientos para el modelo del mundo de ARN. Pero, ¿qué hechos sustentan la teoría del mundo de ARN? O bien, ¿cuál es la importancia del ARN en la evolución prebiótica? Veamos lo resumido por Billi (2002). 1) El ARN es capaz de almacenar información genética, 2) puede servir de molde para la síntesis de cadenas complementarias de polinucleótidos, 3) puede actuar como catalizador, 4) nucleótidos de ARN actúan como coenzimas en muchas reacciones biológicas, 5) los deoxirribonucleótidos precursores del ADN son sintetizados a partir de ribonucleótidos, 6) la presencia de pequeñas ribonucleoproteínas ayudan en la expresión genética y en el mantenimiento del genoma, 7) las moléculas de ARN guía participan en la edición del ARN, y 8) numerosos virus llevan como único material genético ARN de simple o doble cadena. De esta manera, debido a que el ARN puede autoreplicarse, desarrollando las tareas del ADN y de las proteínas catalizadoras (enzimas), se piensa que fue capaz de tener su propia vida independiente. Al igual que los ribosomas que contienen ARN son necesarios para la síntesis de las proteínas en las células, tal vez algunas ribozimas empezaron a enlazar aminoácidos y catalizar la síntesis de proteínas cortas. Por esto, en la teoría del mundo de ARN no se requiere de ADN ni de proteínas para sustentar el origen de la vida. El ARN poco a poco pudo haberse separado para realizar su labor actual de intermediario entre el ADN y las proteínas (Audesirk & Audesirk 1998). Las células, entonces, pudieron haber evolucionado a partir de microesferas que incorporaron ribozimas. Aquí surge la pregunta de cómo eran las primeras células vivas. Es posible que las primeras células hayan sido procariotas anaeróbicas debido a que prácticamente no había oxígeno libre en la atmósfera. Para obtener energía, debieron

haber absorbido nutrimentos de la sopa primitiva.

Si todo esto sucedió alguna vez, ¿dónde se originó la vida en la Tierra? Storer & Usinger (1960) infirieron que la vida empezó en los océanos, ya que muchos de los animales más simples e “inferiores” son acuáticos o marinos y que las células y líquidos del cuerpo de todos los animales contienen sales (ClNa y otras), como es típico de estos cuerpos de agua. De acuerdo a estos autores, todos los restos fósiles de los animales más antiguos se encuentran en rocas de origen marino. Soportando esta inferencia, se ha descubierto que si se incrementa la salinidad de una solución experimental aumenta correlativamente la proporción de proteínoides que se agregan para formar microesferas.

**La teoría de las fisuras o fuentes hidrotermales:** Las fisuras hidrotermales fueron descubiertas en 1977 por científicos que operaban el submarino norteamericano Alvin. Las fisuras hidrotermales son grietas o fumarolas que se forman en la superficie de los fondos oceánicos a lo largo de profundas cadenas montañosas volcánicas denominadas dorsales oceánicas donde no alcanza a penetrar la luz del Sol. El agua fría del fondo oceánico entra en contacto con el manto terrestre llegando a calentarse hasta 350–400 °C, disolviendo los metales y sulfuros de hidrógeno en dichas cordilleras submarinas en formación. Alrededor de estas fisuras hasta ahora se han descubierto centenares de especies, incluyendo animales (gusanos, crustáceos, moluscos, esponjas, estrellas de mar) y bacterias, que en cada ambiente particular constituyen comunidades de seres vivos. En estos ambientes las bacterias y arqueobacterias sustituyen a los seres fotosintéticos típicos del mundo exterior, siendo la base de la cadena alimenticia. Estos particulares organismos quimiosintetizadores extremófilos obtienen su energía independiente de la luz solar a partir de los compuestos químicos sulfurados de las aguas procedentes del interior de la Tierra que son transportados por el fluido hidrotermal. Algunos investigadores sostienen que la vida pudo haberse originado en estos sistemas. Esta hipótesis es soportada por el hecho de que los organismos microscópicos más antiguos existentes en la actualidad son termófilos.

**La teoría del hierro-azufre:** Teoría sobre el origen de la vida propuesta por el químico alemán Günter Wächtershäuser a fines de los años 80 e inicios de los 90 del siglo pasado. La teoría propone que las primeras formas de vida pudieron haberse originado en la superficie de los minerales construidos a base de sulfuro de hierro (Wächtershäuser 1988, 1990, 1992). Wächtershäuser propuso que los primeros seres vivos, llamados por él “organismos pioneros”, se originaron a partir del flujo hidrotermal volcánico a alta presión y temperatura. La idea fundamental del origen de la vida de acuerdo con esta teoría se puede ejemplificar de la siguiente manera: Presurizar y calentar un flujo de agua con los gases volcánicos disueltos (por ejemplo, monóxido de carbono, amoníaco y sulfuro de hidrógeno) a 100 °C. Pasar el flujo sobre sólidos de metales de transición catalíticos (por ejemplo, sulfuro de hierro y

de sulfuro de níquel). Esperar y buscar la formación de péptidos. En otros experimentos, Wächtershäuser y Claudia Huber mezclaron monóxido de carbono, sulfuro de hidrógeno y partículas de sulfuro de níquel a 100 °C y demostraron que se podían generar aminoácidos y péptidos (Huber & Wächtershäuser 1998, Wächtershäuser 2000).

## CONCLUSIONES

Existen varias teorías para explicar el origen de la vida. La creación especial postula que el origen del universo y de todos los seres vivos fue realizado por obra de Dios. La teoría cosmozoica o de la panspermia afirma que algunas formas de vida simple podría haber llegado a la Tierra accidentalmente desde otro lugar del universo. La generación espontánea sostiene que los seres vivos podían originarse en forma espontánea a partir de materia inerte como el polvo, tierra, barro o materia en descomposición. La teoría naturalística afirma que en la atmósfera primitiva reductora, distinta a la oxidativa de hoy, las condiciones fueron adecuadas para la vida. Los compuestos químicos se combinaron en sustancias más complejas por la energía aportada por las descargas eléctricas y la luz ultravioleta. Los compuestos orgánicos formados, incluyendo aminoácidos, nucleótidos y lípidos formaron coacervados y microsferas. Algunas moléculas de ARN, con propiedades enzimáticas, pudieron replicarse a partir de nucleótidos disponibles en la sopa primitiva. La teoría de las fisuras hidrotermales sostiene que la vida pudo haberse originado a grandes profundidades en el océano, en la superficie de las dorsales oceánicas donde no alcanza a penetrar la luz del Sol. La teoría del hierro-azufre propone que las primeras formas de vida pudieron haberse originado en la superficie de los minerales construidos a base de sulfuro de hierro.

## GLOSARIO

**Ácido desoxirribonucleico (ADN):** molécula central para el desarrollo y funcionamiento de todos los seres vivos y responsable de la transmisión hereditaria. Químicamente es un polímero de nucleótidos formado por un azúcar (desoxirribosa), una base nitrogenada (adenina, timina, guanina y citosina) y un grupo fosfato. Está organizado como una doble hélice unidas por enlaces de hidrógeno en posición antiparalela.

**Ácido ribonucleico (ARN):** ácido nucleico formado por una cadena de ribonucleótidos. En vez de timina tiene uracilo. Presente en células eucariotas y procariotas, es lineal y de hebra sencilla. Es el material genético de ciertos virus (virus ARN), en algunos virus es de doble hebra. Se reconocen también el ARNm (mensajero); ARNt (de transferencia), ARNr (ribosomal); ARNi (interferencia) y mARN (mitocondrial).

**Aminoácidos:** molécula orgánica con un grupo amino ( $\text{NH}_2$ ) y un grupo carboxilo ( $\text{COOH}$ ) que al polimerizar forman las moléculas de proteínas.

**Arqueobacterias:** (del griego antiguas) son organismos unicelulares procariotas pertenecientes al

dominio Archaea. Tienen una historia evolutiva independiente de las bacterias y diferentes en su bioquímica y genética.

**Atmósfera primitiva:** cuyo origen tiene unos 4400 millones de años, era una capa delgada y reductora, carente casi por completo de oxígeno y con mucho amoníaco y dióxido de carbono. Existían altas temperaturas, grandes tormentas eléctricas y las radiaciones solares penetraban hasta su superficie.

**Big Bang:** en cosmología física, la teoría del Big Bang o teoría de la gran explosión se refiere al momento en que se inició la expansión observable del universo, como en su sentido más general para referirse al paradigma cosmológico que explica el origen y evolución del mismo.

**Coacervados:** son polímeros lipídicos que en solución tienden a formar microesferas equivalentes a una membrana biológica que se aíslan del medio acuoso, pueden selectivamente absorber sustancias orgánicas e inorgánicas.

**Era precámbrica:** es una de las primeras y más largas etapas de la historia de la Tierra, de aproximadamente 4000 millones de años, engloba los eones Hádico, Arcaico y Proteozoico. Sus rocas son principalmente ígneas y metamórficas, de difícil estudio dado que están muy transformadas por diferentes ciclos orogénicos (deformaciones tectónicas, metamorfismo, etc).

**Evolución prebiótica:** propone que los elementos primordiales de la tierra eran inicialmente simples e inorgánicos: agua, metano, amoníaco, hidrógeno, expuestos a un ambiente de descargas eléctricas y radiación ultravioleta permitió la formación de moléculas orgánicas simples.

**Fósil:** del latín *fossilis*, “lo que se extrae de la tierra”, son los restos o actividad de organismos pretéritos, conservados en las rocas sedimentarias, que pueden haber sufrido transformaciones en su composición (diagénesis) o deformaciones (metamorfismo dinámico) más o menos intensas.

**Microesferas:** las microesferas son estructuras que se forman a partir de mezclas de aminoácidos y lípidos, pueden desarrollar algunas funciones enzimáticas en su interior y dividirse, es decir, presentan algunas funciones parecidas a un ser vivo primitivo.

**Organismos quimiosintetizadores:** son aquellos organismos que obtienen energía química (ATP) a partir de la oxidación de sustratos inorgánicos como ácidos, sales minerales, óxidos, anhídridos, bases y otros componentes.

**Protenoides:** moléculas semejantes a las proteínas de origen termal.

**Ribozima:** molécula hecha de ácido ribonucleico que puede actuar también como una enzima.

**Sopa primitiva:** compuesta por moléculas a base de carbono, nitrógeno, e hidrógeno, expuesta a rayos ultravioleta y descargas eléctricas, constituye la base para la formación de aminoácidos, ARNs y compuestos orgánicos simples.

## BIBLIOGRAFÍA

- Audesirk T. & Audesirk G.** 1998. *Biología 3, Evolución y Ecología*. 4ª ed. Prentice-Hall Hispanoamérica, S.A. Mexico.
- Billi S.** 2002. Ribozimas: resabios del mundo primitivo. *Revista Química Viva* 1(1).
- Canto J., J. Yáñez, H. Núñez & F. Soto.** 2012. Es mejor encender una vela que maldecir la oscuridad\*: diseño inteligente el nuevo disfraz del creacionismo. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 61: 243–247.
- Curtis H., N.S. Barnes, A. Scnnek & A. Massarini.** 2007. *Biología*, 7ª ed. en español. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.
- Doudna J.A. & T.R. Cech.** 2002. The chemical repertoire of natural ribozymes. *Nature* 418: 222–228.
- Fox S.W.** 1965. Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units from protenoid. En *The Origins of Prebiological Systems and Their Molecular Matrices*, S.W. Fox (ed), New York: Academic Press, pp. 361–382.
- Fox S. W.** 1980. The origins of behaviour in macromolecules and protocells. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 67(3): 423–436.
- Guerrier-Takada C., K. Gardiner, T. Mardh, N. Pace & S. Altman.** 1983. The RNA Moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. *Cell* 35(3): 849–857.
- Huber C. & G. Wächterhäuser.** 1998. Peptides by activation of amino acids with CO on (Ni, Fe)S surfaces: implications for the origin of life. *Science* 281: 670–672.
- Johnson P. E.** 1991. “Darwin on trial” Regnery Gateway; Lanham, MD.
- Kleine T., H. Palme, K. Mezger & A.N. Halliday.** 2005. Hf–W Chronometry of Lunar Metals and the Age and Early Differentiation of the Moon. *Science* 310(5754): 1671–1674.
- Kruger K., P.J. Grabowski, A.J. Zaug, J. Sands, D.E. Gottschling & T.R. Cech.** 1982. Self-splicing RNA: Auto-excision and auto-cyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of Tetrahymena. *Cell* 31: p. 147–157.
- Miller S.L.** 1953. Production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117: 528–529.
- Ponnamperuma C.** 1995. The origin of the cell from Oparin to the present day, en Ponnamperuma, C. & Chela-Flores, J. (eds), *Chemical Evolution: Structure and Model of the First Cell*. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. The Netherlands, pp. 3–9.
- Storer T.I. & R.L. Usinger.** 1960. *Zoología general*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- Wacey D., M.R. Kilburn, M. Saunders, J. Cliff & M.D. Brasier.** 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. *Nature Geoscience* 4: 698–702.
- Wächtershäuser G.** 1988. Before enzymes and templates: theory of surface metabolism. *Microbiology and Molecular Biology Review* 52 (4): 452–84.



- Wächtershäuser G.** 1990. Evolution of the first metabolic cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87 (1): 200–4.
- Wächtershäuser G.** 1992. Groundworks for an evolutionary biochemistry: The iron-sulphur world. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 58 (2): 85–201.
- Wächtershäuser G.** 2000. Origin of life: life as we don't know it. *Science* 289: 1307–1308.
- Wray G.A., J.S. Levinton & L.H. Shapiro.** 1996. Molecular evidence for deep precambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274: 568–573.

# Historia del pensamiento evolutivo

---

*Gonzalo Collado*

Departamento de Ciencias Básicas,  
Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío

**Palabras Claves:** especie, esencialismo, enaima, anaima, fijismo, creacionismo, catastrofismo, transformismo, uniformismo, neodarwinismo, genotipo, fenotipo, saltacionismo, teoría mutacionista, monstruos esperanzadores, equilibrio puntuado.

## INTRODUCCIÓN

### *La concepción de una especie*

**P**ara estudiar el origen de las especies lo primero que se debe considerar es cómo definir una especie, que es el primer problema al que se enfrentan los biólogos. Si bien el concepto biológico de especie (Mayr 1963) es el más ampliamente aceptado, hasta ahora, ninguna definición deja conforme a todos. Por ejemplo, Mayden (1997) listó 24 conceptos de especie diferentes, habiendo incluso otras tantas definiciones alternativas (de Queiroz 2007). Para la mayoría de los europeos, y de acuerdo con las enseñanzas del Antiguo Testamento, se pensaba que todos los seres vivos, tal y como se conocían, eran obra de una creación divina. Bajo este paradigma, la palabra especie significaba uno de los “tipos” originados durante la creación (Audesirk & Audesirk 1998). La idea de los tipos tiene sus raíces en el Esencialismo, corriente inspirada por Platón. El Esencialismo considera las cosas no por lo que en apariencia son, sino por lo que son en su ‘esencia’. Platón introdujo las bases del esencialismo asentando el concepto de las formas ideales, o sea, un ente abstracto en el

cual las cosas u objetos, incluso aquellos terrenales comunes con los cuales uno se relaciona cotidianamente, son simples copias imperfectas de esa 'Forma ideal' que existe en el mundo de las formas perfectas e inmutables existentes en el más allá. Según el idealismo platónico, la característica humana que refleja su particularidad permanente, inalterable y eterna, señala que una esencia proyecta una sustancia u objeto, como formas o ideas. De esta manera, cada objeto viviente o inerte, una lagartija, una silla, una piedra o el hombre, por ejemplo, es un mero reflejo temporal de su 'Forma ideal'. Según Audesirk & Audesirk (1998), la idea de Platón de Formas inmutables influyó considerablemente en el pensamiento original cristiano que razonaba que todas las especies fueron creadas por Dios en el Jardín del Edén.

Aristóteles (384–322 a. C.), discípulo de Platón, y considerado el padre de la zoología (Storer & Usinger 1960), también influyó en una visión estática de las especies. Para él los seres vivos permanecían iguales e inmutables desde el comienzo de su existencia y, por tanto, no sufrían cambio alguno, no evolucionaban. Los escritos de Aristóteles fueron el fundamento para que otros zoólogos clasificaran las especies en dos grupos: I) Enaima (Vertebrados) con sangre roja (que incluía organismos vivíparos como los mamíferos, y ovíparos como las aves, serpientes y peces), y II) Anaima (invertebrados) sin sangre roja (que incluía moluscos, crustáceos, insectos y otros) (Storer & Usinger 1960). También ordenó la diversidad de los seres vivos dispuestos en peldaños de una escalera, la escala natural, que para Aristóteles era congruente con una filosofía de un diseño elaborado por una mente suprema divina. La escalera se apoyaba sobre materia inerte, y ascendía escalón por escalón a partir de los hongos y musgos hacia las plantas, pasando por los animales más inferiores como los moluscos e insectos hasta llegar al hombre (Audesirk & Audesirk 1998). La escalera ascendente de Aristóteles se conoció después como *Scala Naturae*. Las ideas estáticas e inmutables sobre las especies que tenían Platón y Aristóteles influyeron sobre el pensamiento del mundo cristiano por más de 2000 años, y aún tienen innumerables seguidores.

## DESARROLLO

### *La noción de cambio*

El pensamiento evolucionista, la concepción de que las especies cambian o se transforman a lo largo del tiempo, tiene sus orígenes en la antigua Grecia. Uno de los primeros escritos sobre evolución se atribuye al filósofo, matemático y astrónomo griego Anaximandro (c. 610–547 a.C.), nacido en Mileto (actual Turquía). Anaximandro afirmaba que “los primeros seres vivientes nacieron en lo húmedo, rodeados por cortezas espinosas, pero al avanzar en edad, se trasladaron a lo más seco, y al romperse la corteza, vivieron, durante poco tiempo, una vida distinta”. Pensaba que del agua y la tierra calientes se originaban peces o animales similares a los peces: en éstos los hombres crecían retenidos en su interior, como si fueran fetos, hasta la pubertad; luego se rompían y surgían hombres y mujeres que podían alimentar-

se. Además, afirmaba que “el hombre, originariamente, surgió de animales de otras especies, porque las demás especies se alimentaban pronto por sí mismas, y sólo el hombre necesita de un largo período de crianza”. Si bien Anaximandro proporcionó una noción clara de cambio, el intento más antiguo existente en la producción de un mecanismo racional detallado sobre el origen de las especies se debe a Empédocles. Empédocles (c. 490–430 a.C.) no contempla la necesidad de algún diseño en las criaturas o de algún agente externo para ordenarlas y separarlas en sus diferentes especies individuales; sus pensamientos giraban sobre un origen no sobrenatural de los seres vivos. Postuló que todas las cosas están compuestas por cuatro elementos: tierra, agua, aire y fuego (la teoría de los cuatro elementos, o raíces), los cuales pueden estar en armonía, lo que permite generar ‘algo’ al unirlos, o en desavenencia, que permite su ‘desacople’. Cada uno de estos elementos sería perpetuo e inmortal, los cuales al mezclarse entre sí darían lugar a la diversidad de seres y cambios que se observan en el mundo. Debido a que la mezcla de estos elementos sería el producto de dos fuerzas cósmicas contrapuestas, el amor y el odio, nunca cesarían de estar en un continuo cambio, por lo que habría una lucha continua entre el origen y la disgregación de las cosas. De esta manera, afirmaba que los animales y los humanos evolucionaron a partir de formas anteriores, que de la tierra salían extremidades, que se juntaban y formaban un ser viviente. O que a veces salían mutantes, pero eran eliminados por la naturaleza y quedaban vivas solo las criaturas perfectas.

### ***Fijismo, creacionismo y catastrofismo***

Carlos de Linneo (Carl Linæus en sueco, Carolus Linnæus en latín), o Carl von Linné (sueco, 1707–1778), quien estableció el sistema de clasificación moderno de las plantas y animales, y por lo cual se le considera el padre de la taxonomía, era fijista. De acuerdo a esta teoría, las especies actualmente existentes han permanecido invariables desde la Creación. Cada especie, animal o vegetal, es inmutable y no es posible ningún cambio en ellas. Los seres vivos son distintos porque han sido creados independientemente por un ser divino y entre ellos no existen relaciones de parentesco. Los fósiles serían restos de animales que perecieron en los diluvios bíblicos. Linneo desarrolló formalmente el fijismo a través del creacionismo; mantuvo que las especies se habían creado de forma separada e independiente y negó la posibilidad del origen común de los seres vivos. El Barón Georges Léopold Chrétien Frédéric Dagobert Cuvier (francés, 1769–1832), o simplemente Cuvier, fundador de la anatomía comparada y conocido como el padre de la paleontología, también fijista, desarrolló la teoría del catastrofismo. Esta teoría científica propone que los cambios geológicos y biológicos producidos en nuestro planeta se debían a cambios repentinos y violentos a través de catástrofes ambientales que dan nombre a la teoría. Cuvier propuso el catastrofismo para justificar la diversidad de especies, actuales y extintas, a la vez que para preservar el creacionismo. Cuvier intentaba dar cimientos científicos a las teorías fijistas y creacionistas

ante las múltiples evidencias de especies fósiles desaparecidas. Propuso que los fósiles eran el resultado de la extinción de animales creados por Dios en las catástrofes bíblicas o producto de sucesivas creaciones. Admitía que ocurrieron una serie de catástrofes a través del tiempo, cada una de las cuales habría exterminado toda la vida, después de lo cual se habría creado nueva vida (Storer & Usinger 1960). Louis Agassiz (1807–1873), naturalista y geólogo suizo que acuñó el término Era Glacial, propuso que había una creación después de cada catástrofe y que las especies actuales resultaban de una creación más reciente. Los registros fósiles forzaron a Agassiz a postular, por lo menos, 50 catástrofes separadas con sus respectivas creaciones (Audesirk & Audesirk 1998).

### **Buffon**

En el siglo XVIII, Georges-Louis Leclerc, más conocido como Conde de Buffon (francés, 1707–1788), fue uno de los primeros naturalistas en proponer que las especies podrían sufrir cambios en el transcurso del tiempo. El creía que estos cambios tenían lugar por un proceso de degeneración, proponiendo que el mejoramiento y la degeneración son una misma cosa dado que ambas implican una alteración en la constitución original del organismo. La hipótesis de Buffon, aunque era vaga respecto de cómo podían ocurrir los cambios, intentaba explicar la desconcertante variedad de criaturas del mundo moderno (Curtis *et al.* 2007).

### **El transformismo de Lamarck**

Hasta fines del siglo XVIII, sin embargo, había nociones vagas sobre el origen de las especies ya que se creía, en general, en una creación especial. Jean-Baptiste Lamarck, naturalista francés (1744–1829), quien en 1802 acuñó el término «biología», fue el primero en proponer una teoría de la evolución basada en la influencia del ambiente, los efectos del uso y el desuso de los órganos y la herencia de los caracteres adquiridos (Storer & Usinger 1960). La teoría, conocida como lamarckismo, transformismo o herencia de los caracteres adquiridos, fue publicada en 1809 en el libro *Philosophie zoologique*. Lamarck expuso una teoría coherente sobre la transformación o evolución de la vida tratando de dar una explicación racional a la existencia de una evolución de las especies; la idea central es que dicha evolución es obra de la naturaleza. Básicamente, los organismos, debido a la necesidad de adaptarse al medio, adquieren modificaciones que luego heredan sus descendientes, es decir, los animales desarrollan más un órgano que otro, porque lo necesitan, si no lo utilizan se atrofia y lo pierden. La principal crítica al transformismo lamarckiano es que los caracteres adquiridos durante la vida de un individuo por el uso o desuso no se transmiten a la descendencia, o sea, no son heredables. Cuvier rechazó la teoría de Lamarck argumentando que el registro fósil no mostraba señales de series intermedias ancestro descendiente y que los organismos estaban tan perfectamente adaptados que cualquier cambio los destruiría. Asimismo, Cuvier

decía que las extinciones que eran aparentes en el registro fósil eran reflejo de sucesivos actos de creación separados por eventos catastróficos. Los postulados vagos y no verificables de Lamarck hicieron que el ingenioso Cuvier arruinara con sus argumentos las propuestas revolucionarias, según las cuales los seres superiores evolucionaron a partir de seres inferiores.

A medida que nuevas y crecientes exploraciones eran realizadas por naturalistas, principalmente europeos en el siglo XIX, las tierras recientemente descubiertas revelaban que la diversidad de especies era mucho mayor de lo que se había pensado. El aumento de la información condujo a algunos naturalistas a considerar que las especies pudieran cambiar y que aquellas más pericidas pudieran haberse originado a partir de un ancestro común (Audesirk & Audesirk 1998).

### *Uniformismo, uniformitarismo, uniformitarianismo o actualismo*

¿Cuántos años tiene la Tierra? Para entender evolución, cambio en el tiempo, se debe conocer la edad de la Tierra, donde esta ocurre. El arzobispo James Ussher (irlandés, 1581–1656) en su obra “Los anales del mundo”, haciendo una lectura interpretativa principalmente de genealogías de los personajes que aparecen en la Biblia, estimó que la fecha del origen del mundo se creó el anochecer del sábado 22 de octubre del año 4000 a.C., con lo cual la Tierra tendría unos 6000 años. Si bien en la actualidad la estimación de Ussher cuenta con la aceptación de una enorme cantidad de seguidores, la ciencia del estudio de la Tierra hace mucho tiempo ha refutado su cronología. El geólogo James Hutton (escocés, 1726–1797) en un artículo publicado en 1788 en la Royal Society de Edimburgo postuló que la Tierra era muy antigua al afirmar que “no se encuentra ningún vestigio de principio, ni perspectivas de final”. Charles Lyell (inglés, 1797–1875) en sus “Principios de geología” (publicada entre 1830 y 1833) entregó mayor evidencia a favor de esta idea. Para Hutton y Lyell, la erosión, las fuerzas del viento, agua, terremotos, inundaciones, sedimentación y vulcanismo han ocurrido en forma repetida durante mucho tiempo, lo que llegó a conocerse posteriormente como Principio del Uniformismo. Este principio afirma que los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente. Así, la erosión por ejemplo, siempre ha ocurrido, y ha dejado evidencia en los estratos geológicos de varios cientos de metros de espesor, por lo que es de suponer que ha ocurrido por mucho tiempo, y por ende la Tierra debe de ser muy antigua, de varios millones de años de antigüedad, en realidad, eterna según Hutton y Lyell (Audesirk & Audesirk 1998). Las implicancias del uniformismo fueron profundas.

### *Darwin en escena*

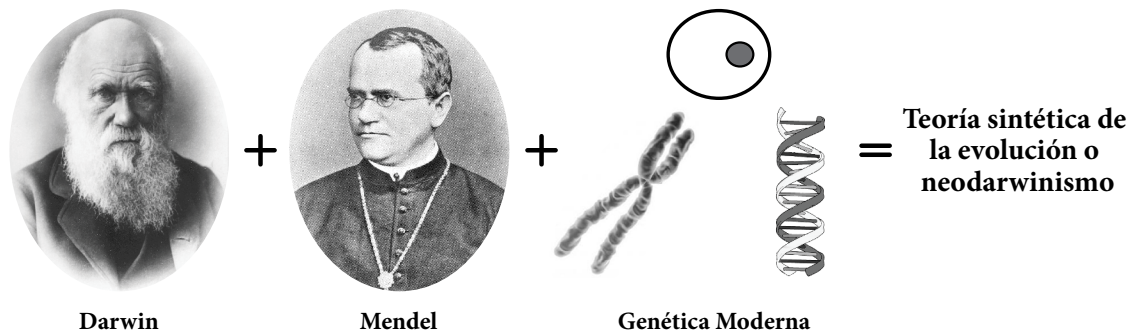
Al finalizar sus estudios teológicos, un joven ex estudiante de medicina, Charles Robert Darwin (inglés, 1809–1882), recibió una carta de un antiguo amigo suyo, el profesor de

botánica John Henslow, en la que se le ofrecía una plaza de naturalista a bordo del barco británico *HMS Beagle*, con Robert Fitzroy como capitán. Estando muy interesado en la ciencia natural, FitzRoy había solicitado que un naturalista entusiasta y bien formado le acompañe en la expedición del *Beagle*. El naturalista debía ser un caballero de la alta posición social para que compartiera las comidas en su mesa. Darwin fue propuesto como el hombre indicado para el trabajo y, a pesar de que FitzRoy sentía un poco de sospecha de él al principio (ya que no le gustaba la forma de la nariz de Darwin!) (Audesirk & Audesirk 1998), ambos se llevaban muy bien. A la edad de 22 años, Darwin inició su viaje de exploración de cinco años (entre 1831–1836) como naturalista y geólogo a bordo del *Beagle* que lo llevó a la costa de Sudamérica y alrededor del mundo. Al principio del viaje, Darwin leyó los “Principios de geología” de Lyell, dando a conocer posteriormente que la obra del geólogo había cambiado su forma de ver el mundo. Esto efectivamente influyó profundamente en Darwin ya que le dio un marco de tiempo apropiado en el cual las especies hubiesen podido sufrir modificaciones graduales. Otros dos personajes influyeron de manera importante sobre Darwin en la teoría de la selección natural, el clérigo y economista británico, Thomas Malthus, con su “Ensayo sobre el principio de la población” (1798) y el naturalista también británico Alfred Russel Wallace (1823–1915). Wallace en febrero de 1858 le envió a Darwin el ensayo “Sobre la tendencia de las variedades a diferenciarse indefinidamente del tipo original”, para que lo revisara y se lo enviara a Charles Lyell si lo consideraba prudente (Beccaloni 2013). Darwin notó que Wallace postulaba una hipótesis de cambio muy similar a la teoría de la selección natural que él había desarrollado durante años, pero que aún no publicaba. Darwin sugirió a Lyell publicar el trabajo de Wallace (que no lo había enviado con ese fin) y unos extractos de sus propios manuscritos en la Sociedad Linneana de Londres el 1 de julio de 1858, y así ocurrió (Browne 2002). No obstante haberse publicado ambos trabajos, no tuvieron una repercusión importante, y el presidente de la Sociedad Linneana señaló en mayo de 1859 que el año anterior no se había realizado ningún descubrimiento notable (Browne 2002). La teoría de la evolución mediada por selección natural fue expuesta con una serie de evidencias en la obra “El origen de las especies”, publicada el 24 de noviembre de 1859, donde tuvo una repercusión mayor. La primera edición, con una tirada de 1250 ejemplares, se agotó el mismo día de aparición y se editaron seis publicaciones en total durante la vida de Darwin. En su forma más simple, tienen que darse tres sucesos para que haya evolución por selección natural: 1) debe haber variación fenotípica entre los individuos de una población, 2) debe haber supervivencia o reproducción diferencial asociada a la variación y 3) parte de la variación debe ser heredable.

### ***Neodarwinismo o teoría sintética de la evolución***

En la actualidad la evolución se explica sumando las ideas de Darwin, las leyes de Mendel y los conocimientos de la genética moderna (Fig. 1). Esto fue formulado en la década

del 30 y el 40 del siglo XX por científicos tales como Simpson, Mayr, Huxley, Dobzhansky, Fischer y Wright, entre otros.



**Figura 1.** Las leyes de Mendel y la genética moderna sustentaron la teoría de Darwin por selección natural. Todo esto en su conjunto constituye el neodarwinismo.

### *Saltacionismo*

El saltacionismo es un conjunto de teorías evolutivas que sostiene que la evolución de las especies se produce en pasos grandes por la abrupta transformación de una especie ancestral en una especie descendiente diferente, en lugar de la acumulación gradual de pequeños cambios. La frase latina *Natura non facit saltum* (la naturaleza no da saltos), atribuida a Linneo, reflejaba el pensamiento de muchos naturalistas del siglo XIX. Incluso Darwin, con la concepción de la evolución siendo un proceso gradual, encajaba con esta idea. Sin embargo, de cuando en cuando aparecen biólogos que aseguran que la evolución se produce precisamente a saltos. De ahí que esta visión de la evolución se denomine también saltacionismo. Veamos algunas de estas teorías.

### *La teoría mutacionista*

Hugo de Vries (1848–1935), botánico holandés, William Bateson (1861–1926), biólogo y genetista inglés, junto a otros genetistas estadounidenses como Thomas Morgan (1866–1945) y Hermann Muller (1890–1967), cimentaron la teoría mutacionista de principios del siglo XX, un tipo de saltacionismo que se oponía a la teoría de la evolución de Darwin por selección natural. Básicamente, la teoría mutacionista propone que son las mutaciones las que producen el verdadero cambio evolutivo, ya que son ellas las que introducen nuevos cambios en el material genético y, además, pueden ser hereditarias. La teoría también sostiene que las especies pueden evolucionar de manera rápida, repentina y discontinua, a diferencia de los cambios graduales de los caracteres postulada por Darwin. Otro importante contribuyente a esta teoría fue Wilhelm Johannsen (1857–1927), botánico y genetista danés, quien en 1909 acuñó el término gen (a partir del griego “que origina..”) y en 1911 las palabras “genotipo” y “fenotipo”. La teoría se mantuvo en boga durante las primeras dos o tres décadas del siglo pasado, hasta ser rebatida por muchos científicos de la época, tales como



Ronald Fisher (1890–1962) y J.B.S. Haldane (1892–1964) en el Reino Unido, Sewall Wright (1889–1988) en Estados Unidos, así como también por los llamados biómetras, encabezados por el matemático inglés Karl Pearson (1857–1936).

### ***Los monstruos esperanzadores***

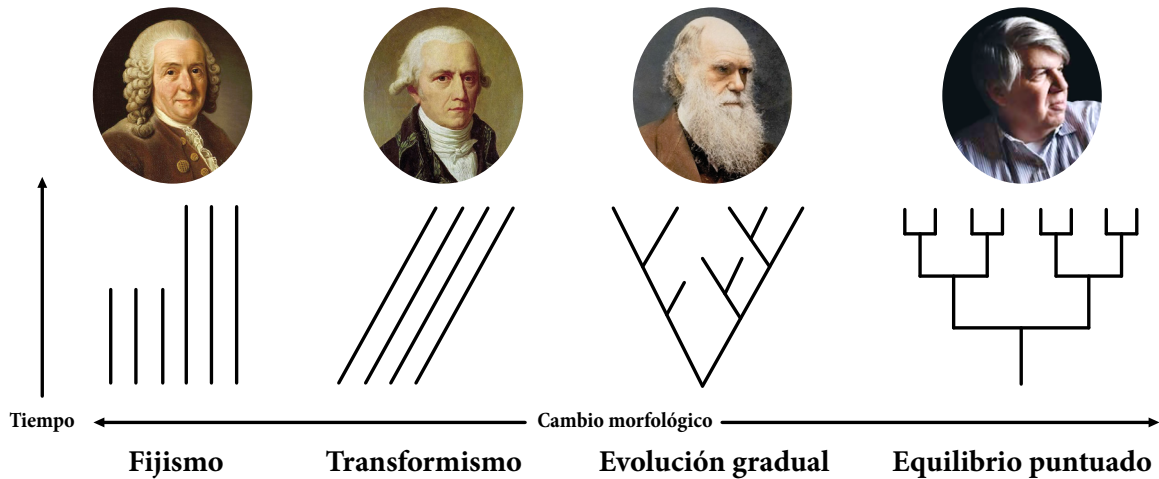
En la década de los treinta del siglo pasado, Richard Goldschmidt (1878–1958), genetista alemán, postuló que las especies no se originan por un proceso gradual de divergencia, sino de golpe a través de una macromutación, un cambio fenotípico brusco ocurrido naturalmente en los genes que controlan las etapas del desarrollo temprano. Las macromutaciones podían producir un engendro de la naturaleza, como un animal con dos cabezas, por ejemplo. Estos cambios fenotípicos bruscos potencialmente podían constituir nuevas especies. Goldschmidt llamó a estas criaturas «monstruos esperanzadores» (*hopeful monsters*). Tanto George Gaylord Simpson como Sewall Wright criticaron la teoría evolutiva de Goldschmidt por no incorporar la dinámica poblacional, en el sentido de que la aparición de un solo mutante no podía considerarse un hecho evolutivo. Asimismo, el destacado biólogo alemán Ernst Mayr (1904–2005) calificó las macromutaciones de Goldschmidt como monstruos desesperanzadores, pues semejantes engendros nunca podrían encontrar pareja y tener descendencia fértil. En la actualidad, la teoría de Goldschmidt no tiene muchos adherentes (Ridley 2004).

### ***El equilibrio puntuado***

A principios de la década de los setenta del siglo pasado, los paleontólogos estadounidenses Niles Eldredge (1943–) y Stephen Jay Gould (1941–2002) notaron que el registro fósil no apoyaba la transición gradual de una especie a otra como la postulada por Darwin. Si se examina cuidadosamente el registro fósil, se encontrarán numerosas discontinuidades o vacíos, junto a cambios repentinos ocurridos a saltos durante la evolución de un grupo de organismos. Eldredge y Gould supusieron algo erróneo en el gradualismo de Darwin.

Para estos autores, la mayoría de los procesos evolutivos están compuestos por largos períodos de estabilidad en que no hay cambio evolutivo aparente (estasis), los cuales son interrumpidos por episodios cortos y poco frecuentes de divergencia evolutiva, como el origen de especies nuevas; estos cambios podían producirse en unas cuantas generaciones. Sin embargo, Eldredge y Gould no pudieron explicar el mecanismo responsable de esta especiación repentina. La teoría tiene apoyo en las extinciones masivas, en las cuales los organismos que sobrevivían tenían la oportunidad de ocupar nichos ecológicos vacíos. Los detractores de esta idea admiten que el patrón discontinuo observado por Eldredge y Gould puede ser una ilusión óptica. Esta surgiría porque nuestro conocimiento paleontológico es incompleto. Si

tuviésemos conocimiento de todos los fósiles que hay en todas las capas de la tierra en el mundo entero, el patrón a sacudidas desaparecería y podríamos reconstruir una transición gradual de una especie a otra, como la predicha por Darwin. El patrón de divergencia evolutiva postulada por Darwin y Elredge y Gould, en contraposición a las ideas fijistas de Linneo y el transformismo de Lamarck, puede verse en la Figura 2.



**Figura 2.** Origen y evolución de las especies. En el Fijismo (Creacionismo), representado por las ideas de Linneo, las especies tienen un origen independiente (separado), permaneciendo inmutables desde la Creación. En el Transformismo de Lamarck las especies tienen un origen separado, pero sufren cambios a través del tiempo. En la evolución, tal como la concibió Darwin, las especies cambian gradualmente a través del tiempo a partir de un origen común. En el equilibrio puntuado, defendido por Gould, las especies tienen un origen común, pero evolucionan por medio de cambios morfológicos bruscos ocurridos a través del tiempo.

## CONCLUSIONES

Las ideas esencialistas nacidas en la antigua Grecia influyeron en una visión estática de las especies durante siglos. Bajo el fijismo las especies actualmente existentes han permanecido invariables desde la Creación. Los seres vivos son distintos porque han sido creados independientemente y entre ellos no existen relaciones de parentesco. Los fósiles serían restos de los animales que perecieron en los diluvios bíblicos. Lamarck fue el primero en proponer una teoría de la evolución basada en la influencia del ambiente, los efectos del uso y el desuso de los órganos y la herencia de los caracteres adquiridos. Darwin propuso la teoría de la evolución mediada por selección natural tras publicar su obra “El origen de las especies”, publicada en 1859. En su forma más simple, para que ocurra selección natural 1) debe haber variación fenotípica entre los individuos de una población, 2) debe haber supervivencia o reproducción diferencial asociada a la variación y 3) parte de la variación debe ser heredable. En el Neodarwinismo o teoría sintética de la evolución confluyen las ideas de Darwin, las leyes de Mendel y los conocimientos de la genética moderna. Las teorías saltacionistas son un conjunto de ideas que sostienen que la evolución de las especies se produce a saltos por

la abrupta transformación de una especie ancestral en una especie descendiente diferente contraponiéndose al gradualismo de Darwin.

## GLOSARIO

**Anaima:** clasificación post aristotélica, comprende invertebrados sin sangre roja, moluscos, crustáceos, insectos y otros.

**Catastrofismo:** propuesta que supone que la Tierra en sus inicios se formó súbitamente y de forma catastrófica. Esta doctrina apareció como un paradigma necesario para que la formación del universo encajase en los 5654 años desde el origen del universo, según James Ussher, primado de Irlanda en 1650.

**Creacionismo:** se denomina creacionismo al conjunto de creencias, inspiradas en doctrinas religiosas, según las cuales la Tierra y cada ser vivo que existe actualmente proviene de un acto de creación por uno o varios seres divinos, cuyo acto de creación fue llevado a cabo de acuerdo con un propósito divino.

**Enaima:** clasificación post aristotélica, comprende a los vertebrados con sangre roja, vivíparos como los mamíferos, y ovíparos como aves, serpientes y peces.

**Esencialismo:** para cualquier entidad específica, hay un conjunto de atributos que son necesarios para su identidad y función. En occidente se encuentra en Platón y Aristóteles. Las cosas y conceptos conocidos tiene una realidad esencial detrás de ellos, una esencia que hace esas cosas y conceptos lo que son.

**Especie:** Definición biológica de especie: “Estado del proceso evolutivo mediante el cual un grupo de individuos con la capacidad real o potencial de cruzarse entre sí dan descendientes fértiles”. ¿Cómo procedemos para aplicar este concepto?: Viendo si dos especies se pueden cruzar y dan o no descendencia fértil, o parcialmente fértil. Esto se puede aplicar, por ejemplo a especies de drosófilos, felinos y aves. Pero en cambio, es muy difícil de hacerlo con reptiles. || Definición tipológica de especie: Esta definición está basada en el “eidos” platónico o en los “universales” aristotélicos: un objeto, un sentimiento, un animal, tiene una esencia que es propia y única, que es lo que lo representa. Se puede entender también a través de la “alegoría de la caverna” de Platón. ¿Cómo se procede al aplicar el concepto tipológico?: cuando se tiene un conjunto de ejemplares (por ejemplo reptiles), estos son colocados uno al lado del otro, se elige un ejemplar que el especialista en el grupo zoológico considera representativo, este constituye el “holotipo” de la especie, y corresponde al macho con el cual se procede a describir, usando principalmente caracteres de la morfología externa; es el trabajo clásico del taxónomo. Lo que hay que determinar son los caracteres diagnósticos, que son aquellos propios de la especie (Semaforonte = que lleva la marca). Luego se describe una hembra, “alotipo”, aunque no es un término regulado por el Código, para una muestra de sexo opuesta al holotipo [Recomendación 72A]. El resto de los ejemplares constituyen los “paratipos”, y dan cuenta de la variación morfológica. || Definición nominalista: Solo es considerada en términos históricos. Se niega la existencia de universales, solo los individuos son reales, las especies son abstracciones y no tienen existencia real.

**Fenotipo:** conjunto de características identificables de un organismo (estructural, bioquímica, fisioló-

gica y conductual) determinada por la interacción del genotipo y el ambiente.

**Fijismo:** el fijismo sostiene que cada especie permanece invariable a lo largo de la historia en la forma en que fue creada. Es lo opuesto a la teoría de la evolución.

**Genotipo:** la suma total de la información genética contenida en los cromosomas (grupo de ligamiento, ADN) de proto y eucariontes.

**Neodarwinismo:** también llamada teoría sintética de la evolución, fusiona el darwinismo clásico con la genética moderna, paleontología, distribución geográfica, taxonomía, sistemática y toda disciplina que permita entender el proceso evolutivo.

**Saltacionismo** (teoría mutacionista, monstruos esperanzadores, equilibrio puntuado): corresponde a la ocurrencia de cambios repentinos y de gran magnitud de una generación a otra. Se opone al gradualismo darwinista.

**Transformismo:** las especies tienen un origen independiente (como en el fijismo), pero durante su historia evolutiva pueden cambiar, principalmente debido al uso y desuso de los órganos según las necesidades impuestas por el medio ambiente.

**Uniformismo:** es el principio según el cual los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente y actuarán en el futuro: “el presente es la clave del pasado”.

## BIBLIOGRAFÍA

- Audesirk T. & G. Audesirk.** 1998. *Biología 3, Evolución y Ecología*. 4ª ed. Prentice-Hall Hispanoamérica, S.A. Mexico.
- Beccaloni G.W.** 2013. Alfred Russel Wallace and Natural Selection: the Real Story. [BBC Two \(UK\)](#).
- Browne J.** 2002. *Charles Darwin: The Power of Place*. Volume II of a Biography. Princeton University Press.
- Curtis H., N.S. Barnes, A. Scnnek & A. Massarini.** 2007. *Biología*, 7ª ed. en español. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.
- de Queiroz K.** 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879–886.
- Mayden R.L.** 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. Pages 381–424 in *Species: The units of biodiversity* (M.F. Claridge, H.A. Dawah, and M.R. Wilson, eds.). Chapman and Hall, London.
- Mayr E.** 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Ridley M.** 2004. *Evolution*, 3ª ed. Blackwell Science, Cambridge.
- Storer T.I. & R.L. Usinger.** 1960. *Zoología general*. Ediciones Omega S.A. Barcelona

# Evidencias de la evolución

---

*María Cecilia Pardo Gandarillas*

Laboratorio de Genética y Evolución,  
Universidad de Chile

“Nada tiene sentido en Biología excepto a la luz de la Evolución”

Theodosious Dobzhansky (1973)

**Palabras Claves:** Ancestro común, bioestratigrafía, datación isotópica, estasis evolutiva, anagénesis, filogenia, sistemática, taxonomía, clado, sinápsidos, tetrápodos, homologías, analogías (Owen), maldaptación, lastre filogenético, biogeografía, radiación adaptativa.

## INTRODUCCIÓN

Pocas ideas han cambiado tan profundamente nuestra visión de la naturaleza como la misma idea de cambio que implica la evolución de los seres vivos. Los individuos se agrupan en unidades naturales de reproducción que denominamos *especies*. Las especies que ahora habitan la tierra provienen de otras especies distintas que existieron en el pasado, a través de un proceso de descendencia con modificación. La *evolución biológica* es el proceso histórico de transformación de unas especies en otras especies descendientes, e incluye la extinción de la gran mayoría de las especies que han existido. Una de las ideas románticas, contenidas en la evolución de la vida es que dos especies cualesquiera, por diferentes que sean, comparten un antecesor común en algún momento del pasado, como ocurre con nosotros y cualquier chimpancé actual, en que compartimos un antepasado común de hace aproximadamente 5 millones años. También tenemos un ancestro común con cualquiera de las bacterias hoy existentes, aunque el tiempo a este antecesor se remonta

en este caso a más de 3000 millones de años.

Según el biólogo evolutivo Douglas Futuyma (1986), “En un sentido amplio, evolución es simplemente cambio, así que está presente en todo; galaxias, lenguajes y sistemas políticos, todo evoluciona. En el caso de Evolución biológica ... es el cambio en las propiedades de las poblaciones que trascienden la vida de un simple organismo; la ontogenia (desarrollo de un organismo) de un simple individuo no se considera evolución, los organismos individuales no evolucionan. Los cambios en las poblaciones que son considerados evolutivos son aquellos que son heredables vía material genético de una generación a la siguiente. La evolución biológica puede ser substancial o sin importancia, y abarca todo, desde los sencillos cambios en la proporción de los diferentes alelos dentro de una población (tales como aquellos que determinan el tipo de sangre) hasta las alteraciones sucesivas que llevaron desde los proto-organismos más primitivos hasta los caracoles, las abejas, las jirafas y los dientes de león.

La evolución es el gran principio unificador de la Biología, sin ella no es posible entender ni las propiedades distintivas de los organismos, sus adaptaciones; ni las relaciones de mayor o menor proximidad que existen entre las distintas especies. La teoría evolutiva se relaciona con el resto de la biología de forma analoga como el estudio de la historia se relaciona con las ciencias sociales. La famosa frase del genético evolucionista Theodosius Dobzhansky (1900–1975) que abre este capítulo, no es más que una aplicación particular del principio más general que afirma que nada puede entenderse sin una perspectiva histórica. Bajo esta perspectiva histórica, la evolución sería la explicación del origen y existencia de todo organismo en la tierra, y en este contexto, la educación o formación sobre este tema es substancial, y nunca pudo haber sido más necesario como lo es hoy, ya que nunca pudo sustentarse con más evidencias concluyentes que respalden la ocurrencia de este evento en el pasado, en el presente y en el futuro.

Los estudios y afirmaciones acerca de la evolución generalmente se refieren a dos aspectos distintos que son: (1) las investigaciones acerca del hecho o acción de la evolución y (2) las que se refieren al mecanismo de la evolución. Lo primero abarca disciplinas biológicas como la **paleontología**, la **sistemática**, la **biología comparada**, la **biología de poblaciones**, etc., que muestran de manera inequívoca la ocurrencia de la evolución. Lo segundo, abarca afirmaciones acerca del mecanismo de la evolución, y son el objeto principal de estudio de la **genética de poblaciones**, informando de los factores, fuerzas o procesos que producen el cambio evolutivo, es decir, los mecanismos naturales que causan la descendencia con modificación. Una analogía cotidiana que ilustra esta distinción, es con el tiempo meteorológico. Las precipitaciones, los vientos, las gotas frías, los tifones, son las evidencias que constituyen las afirmaciones del hecho o acción del tiempo atmosférico. Ahora bien, si se quiere explicar por qué se dan los diferentes fenómenos meteorológicos, entonces, se tiene que introducir en el ámbito de las afirmaciones del proceso o de los mecanismos

meteorológicos. Así, se debe proponer factores tales como, las diferencias de temperatura entre distintas masas de aire, que producen los fenómenos meteorológicos.

## **DESARROLLO**

### *Evidencias de la evolución*

#### *I. Registro fósil*

Aunque parte de la historia de la evolución se puede inferir a partir de organismos vivos, la evidencia más directa de esa historia es encontrada en el registro fósil. Los fósiles nos hablan de la existencia de innumerable criaturas que existieron en el pasado y que no dejaron descendencia viviente, de los mayores episodios de extinción y diversificación, y de los movimientos de los continentes y de la distribución pasada en relación con la presente de los organismos. Sólo a partir de estos registros podemos obtener una estimación de tiempo para los eventos evolutivos, así como evidencia de las condiciones ambientales en las que ocurrieron (Futuyma 2005). El registro fósil ante todo, es la prueba que documenta los cambios en la vida pasada en la tierra, proporcionando una dimensión de tiempo para el estudio de la vida (Fig. 1). Las primeras observaciones más básicas sobre fósiles y sedimento rocoso se hicieron mucho antes que Charles Darwin (1809–1882) formulara su teoría de la “descendencia con modificación”. El registro fósil muestra los cambios en la vida a través de cualquier secuencia de capas de rocas sedimentarias, en el cual se preservaron diferentes grupos o conjuntos de especies fósiles.



**Figura 1.** Fósiles de cefalópodos.

## Estimación de tiempo en el registro fósil

El estudio sobre la secuencia de aparición de fósiles en las rocas (bioestratigrafía) revela el orden de tiempo relativo en que los organismos vivieron. Aunque esta escala de tiempo relativo es señal de que una capa de roca es más joven o más viejo que el otro, no es señal de la edad de un fósil o roca, en años. El descubrimiento de la radiactividad a finales del siglo diecinueve permitió a los científicos desarrollar técnicas para determinar con precisión la edad de los fósiles, rocas, y de los acontecimientos de la historia de la tierra en el pasado distante. A través de datación isotópica se ha podido determinar que la edad de los fósiles del Cámbrico es de aproximadamente 540–500 millones de años, que los fósiles más antiguos conocidos se encuentran en rocas de alrededor de 3,8 mil millones de años, y que el planeta tierra tiene unos 4,6 millones de años de edad.

La determinación de la edad de una roca implica el uso de minerales que contienen elementos radiactivos naturales donde la medición de la cantidad de cambios o deterioro en estos elementos es usado para calcular aproximadamente cuántos años se formó la roca. Los elementos radioactivos son inestables. Ellos emiten partículas y energía a una velocidad relativamente constante, y través del proceso de desintegración radiactiva se van transformando en otros elementos no radiactivos que son estables. De esta manera, los elementos radiactivos pueden servir como relojes naturales, porque su tasa de emisión o de decaimiento es medible y no es afectado por factores externos. Alrededor de 90 elementos químicos se producen de forma natural en la Tierra. Por definición, un elemento es una sustancia que no se puede romper en una forma más simple por medios químicos ordinarios. Las unidades estructurales básicas de los elementos son diminutos átomos, constituidos por partículas aún más diminutas, subatómicas, llamadas protones, neutrones y electrones. Para ayudar en la identificación y clasificación de los elementos, los científicos han asignado un número atómico de cada tipo de átomo. El número atómico de cada elemento es el número de protones en un átomo. Por ejemplo, un átomo de potasio (K) tiene 19 protones en su núcleo, por lo que el número atómico para el potasio es 19.

## Naturaleza del registro Fósil

La validez y las limitaciones de los datos paleontológicos (datos fósiles) para el estudio de los procesos de evolución orgánica ha sido continuamente un tema de discusión desde el inicio de las teorías evolucionistas hasta la actualidad. Charles Darwin (1859) dedicó el capítulo noveno de su libro titulado “El origen de las especies” a la imperfección del registro geológico, incluyendo el tema de la pobreza de las colecciones paleontológicas. Los datos paleontológicos han aumentado y mejorado principalmente durante los dos últimos siglos hasta proporcionarnos una idea fundamentada y contrastable, aunque parcial y sesgada, del registro fósil y de la historia de la **biosfera** (Paul y Donovan 1998, Fernández 2000).



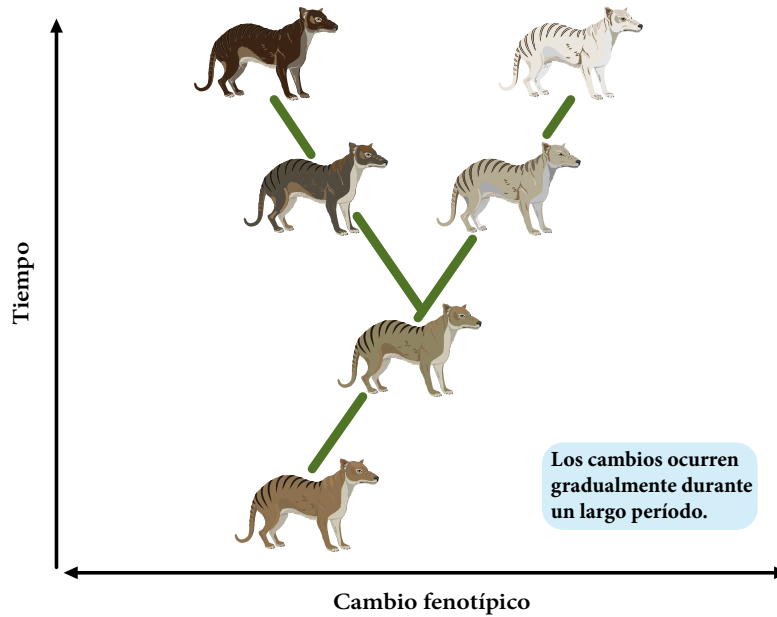
Hay varias razones porque ciertos registros fósiles son raros o escasos. En primer lugar, hay diversas clases de organismos que raramente llegan a fosilizar porque son delicados, carentes de partes duras, o porque ocupan ambientes, tales como, bosques húmedos donde la descomposición es rápida, impidiendo el proceso de fosilización. En segundo lugar, porque los sedimentos que se forman generalmente en cualquier lugar, contienen típicamente sólo una fracción pequeña de las especies que habitaban la región en el tiempo. En tercer lugar, para que los fósiles puedan ser encontrados, significa que los sedimentos fosilíferos deben primero convertirse en rocas, las rocas deben persistir durante millones de años, sin ser erosionadas, metamorfoseadas o hundidas, y deben entonces estar expuestas y accesibles para los paleontólogos. Por último, los cambios evolutivos probablemente no ocurrieron en determinadas localidades que tenían los estratos desde un tiempo ancestral. Una especie que desarrolló nuevas características en cualquier otro lugar, puede aparecer en el registro local, totalmente formado, después de haber emigrado a estas determinadas localidades (Futuyma 2009). A pesar de todas las dificultades del registro fósil mencionadas, estas propiedades no disminuyen la utilidad de los datos paleontológicos para identificar e interpretar los sucesivos eventos, como los de extinción por ejemplo (Fernández 2000). La información del registro fósil es la única información disponible sobre los taxa extinguidos y su orden de sucesión. En ciertos casos, pequeñas piezas de registro fósiles encontradas en ciertas localidades, han ofrecido una historia evolutiva detallada en algunos grupos de organismos, como los abundantes protistas planctónicos (foraminíferos) con conchas duras, dejando un registro excepcional (Fernández 2000). En ciertos aspectos, la distribución temporal de muchos taxa superiores (por ejemplo, Phylum y Clase), el registro fósil es suficiente para proporcionar un razonable retrato del evento (Benton *et al.* 2000). En otros aspectos, el registro fósil es extremadamente incompleto (Jablonski *et al.* 1986), y consecuentemente el origen de muchos taxa no ha sido bien documentado. Las aproximadamente 250.000 especies fósiles descritas representan mucho menos que el 1% de las especies que vivieron en el pasado. Futuyma (2009) señala que la insuficiencia del registro fósil se debe a que (1) muchos períodos de tiempo (en calendario geológicos) están representados por pocas formaciones sedimentarias en todo el mundo, (2) muchos **linajes** están representados solo por intervalos de tiempo extensamente separados, a pesar de haber estado probablemente presentes en el entre tanto, (3) muchas especies extintas de organismos grandes y conspicuos son conocidos por uno o unos pocos ejemplares, y (4) nuevos taxa fósiles se han encontrado a un ritmo constante, lo que indica que muchas formas aún no han sido descubiertas.

Dos de las preguntas más básica que se pueden hacer del registro fósil son, primero, si proporciona evidencia para el cambio evolutivo a través de descendencia con modificación; segundo, si la evolución es o no gradual, como lo propuso Darwin (Futuyma 2009). La primera pregunta es inequívocamente sí. El marco básico para la comprensión de la evolución es el hecho de que todos los seres vivos tienen padres (sobre todo dos, pero no

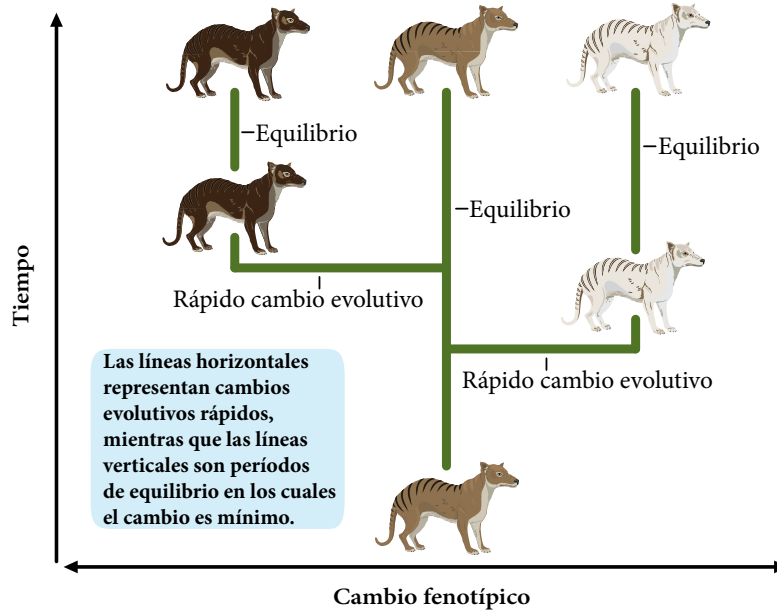
siempre). La terminología “**descendencia con modificación**”, se refiere al hecho de que las nuevas variaciones en los individuos son el resultado de la transmisión de rasgos, la mitad aportados por la madre y la otra mitad por un padre (Hannibal y Middleton 2009). Para Darwin, la historia de la vida es como un árbol con ramas que representan la diversidad de la vida. La descendencia con modificación, explica la unidad de la diversidad de la vida, refiriéndose a que todos los organismos están relacionados a través de un ancestro que vivió en un pasado remoto; y la Selección Natural es el mecanismo para este proceso evolutivo, y la causa de la selección adaptativa de una característica o rasgo, que incrementa la supervivencia y/o el éxito reproductivo de un organismo, y por lo tanto va siendo más frecuente en la población. La selección natural produce el cambio evolutivo cuando los individuos con ciertas características poseen una tasa de supervivencia o reproducción más alta que otros individuos de la población, y pasan estas características genéticas heredables a su progenie (Futuyma 2009). De forma simple, la selección natural es el diferencial en supervivencia y reproducción entre genotipos diferentes, o hasta en genes diferentes, en lo que podríamos llamar el éxito reproductivo (Futuyma 2009). Con respecto a la segunda pregunta, el registro fósil proporciona muchos ejemplos de cambio gradual (Fig. 2a), pero se debe admitir la posibilidad que algunos rasgos o características han evolucionado a través de grandes y discontinuos cambios. También hay evidencia de cambios rápidos y repentinos que luego se mantienen en “estasis”. Este patrón fue bautizado por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972 como “Equilibrio Puntuado” (Fig. 2b). El equilibrio “puntuado” es una teoría sobre el proceso de formación de especies a partir de otras ya existentes (o especiación) en el tiempo geológico. Como tal, trata del ritmo y del modo de la evolución. Por lo que respecta al modo, sostiene que los cambios evolutivos importantes se producen por rápidos cambios (puntuado) y un evento de especiación divergente, y no básicamente por la transformación total o gradual de un linaje en otro (Anagénesis clásica), noción tradicional de cambio lento y gradual (Eldredge y Gould 1972). En lo que hace al ritmo, sostiene que la adecuada ordenación geológica de la especiación (patrón de cambio en el registro fósil), prueba que esas desviaciones fueron hechos geológicamente instantáneos, y que, tras este rápido origen (rápidos cambios y especiación), la mayoría de las especies fluctúan ligeramente en su morfología, sin ser detectable, permaneciendo en estado estático (estasis) durante varios millones de años (Eldredge y Gould 1972).

## ***II. Estudios filogenéticos y homologías***

Los biólogos evolutivos han desarrollado métodos de “reconstrucción” del árbol de la vida, a través de la estimación de las relaciones filogenética o genealógica entre los organismos (es decir, que las especies comparten un ancestro común más reciente, que comparten ancestros distantes, y que comparten antepasados aún más lejanos). La representación resultante de las relaciones no sólo es fascinante en sí misma (ejemplo es pensar en uno mismo como especie,



(a) Gradualismo



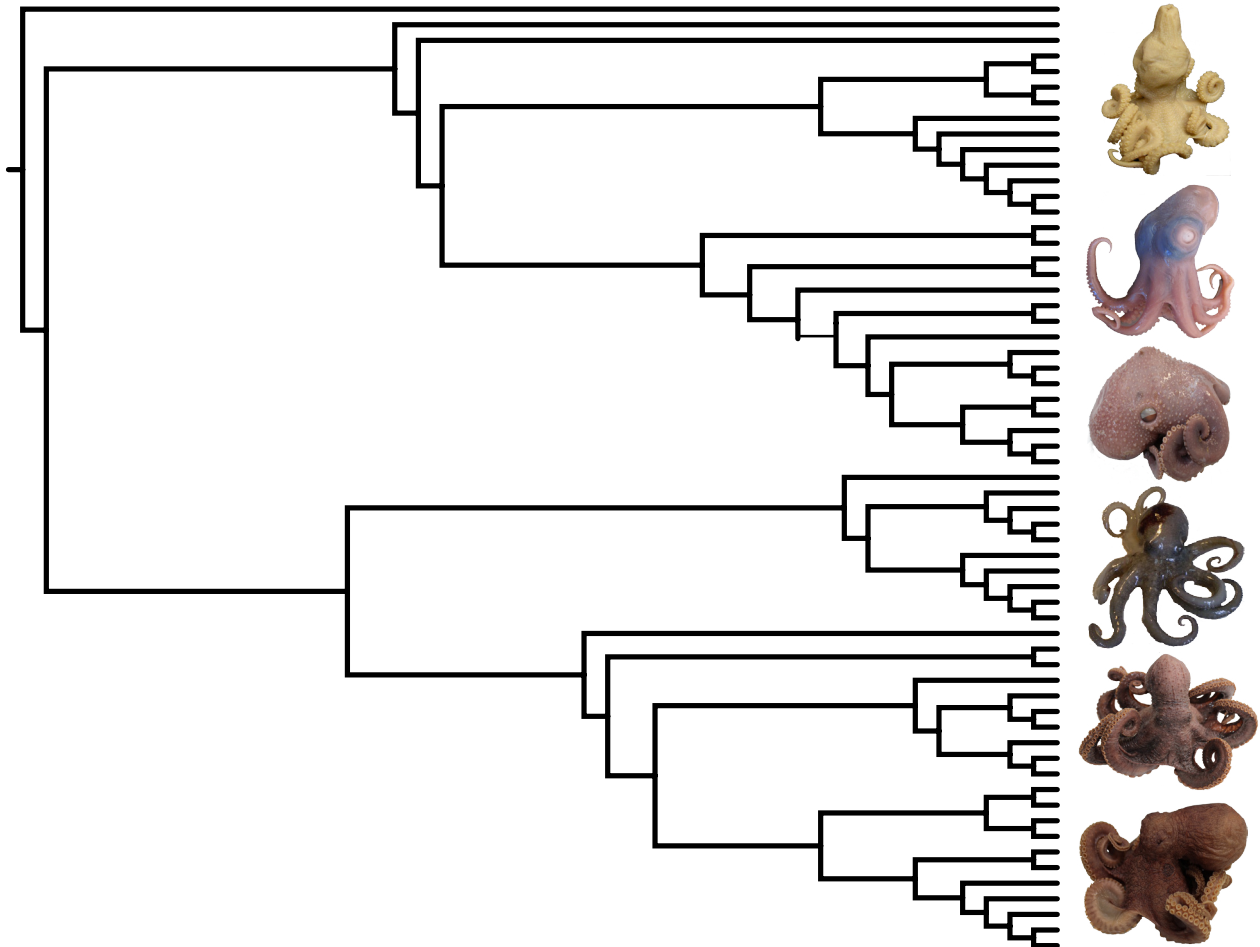
(b) Equilibrio puntuado

Figura 2. Modelos de evolución, (a) con cambios graduales (lentos) y (b) puntuales (rápidos).

en relación con las especies de estrellas de mar, de mariposas, o de hongos), también es una base importante para la comprensión de muchos aspectos de la historia de la evolución, como los procesos por los que diversas características han evolucionado.

Una **filogenia** es una hipótesis sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos. La estimación de las relaciones filogenéticas entre especies, en un contexto evolutivo cae dentro del ámbito de la disciplina de la **Sistemática** (área de la biología encargada de clasificar

a las especies a partir de su historia evolutiva (**filogenia**), y por lo tanto las relaciones entre especies, ha sido estrechamente asociado con la clasificación y denominación de los organismos (**Taxonomía**). Así, una filogenia es un árbol donde ambos, la topología o forma y longitud de las ramas representan la información sobre la historia evolutiva de las especies (Fig. 3).

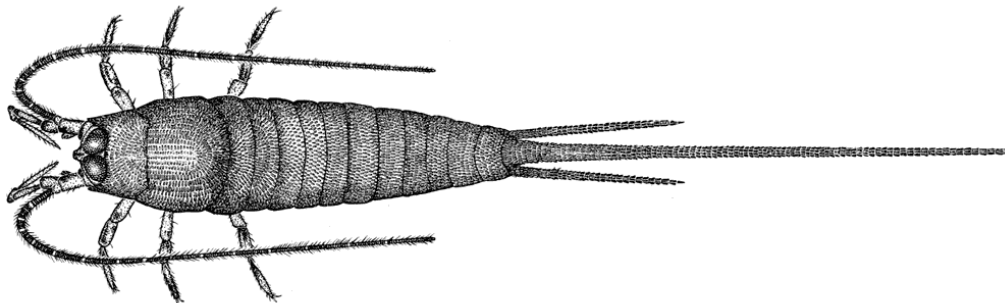


**Figura 3.** Arbol de especies que contiene información sobre los patrones (topología) de la diversificación de especies.

La finalidad de los análisis filogenéticos es estimar una filogenia (árbol filogenético) que muestre la historia evolutiva del grupo taxonómico de estudio. Es decir, el objetivo final es un árbol filogenético que sea reflejo del proceso de evolución, donde las entidades biológicas son el resultado de la “descendencia con modificación” (Darwin 1859) entre especies ancestrales y descendientes (Peña 2011, Wiley y Lieberman 2011). Una manera de cumplir este objetivo es mediante la búsqueda de indicios de descendencia con modificación en las especies, ya sea con caracteres morfológicos o moleculares. Por ejemplo, se puede utilizar el carácter morfológico “**notocorda**” o **cuerda dorsal** embrionaria que apareció en la especie ancestral de todos los cordados, y ha sido heredada y modificada múltiples veces

(estados del carácter) a lo largo de la historia evolutiva del filo Chordata. La aparición de un esqueleto rodeando la notocorda (o vestigios de ésta), se utiliza para agrupar al grupo “vertebrados”. En el contexto filogenético, el grupo que incluye la especie ancestral, donde apareció este estado del carácter, y todas sus especies descendientes se denomina **clado** o **grupo monofilético**, denominando al grupo de especies que han evolucionado a partir de una especie ancestral común, y todos los descendientes de ese ancestro están incluidos en el grupo (en este caso, clado Vertebrata).

En la inferencia de las relaciones filogenética entre taxa vivientes, algunos taxa comparten un ancestro común más reciente que con otros. Si tales afirmaciones son correctas, entonces habría alguna correspondencia entre el tiempo relativo de origen de los taxa, como es inferido desde un análisis filogenético, y el tiempo relativo de aparición en el registro fósil. Sin embargo, se puede esperar que esta correspondencia sea imperfecta debido a la gran imperfección del registro fósil, como por ejemplo, un grupo que se originó en un pasado lejano, y que pudiera ser recuperado sólo de depósitos recientes. Por otra parte, a pesar que un linaje puede haber divergido tempranamente, puede no haber adquirido sus caracteres diagnósticos hasta mucho más tarde. Un ejemplo es el clado de los Sinápsidos que adquirieron los caracteres diagnósticos de los mamíferos hasta mucho tiempo después de haber ido distanciándose de otros reptiles. Sin embargo, en muchos taxa hay una fuerte correspondencia general entre, el orden de ramificación filogenética y el orden de aparición en el registro fósil (Norell y Novacek 1992, Benton y Hitchin 1997). Sólo a través del análisis filogenético de las especies vivas, se puede inferir si el ancestro común de los diferentes órdenes de mamíferos, de mamíferos y reptiles, de estos grupos y anfibios, y de todos los tetrápodos y peces Sarcopterigios es secuencialmente mayor. Luego sigue evidenciar si la secuencia en la que estos grupos aparecen en el registro fósil coincide con la filogenia. Un notable ejemplo de correspondencia es ofrecido por los insectos “con cola de cerdas” y sin alas (orden Archaeognatha, Fig. 4), que durante mucho tiempo han sido considerados para representar el “plan corporal” básico de insectos ancestrales. Recientemente, un fósil de los



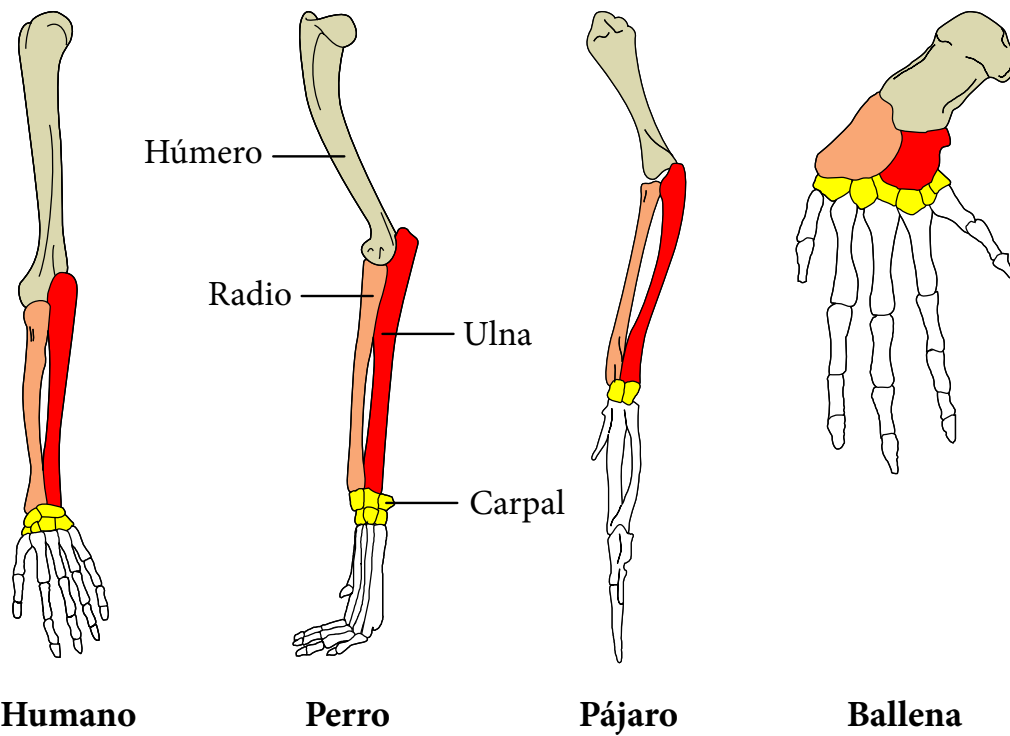
**Figura 4.** Insecto “con cola de cerdas” y sin alas (orden Archaeognatha).

con cola de cerdas fue descubierto en depósitos del Devónico temprano. Es el más antiguo de los insectos fósiles conocidos, y es tan antiguo, como era de esperar, ya que son considerados filogenéticamente más basal que los otros órdenes de insectos.

Las relaciones filogenéticas a menudo se pueden aclarar con información de especies extintas (Donoghue *et al.* 1989). Por otro lado, algunos caracteres pueden haber sido tan altamente modificados, que es difícil rastrear sus transformaciones evolutivas, o incluso para determinar su homología. En tales circunstancias, los fósiles pueden proporcionar la crucial información que falta. Un ejemplo es que algunos autores han postulado que los mamíferos y las aves son grupos hermanos, pero el registro de fósiles de reptiles parecidos a los mamíferos, y los de dinosaurios parecidos a las aves, demostraron que esta hipótesis era errónea (Futuyma 2009).

El estudio de la anatomía y embriología comparada permitió a Darwin y a sus contemporáneos aportar pruebas fehacientes del grado de parentesco entre organismos. En ambas ramas de la biología se estudian las “**homologías**” entre estructuras anatómicas o patrones de semejanza durante el desarrollo, para reflejar el grado de parentesco entre organismos (Zamora 2002). El término homología, en un sentido no evolutivo o pre-darwiniano, fue acuñado por el zoólogo Richard Owen (1804–1892) en el siglo XIX y hacía referencia a una similitud entre organismos, obedeciendo a que compartían el mismo plan de organización. Owen, que era un estudioso de la morfología, e idealista, entendía las estructuras homólogas (las extremidades de un lagarto y de un mamífero, por ejemplo) como partes correspondientes al mismo plan o arquetipo. En este mismo sentido pre-darwiniano, encontramos que existe otro tipo de similitudes entre organismos, las “**analogías**”, cumplen funciones parecidas por medios semejantes, sin tener el mismo origen evolutivo. Los ojos de los vertebrados y de los cefalópodos son similares superficialmente (el ojo de un hombre y el de un pulpo, por ejemplo), ambos tienen lentes y retina, están adaptados a discernir formas y figuras, pero, si se estudian en detalle, presentan pequeñas diferencias anatómicas importantes. En cambio el miembro pentadáctilo de los tetrápodos por ejemplo (Fig. 5), vemos que no existe una razón clara, ni funcional ni ambiental, de por qué presentan cinco dedos; ni tampoco que el brazo esté formado por un hueso único y el antebrazo de dos huesos (lo que en conjunto se denomina miembro quiridial). Todos ellos, ya vivan en ambientes terrestres como acuáticos, caminen, naden o vuelen, presentan un patrón estructural basado en un miembro con cinco dedos, aunque durante el desarrollo puedan perder varios dedos (como es el caso de las aves, algunos lagartos y los caballos, por ejemplo). Si a un ingeniero se le encargara diseñar estructuras para realizar funciones tan diferentes como nadar o caminar no habría usado los mismos materiales ni el mismo plan estructural; lo habría hecho mejor. Este tipo de similitudes, no funcionales, son homologías en sentido pre-darwiniano y, como comentamos anteriormente, hacen referencia a un “plan natural”.

Desde el punto de vista evolutivo, las homologías son evidencias de ascendencia común, es decir, caracteres que presentan los organismos que pertenecen a un mismo linaje. El que todos los tetrápodos presenten en sus extremidades variaciones de un miembro pentadáctilo, independiente de su modo de vida, tiene significado si lo entendemos bajo la explicación de que todos evolucionaron a partir de un organismo que ya poseía esta estructura. En cambio, si los distintos tetrápodos se hubieran originado de manera independiente no habría ningún motivo para que todos presentaran, por ejemplo, cinco dedos en sus extremidades. Aunque las homologías morfológicas son las más conocidas, también existen otro tipo, las homologías



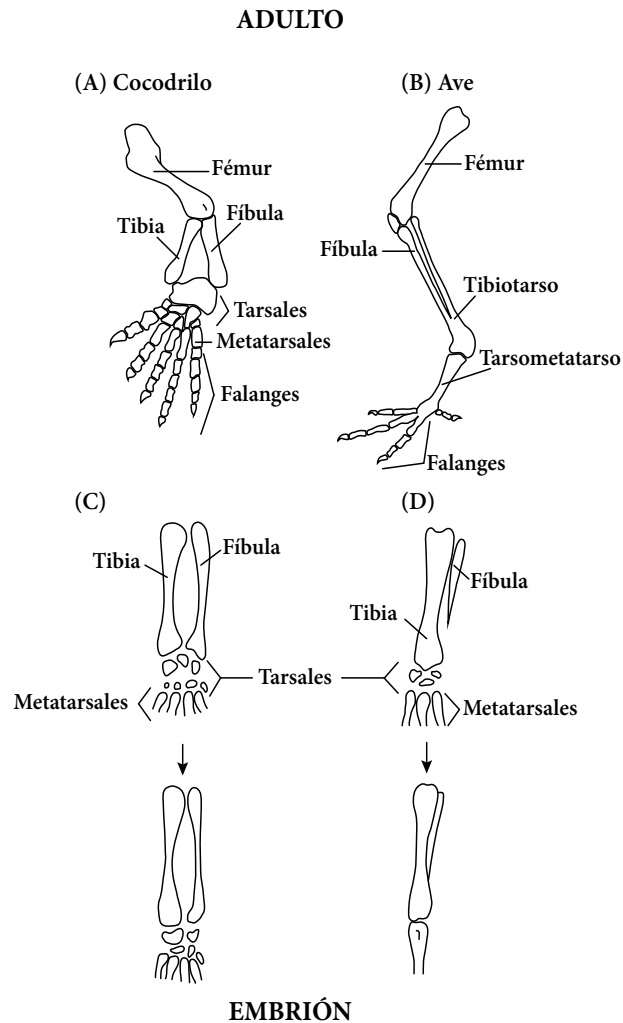
**Figura 5.** Ejemplo de homologías morfológicas. Plan básico de los huesos de las extremidades anteriores de algunos tetrápodos.

moleculares, que como complemento de las anteriores, ofrecen información sobre relaciones de parentesco más amplia, no restringida a un grupo de organismos determinados, sino al conjunto de los seres vivos.

### Homologías morfológicas

Concluir si los caracteres de dos organismos son homólogos o no, puede ser una tarea fácil o extremadamente difícil. Los criterios comunes usados para distinguir homologías de analogías son: (1) la correspondencia de posición relativa respecto a otras partes del cuerpo; (2) la correspondencia en estructura (partes en las que el carácter está compuesto) y (3) correspondencia en el desarrollo embrionario, ya que en ocasiones la correspondencia sólo

es evidente en estadios tempranos del desarrollo. Se puede deducir que el miembro posterior de un ave es homólogo al de un cocodrilo porque existe entre ellos una correspondencia en la posición (ambas se articulan con el acetábulo de la pelvis) y presentan una estructura similar (ambas tienen estructura de miembro quírido), aunque en el adulto esta correspondencia



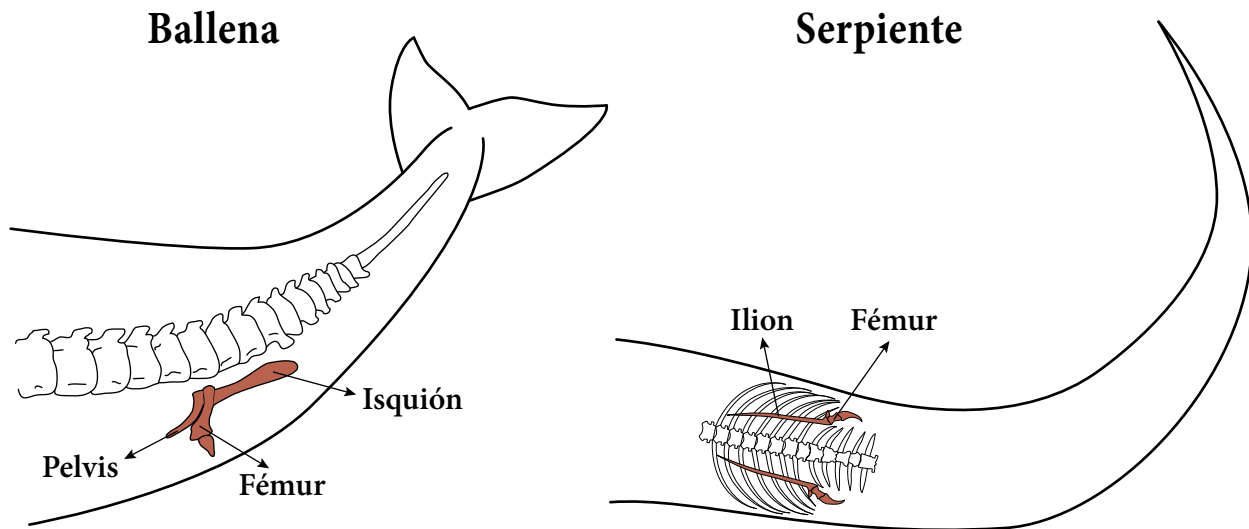
**Figura 6.** Extremidades posteriores de un cocodrilo adulto (A) y un ave adulta cualquiera (B). La Estructura homóloga del miembro es más evidente en el embrión (C y D, respectivamente) que en el adulto, sobre todo por el hecho de en aves, durante el desarrollo, algunos elementos esqueléticos se fusionan (tibia-tarso y tarso-metatarso) o se pierden (el dedo V), (Futuyma 1998).

desaparece (Fig. 6A y 6B). Si observamos este miembro en el embrión, la correspondencia estructural es más obvia (Fig. 6C y 6D). Durante el desarrollo embrionario de las aves, el tarso proximal se fusiona con la tibia (formando el tibio-tarso) y el tarso distal con el metatarso (tarso-metatarso), por lo que los huesos de las extremidades posteriores de un pájaro adulto no parecen corresponder con los de un cocodrilo.



El argumento de las homologías puede ser aún más persuasivo a la hora de demostrar que los caracteres compartidos son una prueba de que los organismos tienen el mismo origen (Zamora 2002). Si no fuera de ese modo, y las especies hubieran sido creadas de forma independiente, ¿cómo podríamos explicar la existencia de órganos vestigiales, funcionalmente ineficaces, o la presencia de órganos que no produzcan ninguna ventaja al organismo que las porta?

Existen algunos miembros de los tetrápodos que han perdido las extremidades. Por ejemplo, las ballenas modernas, que no poseen las extremidades posteriores, o las serpientes, que han perdido ambas. Sin embargo, si observamos la estructura ósea en ambos grupos de organismos, a la altura de la columna vertebral, donde deberían situarse los miembros posteriores, encontramos un conjunto de huesos claramente homólogos con los de la pelvis de cualquier otro tetrápodo (Fig. 7). Estas estructuras son vestigiales (porque no se utilizan



**Figura 7.** Las ballenas y las serpientes carecen de apéndices posteriores. Sin embargo, en su esqueleto presentan vestigios de huesos homólogos a los miembros posteriores de otros tetrápodos.

para que se articulen con ellos los miembros posteriores, que sería su función original), cuya presencia sugiere que tanto ballenas como serpientes han evolucionado de los tetrápodos en lugar de ser creados independientemente. Algunas de estas homologías pueden ser además desventajosas (costosas) o **maladaptaciones** para el organismo que las porta. Estas estructuras u órganos pueden ser consecuencia del efecto que ejerce la historia filogenética sobre los caracteres que observamos en las especies actuales y que se conoce como “**lastre filogenético**”. Esto implica que la filogenia limita la adaptación porque una especie hereda algunos rasgos morfológicos de sus antecesores que no pueden ser transformados por los factores selectivos. Así, las características de toda especie actual sería el resultado

fundamentalmente de las características que tenía el taxón del que proviene. Estos caracteres heredados pueden considerarse en algunos casos como **maladaptaciones** o imperfecciones en las especies actuales. Las maladaptaciones pueden ocurrir cuando el proceso adaptativo puede verse anulado: 1) porque no hay posibilidad de selección natural (selección natural no es influyente) y 2) porque la selección natural que ocurre dentro de las generaciones no llega a materializarse en un estado de adaptación. Un ejemplo clásico de maladaptación, consecuencia de lastre filogenético, es el último molar en humanos, las llamadas muelas del juicio, que generalmente deben ser extraídas porque no existe suficiente espacio en las mandíbulas para un completo desarrollo de las mismas, pero que fueron funcionales en nuestros antepasados que poseían mandíbulas más grandes (Zamora 2002).

### Homologías moleculares

A nivel molecular encontramos también evidencias de ascendencia común de valor inestimable. El ejemplo más conocido 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. Este código es universal para todos los seres vivos y puede ser confirmado, por ejemplo, aislando el ARN mitocondrial (ARNm) que sintetiza la hemoglobina de un conejo e inyectándosela a la bacteria *Escherichia coli* (Zamora 2002). Esta bacteria no produce hemoglobina de forma natural, pero cuando es inyectada con este ARNm fabrica hemoglobina de conejo. La maquinaria para descodificar el mensaje debe ser, por lo tanto, común para los conejos y *E. coli*; y si es común para ambos es razonable inferir que todos los seres vivos tengan el mismo código.

La explicación más extendida de por qué el código genético es universal se basa en que es un accidente histórico. En el mismo sentido que el lenguaje humano es arbitrario, el código genético lo es también. No hay ninguna razón para que a un mismo objeto se le nombre de manera distinta (con una particular secuencia de letras) en cada una de las lenguas humanas (hombre, homme, man, människa, uomo, por ejemplo). Así que, 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. Es decir, implica un ancestro común. Por el mismo razonamiento, se piensa que el lenguaje usado en el código genético es arbitrario y que su elección fue un accidente. El hecho de que sea universal se explica por su rápida evolución en la historia de la vida, donde las primeras formas de vida fueron el ancestro común de todas las especies posteriores. La universalidad del código genético proporciona una evidencia importante de que todos los seres vivos comparten un único origen. Sin embargo, el código genético no es la única homología molecular que podemos encontrar. Los mismos tipos de macromoléculas (ADN, ARN, histonas, citocromos, enzimas respiratorias, etc.) y rutas metabólicas básicas aparecen tanto en los metazoos como eucariotas más primitivos. Sin

embargo, existe también una gran especificidad molecular a cualquier nivel taxonómico, lo que nos lleva a poder utilizar las homologías moleculares para inferir relaciones filogenéticas, o de parentesco entre las especies. Además, dada la precisión de la información aportada por los datos moleculares, mucho mayor que la de los datos morfológicos, el análisis de los caracteres se simplifica notablemente. En el estudio de los aminoácidos de una proteína no podemos buscar si las similitudes entre dos especies son reales o superficiales (analogías), ya que no podemos diseccionar los aminoácidos y estudiar su desarrollo embrionario (como se hace en el estudio de las homologías morfológicas). Una molécula de metionina es simplemente eso, metionina. Otro argumento a favor de los datos moleculares para inferir filogenias está en la gran cantidad de evidencias que proporcionan. El citocromo c, por ejemplo, tiene 104 aminoácidos, proporcionando 104 piezas de evidencia filogenética. Un típico estudio morfológico puede estar basado en alrededor de 20 caracteres, y en casos muy excepcionales se puede llegar a alrededor de 50 caracteres. La anatomía, el desarrollo embrionario y la composición bioquímica de cada especie contienen innumerables caracteres que son similares entre especies, como el miembro pentadáctilo y el código genético, pero que no lo serían si las especies tuvieran orígenes independientes.

### **III. Genes y Genomas**

El proceso fundamental de la evolución es un cambio en las características hereditarias, es decir una alteración de la composición genética de una población o especie. Para entender el proceso de la evolución, por lo tanto, es imprescindible conocer los fundamentos de la genética y comprender los diversos factores que pueden cambiar las características de los organismos a nivel genético.

En las poblaciones y especies los cambios evolutivos comienzan en el material genético realizado en los organismos individuales: **mutaciones**. Cada gen, cada variación en el ADN, cada característica de una especie, cada especie por sí misma, debe su existencia al proceso de mutación. Mutación no es la causa de evolución, del mismo modo que el combustible en el tanque de un automóvil es la causa de su movimiento. Pero, es la condición sin la cual no ocurre evolución, es el ingrediente necesario de la evolución, al igual que el combustible es necesaria, aunque no suficiente, para viajar por una carretera. El papel fundamental de la mutación hace que sea el punto de partida lógico en el análisis sobre las causas de la evolución (Futuyma 2005, 2009).

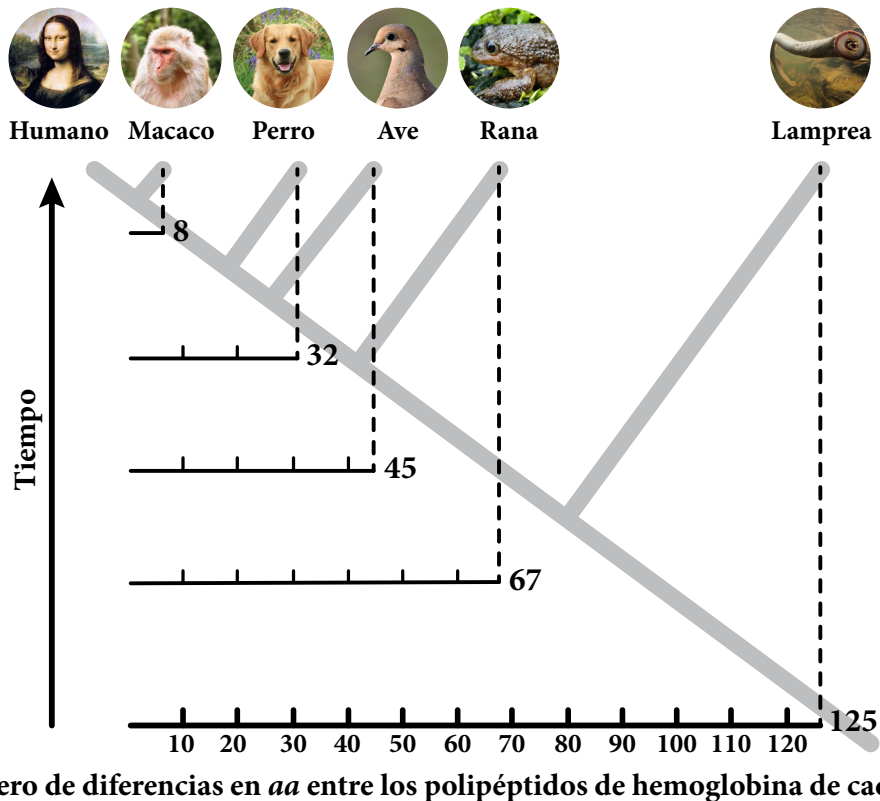
A excepción de ciertos virus, en que el material genético es ARN (ácido ribonucleico), los genomas de los organismos consisten de ADN (ácido desoxirribonucleico), compuesto por una serie de pares bases (pb) de nucleótidos, que consisten cada uno de una purina (A: adenina, o G: guanina) y una pirimidina (T: timina, o C: citosina). Un genoma haploide

(gamético) de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* tiene alrededor de  $1,5 \times 10^8$  pb, y el de un humano sobre  $3,2 \times 10^9$  pb (3,2 mil millones). Sin embargo, el contenido de ADN varía mucho entre los organismos (diferenciándose en más de un centenar de veces). Un ejemplo es entre las especies de salamandras, algunas cuentan con ciento de veces más ADN que los humanos. Otro ejemplo es el genoma del protista unicelular *Amoeba dubin*, teniendo 200 veces más ADN, y por lo tanto más grande que el humano.

La palabra mutación se refiere tanto al proceso de alteración de un nucleótido(s), gen(es) o cromosoma(s) y para su producto, es el estado alterado de un gen o cromosoma. Antes del desarrollo de la genética molecular, una mutación se identificó por su efecto en un carácter fenotípico. Es decir, una mutación fue un cambio reciente surgido en la morfología, la supervivencia, comportamiento, o alguna otra propiedad que fue heredada y podría ser asignada (al menos en principio) a un locus específico en un cromosoma. En la práctica, muchas mutaciones están siendo descubiertas, caracterizadas, y nombradas por sus efectos fenotípicos. Por lo tanto, el término “**mutación**” se refiere a una alteración en un gen, en la forma, o de un alelo a otro, los alelos se distinguen por sus efectos fenotípicos. Sin embargo, en un contexto molecular, una mutación genética es una alteración de una secuencia de ADN, independientemente si tiene o no tiene ningún efecto fenotípico. Las mutaciones tienen consecuencias evolutivas, sólo si se transmiten a las generaciones sucesivas. Las mutaciones que se producen en las células somáticas pueden ser heredadas en ciertos animales y plantas en el que las estructuras reproductivas se originan del sistema somático; pero en aquellos en que la línea germinal es separada del somático tempranamente en el desarrollo, una mutación se hereda sólo, si se produce en una célula de la línea germinal.

Las huellas del pasado evolutivo son evidentes a nivel molecular. El hecho que los organismos hayan evolucionado sucesivamente a partir de ancestros relativamente simples, implica que un registro del cambio evolutivo está presente en las células de cada uno de los organismos, en nuestro ADN. Cuando una especie ancestral da lugar a dos o más descendientes, aquellos descendientes inicialmente exhiben una alta similitud en su ADN. Sin embargo, como los descendientes evolucionan independientemente, acumulan más y más diferencias en su ADN. En consecuencia, los organismos que están más distantemente relacionados, debieran acumular mayor número de diferencias evolutivas, mientras que dos especies que están más estrechamente relacionadas debieran compartir una mayor porción (similar) de su ADN (Raven *et al.* 2011). Para probar esta hipótesis, se necesita una estimación de las relaciones evolutivas que han sido desarrolladas a partir de datos distintos al ADN (sería un argumento circular el usar el ADN para estimar relaciones, y entonces concluir que las especies estrechamente relacionadas son más similares en su ADN, que con las especies menos relacionadas). Tal prueba de relaciones evolutivas podría ser proporcionada por el registro fósil, señalando cuando determinando tipos de organismos evolucionaron. Por

otro lado, mediante estudios comparativos de las estructuras anatómicas de los fósiles y de especies contemporáneas, se puede llegar a inferir que tan relacionadas están las especies entre sí. Un ejemplo es con el polipéptido de la hemoglobina humana, que al ser comparada con la hemoglobina de otras especies, las especies que están estrechamente relacionadas se encuentran mayor similitud molecular. Los chimpancés, gorilas, orangutanes y macacos, vertebrados que se consideran estrechamente relacionados con los humanos, tienen menos diferencias en la cadena  $\beta$  de la hemoglobina de 146 aminoácidos, que con mamíferos más lejanos, como los perros. Vertebrados no mamíferos difieren aún más, y la hemoglobina de los invertebrados son lo más diferente de todos (Fig. 8), (Raven *et al.* 2011). Patrones similares también son evidentes cuando el propio ADN se compara. Por ejemplo, los chimpancés y los humanos, que se considera que descienden de un ancestro común que vivió hace unos 6 millones de años, presentan algunas diferencias en su ADN. Entonces, ¿Por qué deberían las especies estrechamente relacionadas ser similares en el ADN?; debido a que el ADN es el código genético que produce la estructura de los organismos vivos, y por ende se podría esperar que las especies similares en apariencia y estructura general, como los humanos y los chimpancés, sean más similares en el ADN, que con las especies más disímiles, tales como los humanos y las ranas. Estos datos ponen de manifiesto cada vez más la extraordinaria



**Figura 8.** Las moléculas reflejan divergencia evolutiva. Se puede ver que cuanto mayor es la distancia evolutiva de los seres humanos (cladograma blanco), mayor es el número de diferencias de aminoácidos en el polipéptido de la hemoglobina de los vertebrados. (Modificado de Raven *et al.* 2011).

coincidencia de todos los seres vivos. Debido a esta coincidencia, la estructura y función de los genes y genomas se pueden entender a través de comparaciones entre las especies y modelos evolutivos. De hecho, es sólo por causa de este ancestro común que no ha habido nunca ninguna razón para pensar que la bioquímica humana, la fisiología o la función del cerebro, y mucho menos la función del genoma, no podrían entenderse mediante el estudio de la levadura, moscas, ratas y monos.

#### *IV. Biogeografía*

¿De dónde provienen los seres humanos?, ¿por cuales rutas se dispersaron por todo el mundo?, ¿por qué los canguros sólo se encuentran en Australia, mientras que los roedores se encuentran en todo el mundo?, y ¿por qué hay muchas más especies de árboles, insectos y aves en los trópicos que en los bosques de zona templadas?. Estas preguntas ilustran los problemas que la **biogeografía**, el estudio de la distribución geográfica de los organismos, intenta resolver. El estudio de la evolución de la distribución de los organismos está íntimamente relacionado con la geología, la paleontología, la sistemática y la ecología. Un ejemplo es el estudio geológico de la historia de la distribución de las masas de tierra y de los climas, que a menudo entrega una idea sobre las causas de la distribución de organismos. Ahora, del modo contrario, las distribuciones de los organismos también pueden proporcionar evidencia de los acontecimientos geológicos. De hecho, la distribución geográfica de los organismos fueron utilizados por algunos científicos como evidencia de la **deriva continental** mucho antes de que los geólogos estuvieran de acuerdo en lo que realmente sucedió. En algunos casos, la distribución geográfica de los taxa puede ser mejor explicada por circunstancias históricas; y en otros casos, los factores ecológicos que operan en el presente pueden proporcionar una mejor explicación (Futuyma 2009). De ahí que el campo de la biogeografía puede subdividirse a grandes rasgos en la **biogeografía histórica** y la **biogeografía ecológica**. Las explicaciones históricas y ecológicas de las distribuciones geográficas son complementarias, y ambas pueden ser importantes (Lomolino *et al.* 2010, Myers y Giller 1988, Ricklefs y Schluter 1993).

Charles Darwin y Alfred Russell Wallace (1823–1913) iniciaron el campo de la biogeografía. Wallace dedicó gran parte de su carrera a la disciplina y describió los principales patrones de distribución animal (zoogeografía) que siguen siendo válidos hoy en día. Las distribuciones de los organismos proporcionaron tanto a Darwin como Wallace, evidencia de que había ocurrido evolución. Para nosotros, en la actualidad, las razones de ciertos hechos de la biogeografía parecen tan obvias que casi no tienen mención. Si alguien nos pregunta por qué no hay elefantes en las islas de Hawaii, naturalmente se respondería que los elefantes no pueden llegar hasta allá. Esta pregunta asume que los elefantes se originaron en otro lugar, y a saber, en un continente. Pero, en una visión del mundo pre-evolutivo, bajo

el enfoque de la creación divina, que Darwin y Wallace tanto combatieron, tal respuesta no habría sido respaldada. Una respuesta más adecuada habría sido que el creador podría haber colocado a cada especie en cualquier lugar, o en muchos lugares al mismo tiempo. De hecho, habría sido razonable esperar que el Creador colocara una especie en cualquier parte que sea su hábitat, como la selva tropical, lo cual finalmente ocurrió así.

Darwin dedicó dos capítulos de “El origen de la especies” para demostrar que muchos hechos biogeográficos tiene poco sentido bajo una hipótesis creacionista, si una especie (1) tiene un lugar definitivo o región de origen, (2) adquiere una amplia distribución por dispersión, y (3) llega a modificarse y da origen a especies descendientes en las diversas regiones que llegó a migrar. En el tiempo de Darwin había poco indicio de que los continentes podrían haberse movido en el tiempo. Actualmente, el movimiento de grandes masas de tierra, explica ciertos patrones de distribución, y “el cómo están distribuidas las especies, puede ser una evidencia de evolución”. Para Darwin, la distribución de muchas especies no tiene sentido, a menos que compartan un ancestro común. En una situación contraria, donde las especies fueran consideradas estáticas (que no cambian en el tiempo), entonces se hubiese esperado encontrar las mismas especies en zonas con condiciones ambientales similares en todo el mundo. Sin embargo, la teoría evolutiva predice que las especies modernas deben encontrarse cerca de donde estuvieron sus antepasados, independiente de las condiciones ambientales. Este fue el principal tipo de evidencia que convenció a Darwin. Durante su viaje en el *Beagle*, Darwin recolectó numerosos ejemplares de animales y plantas, así como de fósiles. De sus observaciones él pudo darse cuenta que la fauna de América del Sur era muy diferente a la fauna europea. Él observó también que los fósiles encontrados en América del Sur fueron muy similares a los animales vivos recolectados en esa región. De ahí surgió la pregunta, ¿Por qué se debería encontrar una colección “única” de animales, en el mismo lugar, de lo que parecía ser, de fósiles relacionados?. La mejor explicación a este patrón, fue que las especies sudamericanas existentes habían descendido de las especies fósiles ya extintas. Darwin llegó a proponer cinco puntos importantes: En primer lugar, “ni la semejanza ni la desemejanza de los habitantes de varias regiones pueden ser totalmente explicadas por las condiciones climáticas y otras físicas”. Los climas y hábitats similares, como los desiertos y las selvas tropicales, se producen tanto en el antiguo como en el nuevo mundo; sin embargo, los organismos que habitan en ellos, no están relacionados. Ejemplo son los cactus (familia *Cactaceae*) confinados al nuevo mundo, y de las plantas parecidas a los cactus en los desiertos del viejo mundo, los cuales son miembros de familias distintas. Todos los monos del Nuevo Mundo pertenecen a un grupo anatómicamente distinguible (*Platyrrhini*), mientras que todos los monos del Viejo Mundo son de otro grupo (*Catarrhini*), aunque tengan hábitats y dietas similares. El segundo punto de Darwin es que, “las barreras de cualquier tipo u obstáculos a la migración, están relacionados de manera cercana e importante a las diferencias entre las producciones (de organismos) de varias regiones”. Darwin observó, que las especies

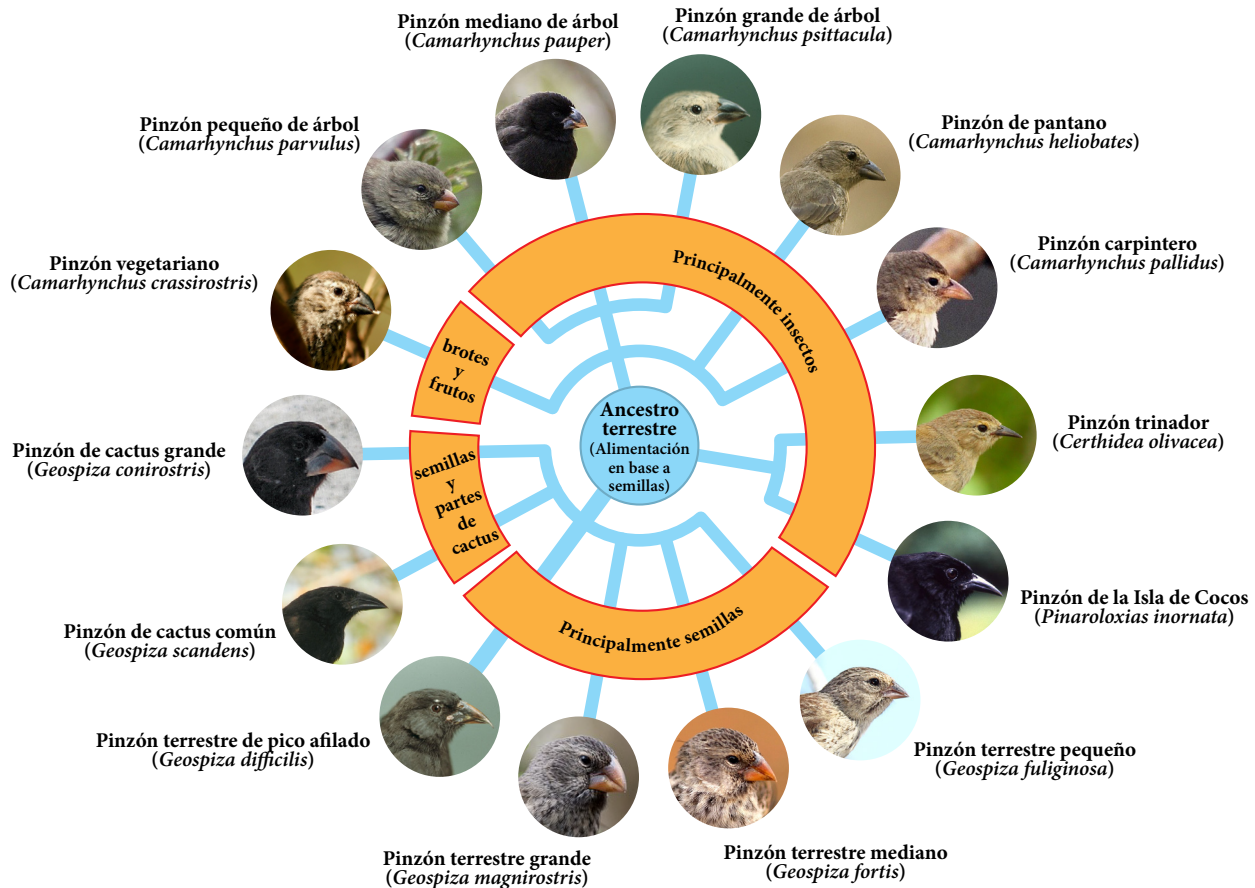
marinas en la costa oriental y occidental de América del Sur eran muy diferentes. El tercer gran punto de Darwin es que “los habitantes de un mismo continente o del mismo mar están relacionados, aunque las propias especies difieren de un lugar a otro”. El citó como ejemplo los roedores acuáticos de América del Sur (el coipo y carpincho), que son estructuralmente similares a, y en relación con, los roedores de América del Sur de las montañas y praderas, y no a los roedores acuáticos (castor, la rata almizclera) del Hemisferio Norte. Para Darwin fue importante demostrar que una especie no había sido creada en diferentes lugares, sino que tenía una sola región de origen, y desde ahí se había extendido. Él sugirió como evidencia particularmente convincente, los habitantes de las islas oceánicas, por estar constituidos precisamente de aquellos organismos que tienen una capacidad de dispersión a grandes distancias, y por la carencia de aquellos que no la tienen. Además, la distribución actual de las especies en las islas también es evidencia de un ancestro compartido. La teoría evolutiva predice que las islas que tienen ambientes similares, pero se encuentran en diferentes partes del mundo no se poblarán con las mismas especies. En su lugar, estas islas debieran estar ocupadas con especies de plantas y animales que están estrechamente relacionadas con especies del continente más cercano, incluso si el medio ambiente es muy diferente al de la isla. Un ejemplo son las plantas y aves de las Islas de Galápagos frente a la costa de Ecuador, Sudamérica. Estas islas no están pobladas por especies de otras islas volcánicas de alrededor del mundo, sino que están pobladas por especies relacionadas a las especies que se encuentran en las inmediaciones de las exuberantes zonas tropicales de América del Sur. Un cuarto punto propuesto por Darwin fue que la proporción de especies endémicas en una isla es particularmente alta cuando la oportunidad para la dispersión a la isla es baja. Finalmente como quinto punto, él propuso que las especies insulares a menudo muestran marcas de su ascendencia continental. Darwin observó los ganchos en las semillas en algunas plantas, y sugirió que eran una adaptación para la dispersión por mamíferos; sin embargo, en las islas oceánicas que carecen de mamíferos, muchas plantas endémicas aún mantienen las semillas con ganchos.

Las observaciones sobre la distribución geográfica de plantas y animales llevadas a cabo por Darwin, en su viaje alrededor del mundo a bordo del Beagle, contribuyeron en gran medida en el origen de sus ideas evolutivas. 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 diferían en ciertos aspectos. 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



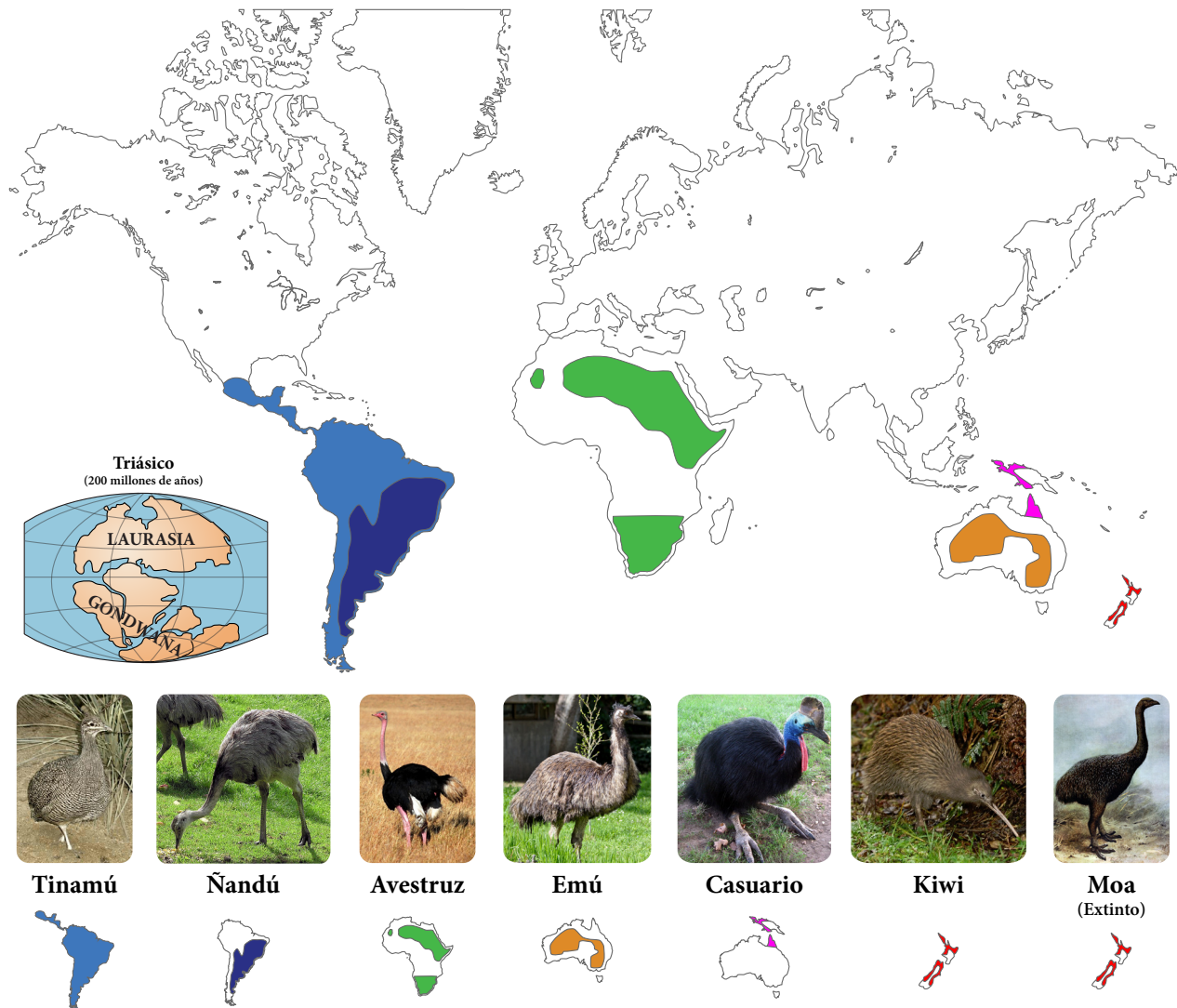
desde un continente o islas cercanas. Las especies que llegan, muy pocas en muchos casos como consecuencia de la lejanía a tierras pobladas, encuentran numerosos ambientes o nichos ecológicos desocupados, sin competidores ni depredadores. En respuesta, dichas especies se multiplican y diversifican con rapidez dando lugar a lo que se denomina “radiación adaptativa”; proceso de evolución divergente de numerosos linajes relacionados



**Figura 9.** Radiación adaptativa de los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos e Isla Cocos. Los picos de estas especies están adaptados a sus diversos hábitos de alimentación.

dentro de un tiempo relativamente corto, donde los linajes son modificados por diferentes formas de vida (Schluter 2000). Los denominados pinzones de Darwin comprenden en la actualidad a un grupo de 15 especies endémicas (14 se encuentran en las Islas Galápagos y uno en la Isla del Coco) cuyas relaciones filogenéticas han sido objeto de numerosos estudios (Fig. 9). Un estudio más reciente sobre la historia evolutiva del grupo en base a análisis de ADN mitocondrial identifica al género *Tiaris*, de la familia de los Fringílidos, habitantes de Centroamérica y Sudamérica, como los parientes vivos más próximos a los pinzones de Darwin y de los cuales se originó este grupo monofilético (Sato *et al.* 2001).

Un ejemplo extraordinario de la biogeografía para explicar la evolución de las “aves



**Figura 10.** Las ratites son un clado de aves paleognatas originado en Gondwana hace más de 90 millones de años.

ratites” (Ratitae), (Sanmartin 2012), representan un clado de aves paleognatas originado en el súpercontinente de Gondwana (Sudamérica, África, Madagascar, Arabia, Australia, Antártica e India) hace más de 150 millones de años. La mayoría tiene un gran tamaño, plumas con aspecto de pelo, alas pequeñas en relación al cuerpo, cuellos largos, patas largas y robustas, y caderas anchas, son incapaces de volar, ya que su esternón carece de quilla. En este grupo de especies encontramos el avestruz, emú, ñandú, y kiwi entre otros. La incógnita más grande durante décadas era ¿cómo es que estas aves que no vuelan y tan emparentadas habitan en continentes a miles de kilómetros de distancia? (Fig. 10).

## CONCLUSIONES

Evidencias de la evolución biológica se han presentado en este capítulo, mediante

ejemplos simples que representan sólo un porcentaje muy pequeño de los estudios que podrían ser citados para cada línea particular de evidencias.

El registro fósil aunque siguen siendo extremadamente incompleto, por el estado de transición postulado en el origen de muchos taxa superiores que aún no han sido encontrados, existen ejemplos de tales formas tanto a niveles taxonómicos bajos y altos, con lo cual si se puede documentar importantes aspectos en la evolución de los caracteres. Además, varios descubrimientos en el registro fósil se ajustan a predicciones hechas, basadas en evidencia filogenética u otras líneas de evidencia. Por otra parte, aunque mucha incerteza acerca de las relaciones filogenética persiste, las filogenias que están bien sustentadas por una clase de caracteres, usualmente coinciden con las relaciones implícitas por otras evidencias. Ejemplo es que las filogenias moleculares sustentan mucho a las relaciones que se han postulado con datos morfológicos, considerando que son datos completamente independientes, por lo que su correspondencia justifica la confiabilidad de que las relaciones son reales, y que los linajes forman grupos monofiléticos, que han descendido de antepasados comunes. Las homologías son otra evidencia de ascendencia común donde las homologías morfológicas son la más conocidas, mientras que las homologías moleculares ofrecen información de parentesco que puede vincular transversalmente al conjunto de los seres vivos. De este modo, la revolución de la biología molecular y la genómica han proporcionado datos que evidencian la evolución, en una escala mayor, nunca antes vista. Estos datos han puesto de manifiesto la extraordinaria coincidencia de todos los seres vivos. Debido a esta coincidencia, la estructura y función de los genes y genomas se pueden entender a través de comparaciones entre las especies y modelos evolutivos. Finalmente la distribución geográfica de los seres vivos, nos demuestra la progresiva diversificación adaptativa que les ha permitido colonizar nuevos ambientes. Es decir, que las especies se han originado en áreas concretas a partir de la cual se han dispersado colonizando nuevos ambientes, dando lugar a un proceso de especiación, lo que genera la mayor diversificación de las especies, evidenciando la ocurrencia de evolución.

El conjunto de evidencias presentadas anteriormente, finalmente sustentan que la biología evolutiva es un poderoso y robusto campo de la ciencia. Su marco teórico abarca varios mecanismos básicos consistentes con patrones de eventos naturales que van fundando las evidencias que demuestran la acción de estos mecanismos. La evolución biológica es una teoría científica, y por lo tanto, no es una mera especulación o una hipótesis sin fundamento. Como teoría científica, contiene muchas hipótesis que han sido confirmadas o verificadas por observación y experimentación, y por lo tanto, aceptada como explicación de algunos hechos, y de esta manera constituyendo un cuerpo relacionado de leyes generales, principios o causas de algo conocido u observado. El complejo cuerpo de principios que explican que el cambio evolutivo es una teoría, es en el mismo sentido que lo es la Teoría Cuántica o la Atómica en física. Es decir, la Teoría Evolutiva se ha desarrollado a partir de evidencias,

ha sido probada y refutada, formula predicciones válidas y explica literalmente miles de observaciones hechas en todas las ciencias biológicas y en la paleontología. Pero también, como todas las teorías científicas, está siendo continuamente actualizada y modificada en función del nuevo conocimiento y descubrimientos. Además, al igual que otras teorías, tiene una historia en la que hay un progreso desde los principios más simples y tempranos hasta la complejidad que actualmente es la Teoría de la Evolución, pero no cambia el hecho de que hasta ahora no existe ninguna otra, para explicar y hacer predicciones sobre la evolución de la diversidad biológica.

## GLOSARIO

**Adecuación biológica:** éxito reproductivo de un genotipo comparado con otro genotipo de la población, por lo que es la contribución media de un alelo o genotipo a la siguiente generación o las generaciones venideras.

**Anagenesis (evolución filética):** Evolución de un rasgo o característica dentro de un linaje durante un período de tiempo arbitrario. Consiste en la transformación de una especie en otra a base de pequeños cambios genéticos más o menos constantes y siguiendo una línea filogenética.

**Analogías:** posesión de características comunes por dos o más especies no emparentadas debido a convergencia o paralelismo evolutivo.

**Bioestratigrafía:** es el orden de las unidades litológicas en función de su contenido en fósiles.

**Biogeografía:** Área interdisciplinaria que estudia la distribución de los organismos, y los procesos que la han originado, que la modifican y que la pueden hacer desaparecer.

**Clado (rama):** agrupación de descendientes (vivos y extintos) que comparten un antepasado común. En un árbol filogenético cada una de las ramas que agrupa a los seres vivos.

**Cladogenesis:** La bifurcación de los linajes en la filogenia a partir de un ancestro común.

**Datación isotópica (datación absoluta):** es el fechado, expresado en años o millones de años de rocas, minerales, fósiles, objetos o restos arqueológicos.

**Estasis:** Ausencia de cambio evolutivo en uno o más caracteres por un cierto período de tiempo evolutivo.

**Filogenia:** La historia de descendencia de un grupo de taxa tales como especies procedentes de sus ancestros comunes, incluyendo el orden de ramificación, y los tiempos de divergencia.

**Homologías:** posesión de características comunes por dos o más especies debido a una ancestría común.

**Lastre filogenético:** la filogenia limita la adaptación porque una especie hereda algunos rasgos morfológicos de sus antecesores que no pueden ser transformados por los factores selectivos. Las características de toda especie descendiente son el resultado fundamentalmente de las características que tenía el taxon del

cual proviene.

**Maladaptación:** La prevalencia en una población de una estrategia (o fenotipo) que no conduce a una adecuación biológica óptima, comparado con otros fenotipos disponibles con mejor adecuación biológica.

**Radiación adaptativa:** proceso de evolución divergente de numerosos linajes relacionados dentro de un periodo de tiempo relativamente corto, donde los linajes son modificados en su fenotipo por diferentes características ecológicas.

**Sinápsidos (terópsidos):** subclase de amniotas que incluye a los mamíferos y a todas aquellas formas más relacionadas con ellos que con el resto de los amniotas. Los sinápsidos no mamíferos se han denominado “reptiles mamiferoides”.

**Sistemática:** área de la biología encargada de clasificar a las especies a partir de su historia evolutiva (filogenia) en un plano descriptivo e interpretativo.

**Taxa (pl. de taxon):** un grupo de organismos relacionados genealógicamente, que bajo una clasificación dada han sido agrupados, asignándole un nombre en latín, una descripción si es una especie y un tipo.

**Taxonomía:** área de la biología encargada de ordenar la diversidad biológica en jerarquías, generando un sistema de clasificación.

**Tetrápodos:** grupo de animales vertebrados con cuatro extremidades ambulatoria o manipuladoras.

## BIBLIOGRAFÍA

- Benton M.J., M.A. Wills & R. Hitchin. 1997. Congruence between phylogenetic and stratigraphic data on the history of life. *Proceeding of the Royal Society London B* 264: 885–890.
- Benton M.J., M.A. Wills & R. Hitchin. 2000. Quality of the fossil record through time. *Nature* 403: 534–537.
- Donoghue M.J., J.A. Doyle, J. Gauthier & A.G. Kluge. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20: 431–460.
- Eldredge N. & S.J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, Th.J.M. (Ed.) *Models in paleobiology*: 82–115. Freeman Cooper and Co, San Francisco.
- Fernández-López R. 2000. La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones. *Coloquios de Paleontología* 51: 267–280.
- Futuyma D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma D.J. 2005. *Evolution*. 1<sup>st</sup> ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma D.J. 2009. *Evolution*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hannibal M.E. & S. Middleton. 2009. *Evidence of Evolution. Introduction*. 1<sup>st</sup> ed, Harry N Abrams Inc, New York.
- Jablonski D., S.J. Gould & D.M. Raup. 1986 The nature of the fossil record: A biological perspective. In: D.

- M. Raup and D. Jablonski (eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*: 7–22. Springer-Verlag, Berlin.
- Lomolino M., B.R. Riddle, R.J. Whittaker & J.H. Brown. 2010. *Biogeography*, 4<sup>th</sup> edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Myers A.A. & P.S. Gillers. 1988. *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London.
- Norell M.A. & M.J. Novacek. 1992 The fossil record and evolution: comparing cladistics and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690–1693.
- Paul C.R.C. & S.K. Donovan. 1998. An overview of the completeness of the fossil record. In: *The adequacy of the fossil record*: 111–131. S.K. Donovan & C.R.C. Paul eds., John Wiley, New York.
- Peña C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología* 18(2): 265–267.
- Raven P., G. Johnson, K. Mason, J. Losos & S. Singer. 2011. *Biology*, 9<sup>th</sup> Edition. McGraw-Hill company, New York.
- Ricklefs R.E. & D. Schluter. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sanmartín I. 2012. Historical Biogeography: Evolution in Time and Space. *Evolution: Education & Outreach* 5: 555–568.
- Sato A., H. Tichy, C. O’Huigin, P.R. Grant, B.R. Grant & J. Klein. 2001. On the origin of Darwin’s finches. *Molecular Biology and Evolution* 18(3): 299–311.
- Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Wiley E.O. & B.S. Liberman. 2011. *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 2<sup>nd</sup> edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Zamora C. 2002. Evidencias a favor de la evolución. En Manuel Soler (ed) *Evolución La Base de la Biología* 57–73. Proyecto Sur de Ediciones, Granada.

# Breve historia del desarrollo de la enseñanza de la evolución en Chile

---

*José Navarro Barón*

Programa de Genética Humana, Instituto de Ciencias Biomédicas,  
Facultad de Medicina, Universidad de Chile

**Palabras Claves:** evolución, Programas de Educación Secundaria/Media, Juan Ignacio Molina, Bernardino Quijada Burr, Sociedad de Genética de Chile, Sociedad Chilena de Evolución, libros sobre evolución, Cursos de Evolución, las siete versiones de la Teoría de la Evolución, dificultades para enseñar evolución.

## INTRODUCCIÓN

La teoría de la **evolución** es un hecho. En los distintos capítulos de este *e-book* no se pondrá en duda esta afirmación, ella está ampliamente demostrada, basada rigurosamente en el pensamiento desarrollado por el método científico, mediante la colección de cientos de datos y observaciones empíricas, permitiendo formular hipótesis que han sido puestas a prueba mediante experimentos de campo y de laboratorio, generando leyes que se han articulado armónicamente en esta teoría mayor que es la Teoría de la Evolución. El pensamiento evolutivo es parte del conocimiento implícito y explícito de la cultura de Occidente, reconocido y aceptado por las personas más comunes/sencillas, y que habla de ella desde el conocimiento factual/empírico hasta todos los mitos generados por la ignorancia o el intento de descrédito.

Esto no significa que algunos movimientos actuales acepten la evolución. El “Diseño inteligente” es una corriente que sostiene que el origen, evolución del universo, la vida y el

hombre, son el resultado de acciones racionales emprendidas de forma deliberada por uno o más agentes inteligentes. Se desarrolla en Estados Unidos en torno a 1987 a través de una versión moderna del “argumento teológico para la existencia de Dios”.

## DESARROLLO

### *I. La teoría de la evolución en los textos escolares desde los primeros aportes hasta mediados/fines del siglo XX*

El conjunto del conocimiento (social, científico, político, religioso, filosófico) es compartido, como parte del acervo de una elite intelectual de un país, de los académicos de las Universidades y también de los jóvenes que cursan la educación secundaria/media. Por lo tanto, también son los profesores en su conjunto los depositarios del conocimiento que debe ser transferido a las diferentes generaciones. Éstos, además de tener dominio de su disciplina, deben poseer las capacidades/estrategias para saber cómo enseñar ese saber, ser capaces de tener una posición/opinión crítica general que va más allá de su disciplina. Esta opinión debe ser responsable, plena de valores y consecuente con la historia pasada y el presente, para así poder orientar a los jóvenes como futuros ciudadanos (*Año a año guío al escolar rebaño. Goethe*).

Desde el inicio de la República, los dirigentes de nuestra nación se preocuparon de la educación. La teoría de la evolución y su incorporación a textos de la enseñanza secundaria/pública generó controversias. Lo dan cuenta discusiones desde los primeros textos, por considerarla como una disciplina científica (laicos liberales: José Victorino Lastarria, Diego Barros Arana, Valentín Letelier), o por la negación de detractores de esta teoría por religiosos y políticos (católicos conservadores: Abdón Cifuentes Espinosa, Joaquín Larraín Gandarillas).

Tres grandes líneas argumentales dan cuenta de las posiciones religiosas, ideológicas y políticas sobre la Teoría de la Evolución, las que pueden ser resumidas como:

- i.** Evolucionistas: para quienes la evolución tiene evidencias suficientes para considerarla como un proceso real y demostrado.
- ii.** Antievolucionistas, creacionistas: quienes la consideran más una posición filosófica, cuyas pruebas son erróneas e inconsistentes.
- iii.** Neutrales: los que opinan que hay pruebas sugerentes pero no definitivas, siendo la teoría de la evolución sólo una hipótesis que nunca será demostrada.

Existen antiguos registros, opiniones, y propuestas sobre la evolución en general y sobre la evolución humana en particular. Por ejemplo, Anaximandro (c. 610 – 547), quien dice de los animales: “los primeros seres vivos nacieron en lo húmedo, envueltos en cortezas



espinudas. Con el transcurso del tiempo salieron a lo más seco, se les desprendió la corteza y cambiaron de vida...” Esta frase tiene una lectura muy actual/moderna: *nacieron en lo húmedo*, puede ser el mar, aguadas; *con cortezas espinudas*, describe caracteres de la morfología externa; *salieron a lo más seco*, a la tierra; *se les desprendió la corteza*, cambiaron de forma, es decir, evolucionaron.

Dice del hombre “...en los orígenes el hombre nace de animales de otras especies, ya que todos los demás pueden alimentarse a sí mismos, sólo el hombre necesita una crianza prolongada, por lo cual en los orígenes, siendo como es, no habría sobrevivido”. Se propone una sentencia, *crianza prolongada*, que dado los antecedentes no es sostenible, *no puede ser como es ahora*, y debe provenir de otras especies (Filosofías de la naturaleza. Roberto Torretti. Editorial Universitaria, 1971, pág. 34).

Luego de los presocráticos y durante todo el desarrollo de la cultura de Occidente, hay una aparente pérdida del pensamiento evolutivo, al menos en forma explícita, manteniéndose en las grandes bibliotecas (Alejandría), en las bibliotecas de los monasterios y en muchos pensadores que la han modificando, perfeccionando y transmitiendo a través de las generaciones (memes). Además de muchos antecesores, la publicación del libro de Darwin en 1859, “El origen de las especies por medio de la selección natural” y el manuscrito que éste recibió de A. R. Wallace dan las bases fundadoras de una de las más inclusivas teorías de las ciencias biológicas.

## ***II. Un personaje relevante en el inicio de la evolución chilena***

Varios son los personajes, tanto del ámbito científico, naturalistas y humanistas que figuran como hitos respecto de los aportes y defensa directa o indirecta de la Teoría de la Evolución en Chile.

Entre otros Juan Ignacio Molina. Nace en la región del Maule en 1740, fue sacerdote, naturalista, geógrafo y cronista chileno. Desde muy temprana edad le interesa el entorno natural en los lugares donde vivió. Ingresó a la orden jesuita, viviendo en la hacienda de Bucalemu. En 1768, a los 28 años, debe abandonar Chile debido a la orden de expulsión de la orden jesuita de todo el Reino de España y de los territorios conquistados por este Reino. Se establece en Italia, donde gana la cátedra de lengua griega en la Universidad de Bolonia.

Se destaca como historiador y geógrafo con su libro “*Compendio della historia geográfica, naturale e civile del regno de Chile*” (1776) y por su libro “*Saggio della storia civile del Chile*” (1787). En esta última describe a la iguana chilena, el matuasto (*Callopistes maculatus*).

Son significativos sus libros “*Analogías menos observadas de los tres reinos de la Na-*

turaleza” (1815) y su notable obra “*Sobre la propagación del género humano en las diversas partes de la tierra*” (1818). Cuatro décadas antes que Darwin propone aquí una teoría de evolución gradual: El Creador (posición creacionista), organizó la naturaleza no en tres reinos (mineral, vegetal, animal) totalmente distintos, sino como parte de una cadena continua de organización, sin pasos ni cambios bruscos (posición evolucionista), considerando vidas formativa, vegetativa y sensitiva, de modo que los minerales cristalinos anteceden las formas vegetales más simple y las organizaciones vegetales complejas dan paso a los animales.

Propone en su segunda obra que las diferencias físicas observadas en la raza humana se deben a factores climáticos y geográficos.

### ***III. Proponentes y oponentes a la Teoría de la Evolución en los textos para la educación secundaria***

El aporte de Bernardino Quijada Burr, marca un hito respecto de los textos para estudiantes secundarios. Su libro “*La teoría biológica de la evolución natural de los seres vivos*” fue publicado el año 1902. Tuvo tanta aceptación que fue reeditado 11 veces hasta el año 1934. Expone más de 100 argumentos/razones a favor de la teoría evolutiva y desarrolla un importante capítulo sobre evolución humana. Paralelamente a su éxito, este texto fue fuertemente criticado, tanto es así que se ve presionado y modifica/elimina lo referente a la evolución humana a partir de la edición de 1917.

En las décadas del 20 al 50 se publican varios libros que son aportes a la teoría evolutiva. “*Algunos aspectos interesantes de la Teoría de la evolución*” 1930, de Humberto Vivanco Mora, profesor de Ciencias Biológicas y masón, y “*Biología e Higiene*” 1936 de Carlos Silva Figueroa, que fue editado 12 veces hasta 1957. También se publican textos que no la reconocen, la tergiversan o la tratan como una hipótesis no confirmada. Entre otros, “*La evolución orgánica*” 1923, de E. Santier San Gabriel, sacerdote católico salesiano; “*Compendio de la teoría de la evolución orgánica para el uso de colegios*” 1925, de Theo Drathen, sacerdote alemán; “*La evolución orgánica: exposición y examen de las principales ideas evolucionistas*”, de Valentín Panzarasa, sacerdote salesiano; y “*Temas de Biología General*”, 1936, conforme al Programa de 1935”, de Guillermo Ebel Beilier, sacerdote jesuita.

Textos de carácter neutralista son “*Nociones de Biología*”, 1960, de Alejandro Horvat Suppi y Carlos Weiss Rademacher, sacerdotes católicos salesianos, reeditado 12 veces hasta 1989.

Un momento importante es la Reforma Educacional implementada durante el año 1966 durante el gobierno de Eduardo Frei Montalva. Esta Reforma se ve reflejada en el Nuevo Programa de Ciencias, con la primera publicación para los estudiantes de cuarto medio,

“*Biología*”, 1966, de Fernando Jara, católico, donde tanto el evolucionismo como el antievolucionismo son aceptados científicamente. En esta década se incorpora a la malla curricular la ecología, y paradójicamente se eliminan la zoología, la botánica sistemática, la histología y el tema evolutivo.

El texto “*Revisión de los conceptos de Biología contemplados en los programas de Enseñanza Media*”, 1973 de Luis Capurro, no hace ninguna referencia a la evolución biológica. Tampoco es demandada por educadores y estudiantes, situación que se mantiene hasta 1985.

Las diferencias de la dictadura cívico-militar de Augusto Pinochet U. con la Iglesia Católica debido a los desacuerdos con respecto a los derechos humanos, curiosamente abre la posibilidad de retomar el tema de la evolución en los textos de enseñanza media. Así, aparecen “*Biología*”, 1982 de Natalio Glavic y Graciela Ferrada; “*Biología 4° Medio. De acuerdo al Programa vigente*”, 1985, de Mirella Molina y María Eugenia Zárate; y “*La evolución biológica*”, 1985, de Bartolomé Yancovic.

Solo en 1991 se integró al currículum obligatorio el tema de la evolución, dentro del programa de Biología en el Plan electivo de 4° Medio.

Se sugiere visitar la Biblioteca Nacional de Chile, para revisar los textos de la educación secundaria/media aquí citados, desde 1920 hasta la década del 60 y constatar los contenidos disciplinares en estos textos. Pueden acompañarse estas visitas con el profesor(a) de historia.

**Nota:** Respecto de la publicaciones/textos anteriormente mencionados para la educación media/secundaria, para más detalle consultar a: Manuel Tamayo Hurtado y Francisco González García: “*La historia de la evolución en Chile: Una historia de Conflictos documentada en los textos de estudio*”. Este trabajo se encuentra en Google.

#### ***IV. Sociedades científicas***

Las Sociedades de Genética y de Evolución de Chile han jugado un rol fundamental en el desarrollo e historia de la evolución en nuestro país.

##### **Sociedad de Genética de Chile (SOCHIGEN)**

El desarrollo de la evolución en Chile está desde sus inicios, fuertemente relacionada a la Sociedad de Genética de Chile y a su principal fundador, el profesor Danko Brncic Juricic (1922 – 1998), quien en 1964, junto con otros destacados genetistas, funda esta sociedad científica, siendo su primer Presidente. El principal objetivo de SOCHIGEN es ayudar al progreso y estímulo de la investigación, docencia y difusión de la genética, cuyas áreas principales de desarrollo son: la genética humana, animal, vegetal y de microorganismos acuáticos y terrestres.

El profesor Brncic creó la primera cátedra de Genética a nivel universitario en Chile, así como la primera cátedra de Evolución Orgánica en la Facultad de Filosofía y Educación de la Universidad de Chile.

### Sociedad de Evolución de Chile (SOCEVOL)

Fundada el año 2006, tiene como objetivo promover el estudio científico de las diversas áreas relacionadas con la evolución orgánica en el país. Sus misiones fundamentales son: 1) facilitar el entendimiento de la biología evolutiva en las diversas esferas de la sociedad chilena, 2) transmitir aquel conocimiento hacia la enseñanza básica y media, y 3) constituir una opinión legítima sobre problemas contingentes cuando sea necesario.

### V. Respecto de textos/libros

Varios son los textos/libros que se han escrito sobre evolución, algunos generales de difusión sin descuidar la rigurosidad, y otros en que han sido convocados especialistas investigadores en el tema.

*Darwin en Chile (1832 – 1835). Viaje de un naturalista alrededor del mundo.* D. Yudilevich y E. Castro. Un excelente libro sobre el paso de Darwin por Chile. Editorial Universitaria, 1995.

El paso de Darwin por Chile corresponde al de un investigador que recolectó material zoológico, botánico y mineral. Considera/describe eventos geográficos, climatológicos y paisajes, y también describe oficios, costumbres y vestimentas de la población chilena de las diferentes clases sociales.

En palabras de los editores (Yudilevich – Castro), “... casi cien ilustraciones acompañan al texto y, entre ellas, hay pinturas, grabados y dibujos de la época, cuyos autores fueron los artistas o tripulantes de la Beagle, así como otros artistas y viajeros que recorrieron Chile...”

Se sugiere que los profesores organicen a sus estudiantes preparando presentaciones de dos o tres temas tratados en cada capítulo: Cap. 1: Tierra del Fuego; Cap. 2: Tierras costeras del estrecho de Magallanes; Cap. 3: Chile Central; Cap. 4: Chiloé y las Islas Chonos; Cap. 5: Chiloé y Concepción. Gran terremoto; Cap.6: Paso de la Cordillera; y Cap. 7: Chile Septentrional y Perú.

*Alexander von Humboldt. Mi viaje por el Camino del Inca (1801–1802).* Antología. Edición y prólogo por David Yudilevich, año 2004. El libro es una antología en que los textos han sido seleccionados con el objetivo de “reconstruir” cronológicamente el viaje de Alexander von Humboldt por el interior de América del Sur entre los años 1801–1802, siguiendo el Camino del Inca. Se recoge la experiencia de Humboldt por el sur de América: Colom-

bia, Ecuador y Perú. El texto tiene bellas ilustraciones, que renombrados artistas hicieron basados en los bosquejos que el sabio naturalista alemán realizó durante su célebre viaje americano, y extraídos de dos de sus más notables obras (además de su diario): *Vistas de las cordilleras y monumentos de los pueblos indígenas de América* (París, 1810) y *Cuadros de la naturaleza* (Berlín, 1849) .

**“Elementos de Biología Celular y Genética”**. 2<sup>da</sup> ed. A. E. Spotorno y G. Hoecker (eds.). 368 pp. Texto universitario para cursos de Biología de la Facultad de Medicina de la U. de Chile. Contiene un capítulo sobre **“Teorías de la evolución”**, pp. 340–353, y otro sobre **“Evolución humana”**, pp. 354–366, ambos escritos por el profesor A. Spotorno.

**“Evolución, 8° Básico”**. Libro de Preparación de Clases. Ministerio de Educación, República de Chile, Universidad de Chile, Programa Educación en Ciencias basado en la Indagación (ECBI). Ed. Valente, Santiago. 162 pp. de los autores López, P. y A. E. Spotorno. 2007. Contiene buen material de apoyo para los profesores. Está acompañado por las guías para el estudiante, también publicadas en **“Evolución, 8° Básico”**. Libro del Estudiante. López, P. y A. E. Spotorno. 2007. Ministerio de Educación, República de Chile, Universidad de Chile, Programa Educación en Ciencias basado en la Indagación (ECBI). Ed. Valente, Santiago. 84 pp.

*“Evolución, el curso de la vida”*, del profesor e investigador de la Universidad Austral de Chile Milton H. Gallardo. Editorial Médica Panamericana 2011. Comprende capítulos generales, clásicos y aspectos moleculares respecto de los temas más significativos de la evolución. Véase el capítulo 1 “Germinación de una idea”, pág. 29 a 41, en que desarrolla los temas: ideas predarwinianas, las ideas de Charles Darwin, el contexto histórico de su época y las evidencias de la evolución.

*“Darwin y la Evolución, avances en la Universidad de Chile”*, de los editores Alberto Veloso y Ángel Spotorno, recoge las ponencias realizadas en la Casa Central de la Universidad de Chile el año 2009 “Encuentro Darwin 200 años Universidad de Chile”. El libro está organizado en tres grandes partes: Parte I: Teoría de la evolución y su desarrollo; Parte II: Muestra de líneas de Investigación: adaptación y conducta; Parte III: Observaciones y vigencia de problemas trazados por Charles Darwin. Este libro ha sido escrito por académicos de la Universidad de Chile e invitados de las universidades de Cleveland. Ohio, USA, American Museum of Natural History Nueva York, USA y University of California, USA

## VI. Cursos de evolución

Las más importantes universidades del país dictan cursos de evolución, principalmente en las carreras de licenciaturas y pedagogías en biología.

Dos cursos que no corresponden a los más tradicionales de la enseñanza de la evolución serán comentados en este capítulo:

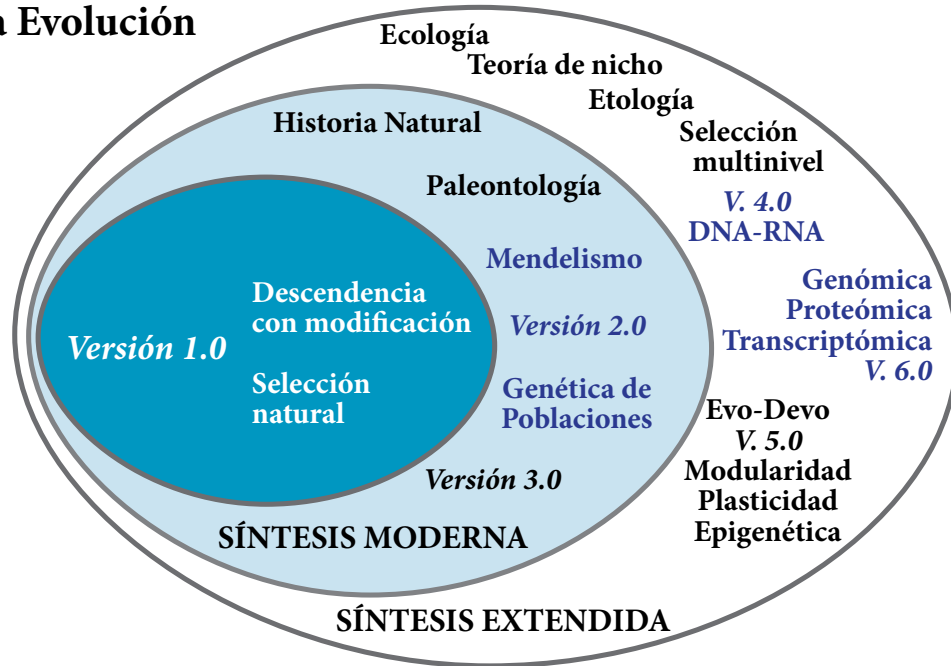
Curso de evolución para estudiantes de medicina de la Universidad de Chile. “**Medicina evolucionaria**”. (aspotorn@med.uchile.cl). Este curso fue diseñado e implementado por el Prof. Ángel Spotorno, y es obligatorio en el curriculum de la Carrera de Medicina desde el año 2002. El objetivo más general con que el estudiante debe terminar este curso es “ser capaz de evaluar la naturaleza biológica de la especie humana en el contexto de su origen, evolución y ecología pleistocénica y actual, analizar la adaptación del cuerpo humano y sus implicaciones biomédicas desde la Medicina Evolucionaria”.

Este curso tiene tres unidades lectivas. Unidad I: Genética de poblaciones y evolución; Unidad II: Evolución humana; Unidad III. Medicina evolucionaria. Cada una de estas unidades es discutida en seminarios con grupos de 25 estudiantes, cada grupo a cargo de un profesor ayudante. En los seminarios se tratan temas como: Panmixia en las población chilena estimada mediante análisis de grupos sanguíneos del sistema ABO; Parto y selección natural de neonatos homínidos; El color de la piel ¿simple diversidad o adaptación?; Citogenética comparada de homínidos; Construcción de filogenias moleculares; La neotenia como factor evolutivo en homínidos; Paleopatología en poblaciones humanas; Evolución cultural y biológica: tolerancia a la lactosa; Enfermedades de la civilización: enfoque evolutivo; y Evolución del cerebro humano por neotenia molecular.(Otros detalles en Spotorno 2011. “A brief overview of the development of an Evolution course for medical students at the Universidad de Chile”. The Evolution and Medicine Review, R. Nesse (Ed.). October 27, disponible en [The Evolution & Medicine Review](#))

Curso de evolución para estudiantes de Séptimo Básico: “**Origen y evolución de los seres vivos**”. (jnavarro@med.uchile.cl). Este curso del profesor José Navarro B., ha sido especialmente diseñado para estudiantes de Séptimo Básico que participan de la Escuela de Invierno que se realiza en la Facultad de Ingeniería de la Universidad de Chile. El curso se centra en abordar en forma integrada “la evolución del universo y las condiciones favorables del planeta Tierra que permiten que ocurra el origen y evolución de los seres vivo”. Metodológicamente el trabajo es esencialmente práctico, basado en el desarrollo de conceptos e ideas claves desde el punto de vista físico, químico y biológico, para entender las teorías del origen de la vida, la biodiversidad y la explicación de ésta mediante la teoría de la evolución de Darwin y Wallace, como soporte biológico para comprender la especiación del linaje de Póngidos, *Australophitecus* y de *Homo*, que culmina con la evolución cultural. Cada unidad temática comprende una breve introducción y preguntas de conocimiento previo, una segunda parte en que se desarrollan las actividades esencialmente prácticas y termina con preguntas integrativas de cierre y un Anexo. Las unidad temáticas son: 1) ¿Qué es el cono-

cimiento?; 2) Origen de los seres vivos; 3) Ciclos reproductivos: Mitosis y meiosis; 4) Evolución de los équidos; 5) Selección natural y artificial; 6) Estructura y función de la moléculas fundamentales de la vida; 7) Comparaciones morfológicas, de hábitat, tróficas y culturales entre Póngidos, *Australopithecus* y *Homo*; y 8) Evolución de los cráneos de Homínidos.

### Las versiones integrativas de la Evolución



**Figura 1.** Teorías y leyes de la evolución integradas en distintas versiones (nomenclatura de versiones según Ureta 2012; mod. de Pigliuci 2009).

### VII. Teorías y leyes de la evolución integradas

Últimamente se ha realizado una interesante y didáctica síntesis de la teoría evolutiva, integrando los más importantes hitos desde la publicación del libro de Darwin (1859) hasta la Síntesis Extendida (2000 en adelante).

El profesor e investigador Tito Ureta escribe un excelente resumen de estas versiones/hitos, en el Capítulo 5: La creciente molecularización de las explicaciones evolutivas. Lo que Darwin no podía saber, en “Darwin y la Evolución, aportes en la Universidad de Chile”. Editores Alberto Veloso – Ángel Spotorno. Editorial Universitaria 2011 (ya mencionado en este *e-book*).

En otro libro, Capítulo 16: Genética, Evolución y Evolución humana, en “Genética Humana”, Soledad Berrios editora, Editorial Mediterráneo (en prensa), el Prof. Ángel Spotorno

representa gráficamente (Fig. 1) la propuesta de T. Ureta mediante círculos concéntricos que van incluyendo integrativamente los conceptos fundamentales de la evolución en siete niveles o versiones (ya mencionado en este *e-book*). También ilustra con ejemplos, la aplicación de cada una de estas versiones a la evolución de la especie humana.

Por su interés, actualidad y proyección, un resumen de estas versiones/hitos se desarrolla a continuación:

**Versión 1.0:** La teoría de la Evolución. Contiene las dos teorías principales de Darwin: La Teoría de la Descendencia con Modificación y la Teoría de la Selección Natural. Ambas se basan en observaciones empíricas: la primera en observaciones de campo y rigurosos experimentos dirigidos equivalentes a lo observado en el campo (mirada histórica o descriptiva), y la segunda es la explicación del mecanismo que da cuenta de la diversidad observada y la formación de las especies (mirada causal o mecanística).

**Versión 2.0:** Redescubrimiento de las Leyes (principios) de Mendel, su extensión a la genética de poblaciones y la teoría cromosómica de la herencia. La explicación del comportamiento de un carácter con dos alternativas de expresión (por ej. semillas lisas y rugosas) en una  $F_2$ , se basa en el Primer Principio Mendeliano “Los determinantes van de a pares y segregan al formar gametos”, lo que equivale al comportamiento de los cromosomas en la meiosis. Los cromosomas van de a pares (homólogos) y segregan al formar gametos (anafase I). Uniéndose de esta manera la explicación mendeliana de la existencia de unidades heredables (partículas, determinantes) con estructuras visibles que son parte material de las células, y ubicadas en los núcleos de éstas (cromosomas).

**Versión 3.0:** La síntesis moderna (Neodarwinismo, década 30–50 del siglo XX) integra varias disciplinas: paleontología, taxonomía, genética, ecología, y conecta la micro evolución (al nivel de especies) y la macro evolución (sobre el nivel de las especies), dándole una forma más robusta y coherente a la teoría de la evolución.

**Versión 4.0:** Evolución molecular: ADN-ARN. El descubrimiento de macromoléculas como el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN) y su relación con la síntesis de proteínas, desentraña la estructura y función de las moléculas que contienen y transmiten la información genética y su expresión en la síntesis de proteínas. Watson, Crick, Wilkins y Franklin respondieron la pregunta ¿Qué es un **gen**?, pregunta y respuesta ya esbozada por T.H. Morgan en su discurso Nobel de 1934.

La esencia de la evolución está basada tanto en la constancia en la transmisión de los caracteres (conservación), como en la variabilidad en éstos (mutación). La molécula de ADN, organizada con una doble cadena formada por 4 bases nitrogenadas (adenina- timina; ci-



tosina-guanina) apareadas por complementariedad y en posición antiparalela, contiene a lo largo de ella, en su secuencia, la información (genes) para los caracteres y la transmisión a las descendencia mediante el mecanismo de replicación semiconservativa.

**Versión 5.0:** Evo-devo. Evolución y desarrollo o biología evolutiva del desarrollo. Goldschmit, ya en 1945, plantea que “la evolución consiste en cambios hereditarios en el desarrollo”.

La evo-devo “intenta comparar los procesos del desarrollo de diferentes organismos para determinar las relaciones filogenéticas y entender como la forma orgánica evoluciona, siendo la evolución el cambio en los procesos de desarrollo, considerando multidisciplinariamente la biología y genética del desarrollo, la genética evolutiva, la sistemática, anatomía comparada, paleontología y ecología” (Cap. 12 Evolución y desarrollo, Gonzalo Collado, en este libro)

**Versión 6.0:** Genómica, proteómica y transcriptómica:

Genómica: es el conjunto de disciplinas y técnicas dedicadas al estudio integral del funcionamiento, el contenido, el origen y evolución de los genomas. Se destaca el estudio comparativo entre los genomas de diferentes especies modelos secuenciadas (**Procariotas:** *Buchnera species*, *Haemophilus influenzae*, *Helicobacter pylori*, *Mycoplasma pneumoniae*, *Staphylococcus aureus*; **Eucariotas:** *Saccharomyces cerevisiae*, *Caenorhabditis elegans*, *Drosophila melanogaster*, *Dario rerio*, *Mus musculus*, *Ratus norvegicus*, *Homo sapiens*).

Si nos referimos a *Homo*, la genómica considera el total del genoma humano, comprendido en las 23 secuencias de ADN de la célula no divisional, equivalente a los 22 pares de cromosomas autosómicos más ambos pares de cromosomas sexuales (XX y XY). Este genoma contiene aproximadamente 3200 millones de pares de bases, con 20.000 a 25.000 genes estructurales, transcriptibles o codificantes para productos específicos.

Proteómica: La secuencia de ADN que conforma el Genoma humano contiene codificada la información necesaria para la expresión altamente coordinada y adaptada al ambiente del conjunto de las proteínas (proteómica), como las principales biomoléculas estructurales, enzimáticas, efectoras, metabólicas, reguladoras, señalizadoras, organizadas en enormes redes funcionales de interacciones.

Transcriptómica: Estudia que parte del genoma es transcrito a ARNm expresado en cada tipo celular en un momento particular de la célula, por lo tanto comprende el estudio global de los ARN (mensajero, transferencia, ribosomal, interferencia y mitocondrial).

**Versión 7.0:** La síntesis extendida: además de las bases evolutivas consideradas en las

seis versiones anteriormente expuestas, investigaciones recientes proponen incorporar /considerar también las conductas y culturas humanas, sin dejar de tener en cuenta las disciplinas de la humanidades.

### *VIII. La dificultad de enseñar evolución biológica*

Las disciplinas que integran la ciencia de la Biología están reunidas en tres grandes teorías: T. celular, T. cromosómica de la herencia y T. de la evolución, siendo esta última la más general e incluso inclusiva de las otras dos. Esta última presenta grandes desafíos para ser enseñada y aprendida. En este último acápite se listan algunas de estas dificultades. Para un análisis detallado, ver el trabajo de Manuel Tamayo Hurtado “Dificultades de la enseñanza de la evolución biológica”, Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE). Este trabajo se encuentra en Google.

- Los estudiantes manifiestan numerosas concepciones erróneas sobre la evolución.
- Muchos textos de estudio presenta contenidos inexactos o poco precisos.
- Los estudiantes y muchos no especialistas consideran a la evolución biológica como un cambio asociado a progreso, mejoramiento y crecimiento, como una escala, con los virus en el inicio y los seres humanos al final.
- Se emplean términos como “más evolucionados” o “más primitivos”, sin colocarlos en el contexto apropiado, entre otras muchas tendencias, las que pueden ser religiosas, sociales, históricas.
- Se habla de la evolución en términos teleológicos, colocando al ser humano como un referente de la perfección.
- Una importante dificultad para entender el mecanismo evolutivo (selección natural) deriva de nociones inadecuadas de genética.
- Se entiende la “mutación” como cualquier cambio de un ser vivo. También se asocia con anormalidad, con defecto, más que con diversidad, adaptación y evolución.
- En lenguaje habitual común, el término “natural” (selección natural) se refiere a un estado previo a la intervención humana, o excluida su intervención.
- Llamar a la selección natural metafóricamente “lucha por la existencia” o “lucha por la vida”, tiene un sentido de contienda, disputa o competencia agresiva que tergiversa el concepto darwiniano.
- Se acepta que las especies tengan una existencia real, pero es menos claro definir que es una especie.
- Cuando se explica la selección natural, la deriva génica, la extinción, o las mutaciones, debe manejarse claramente el concepto de azar.

- Algunos textos confunden paleontología con arqueología, y manifiestan que la antigüedad de los fósiles se determina mediante el carbono 14.
- Diferentes significados en el lenguaje científico y común de palabras como “causa”, “propósito”, “diseño” y “azar”, lo que suele exacerbar el antievolucionismo.
- A los términos “diseño” y “propósito” se les da connotaciones teleológicas, de causas sobrenaturales.
- La evolución biológica se presenta como una “teoría”, lo cual es correcto, pero la palabra teoría se utiliza incorrectamente, significando “especulación, conjetura o suposición” no comprobada o incluso no comprobable.

## CONCLUSIONES

La historia del desarrollo de la enseñanza de las diferentes asignaturas en Chile tiene que ver con lo que ha sido la educación pública, garante de las mallas curriculares de la educación básica y media/secundaria, en la cual la enseñanza de la evolución en una asignatura más, y que ha pasado por los avatares presentados en el Desarrollo de este capítulo.

El tema central de la enseñanza parvularia, básica, secundaria, técnico profesional y universitaria es qué entendemos por “educación pública”:

Se entiende por “**educación pública**” al sistema nacional educativo de cada país, responsable de la planificación, supervisión y ejecución directa de planes y programas para los distintos niveles educacionales de responsabilidad del estado y el gobierno correspondiente que la pone en práctica, según las orientaciones filosóficas, religiosas, sociales y políticas.

El objetivo de la educación pública es la accesibilidad de toda la población a la educación, que debe ser equitativa, de calidad y financiada por el estado.

En Chile desde la época de la dictadura cívico-militar la educación está en manos de las municipalidades, existiendo los establecimientos educacionales municipalizados (financiados por el estado) y particulares subvencionados [a cargo de un sostenedor particular, pagado por el Estado con dinero recaudado a todos los chilenos(as)].

La educación pública debe :

- Cautelar la asistencia obligatoria de los estudiantes. En Chile deben completar obligatoriamente la enseñanza Secundaria (hasta cuarto medio)
- Certificar a los profesores y los planes de estudio.

La educación pública en Chile está amenazada por la imposición económica neoliberal, avalada por la última constitución del estado, maquillada al cambiar la Ley Orgánica Cons-

titucional de Educación (LOCE) por la Ley General de Educación (LGE). Cada vez más liceos públicos se cierran por razones económicas y políticas que afectan la enseñanza de las diferentes asignaturas.

## **AGRADECIMIENTOS**

El autor agradece al profesor Ángel Spotorno por la lectura y sugerencias realizadas a este capítulo.

## **GLOSARIO**

Los editores consideraron que en este capítulo no es necesario un Glosario.

## **BIBLIOGRAFÍA**

Los dos principales trabajos a que hace referencia este capítulo con sus respectivas bibliografías son:

**Tamayo Hurtado M. & F. González.** 2005. La enseñanza de la Evolución en Chile: Una historia de conflictos documentada en textos de estudio. VII Congreso Enseñanza de las Ciencias. pp. 1-5.

**Tamayo Hurtado M.** Dificultades en la enseñanza de la evolución biológica

Ambas publicaciones se encuentran disponibles en internet.

Sección II

---

*Microevolución*

# Adaptación y selección natural

---

*Rodrigo Medel*

Departamento de Ciencias Ecológicas,  
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

**Palabras claves:** rasgo cuantitativo, alelo aditivo, dominancia, adecuación biológica, fenotipo, varianza fenotípica, selección fenotípica, heredabilidad, coeficiente de selección, respuesta evolutiva a la selección.

## INTRODUCCIÓN

Una de las características más conspicuas de la vida en la Tierra es la enorme diversidad de fenotipos desplegada desde sus orígenes, hace c. 3,6 mil millones de años. Esta variación es lo que llamó la atención de los primeros naturalistas, quienes postularon diversas prototeorías de evolución para dar cuenta del fenómeno (Larson 2004). Solamente después de la contribución conjunta de Darwin y Wallace a la Sociedad Linneana en 1858, la comunidad científica comenzó a interpretar de manera coherente la diversidad de la vida, tanto en su despliegue histórico como en su expresión contemporánea. Sin embargo, aún cuando Darwin y Wallace propusieron un poderoso mecanismo capaz de explicar la diversificación de los organismos en la Tierra, por el hecho de desconocerse en ese entonces los mecanismos de la herencia no fué posible efectuar avanzar más allá de descripciones fenomenológicas de la selección y efectuar predicciones específicas relativas a la dirección seguida por la evolución en poblaciones naturales. La consolidación del Darwinismo/Wallacismo una vez desarrollada la genética de poblaciones a comienzos del siglo XX,

derivó en la Síntesis Moderna donde las diversas perspectivas naturalistas fueron unificadas bajo un marco evolutivo integrador de amplia cobertura. Desde entonces, las evidencias para la evolución han incrementado en cobertura y profundidad, siendo actualmente ya casi un lugar común el demostrar la pertinencia de la Teoría de Darwin/Wallace para dar cuenta, al menos en parte, del cambio evolutivo en las poblaciones naturales. Sin embargo, debieron transcurrir 130 años para contar con un desarrollo conceptual y metodológico que permitiera no sólo describir el cambio evolutivo en poblaciones y especies sino también efectuar predicciones razonables respecto a los cambios evolutivos esperados en escenarios naturales. Sólo desde mediados de la década de 1980, es que contamos con procedimientos estadísticos capaces de explicar y predecir el cambio evolutivo. Gracias a la vinculación formal de elementos de la genética cuantitativa con metodologías de campo es que actualmente contamos con una batería de procedimientos robustos que permiten estimar la fuerza, dirección y forma de la selección natural y predecir no sólo la ocurrencia de cambio evolutivo entre generaciones sino la magnitud y direccionalidad del cambio entre generaciones. Es así como se ha acumulado hasta la fecha una gran masa de información que nos permite examinar la manera en que diversos agentes selectivos son capaces de moldear el cambio evolutivo de las poblaciones y la velocidad con la que ocurren tales cambios (ver revisión en Kingsolver & Pfenning 2007).

El concepto de selección es amplio e incluye todos los casos en que un número de entidades es escogido de un conjunto mayor de entidades de las cuales la fracción escogida forma parte. La **selección natural** (SN desde aquí en adelante) es un tipo particular de selección que ocurre de manera no teleológica en las poblaciones naturales. A diferencia de la selección artificial, donde la selección es ejecutada por el ser humano con algún propósito, usualmente mejoramiento genético para fines productivos, la SN es “ciega” en el proceso. Esto significa que no admite intencionalidad, dirección ni progreso, sino que ocurre de manera necesaria cuando se verifican las siguientes premisas:

- i. Existencia de **variación fenotípica** (**V<sub>p</sub>**) entre los individuos que componen una población,
- ii. Existencia de variación en la sobrevivencia y/o reproducción (**adecuación biológica**, **W** desde aquí en adelante) de los individuos, y
- iii. Existencia de una relación funcional consistente entre el **fenotipo P** y la **adecuación W** entre los individuos de la población.

Cuando se satisfacen estas tres premisas ocurrirá necesariamente SN. De esta definición se desprende que es el fenotipo (no solo caracteres de la morfología externa) de cada organismo el que puede ser más o menos adecuado a un ambiente determinado. De una manera algo más formal, decimos que la adecuación de aquel individuo puede ser igual, mayor o menor que el promedio de las adecuaciones de todos los individuos de la población.

Esta definición es importante ya que permite expresar la adecuación individual en relación al resto de la población y al mismo tiempo posibilita examinar el potencial evolutivo de la población mediante la variación en la adecuación relativa de los individuos de la población. Dicho de otra manera, es esta variación en adecuación la que finalmente informará sobre la velocidad con la que puede ocurrir la evolución en la población (Teorema Fundamental de la Selección Natural, Fisher 1930).

El objetivo de este capítulo es presentar de manera resumida y didáctica los fundamentos conceptuales y la maquinaria metodológica actualmente en uso para análisis de SN y RESN, (Respuesta evolutiva a la selección se discute en página 20) ilustrando en lo posible los conceptos con ejemplos de la biota chilena. Por simplicidad, en algunas secciones se pondrá énfasis en el proceso evolutivo de un sólo rasgo, es decir evolución univariada, teniendo en mente que fenómenos de interacción genética y pleiotropía hacen más realista los análisis de evolución multivariada, es decir, de la evolución de conjuntos de rasgos a lo largo del tiempo.

## DESARROLLO

### *Rasgos cuantitativos, alelos aditivos y dominancia*

Como se ha indicado previamente, actualmente es posible predecir el resultado de la selección artificial sobre caracteres de interés económico. Al mismo tiempo, es posible conocer la manera en que la selección actúa en poblaciones naturales y predecir su impacto fenotípico a lo largo del tiempo. Pero, ¿cómo podemos interpretar el efecto de la selección actuando sobre un rasgo? Para ello, necesitamos saber que los rasgos de variación continua, tales como la altura, el color, entre muchos otros, son expresión de múltiples loci y de efectos del ambiente, es decir resultan de la acción de muchos genes en un ambiente determinado. Examinemos un modelo simple del efecto de unos pocos loci sobre un fenotipo P,

$$P = \mu + g_1 + g_2 + g_3 + \dots + g_n + \mu$$

en que  $\mu$  es un punto de partida arbitrario (usualmente el promedio poblacional),  $g_i$  es el efecto del gen  $i$  sobre el fenotipo y  $e$  es un efecto del ambiente. La contribución de cada gen dependerá, a su vez, del efecto que ejercen los estados homocigoto y heterocigoto sobre el fenotipo. Cuando hay varios loci, los efectos de los homocigotos y heterocigotos pueden sumarse, suponiendo que no hay efectos de interacción entre los loci (veremos luego que este supuesto no necesariamente se verifica). Examinemos un ejemplo de 3 loci. Locus 1:

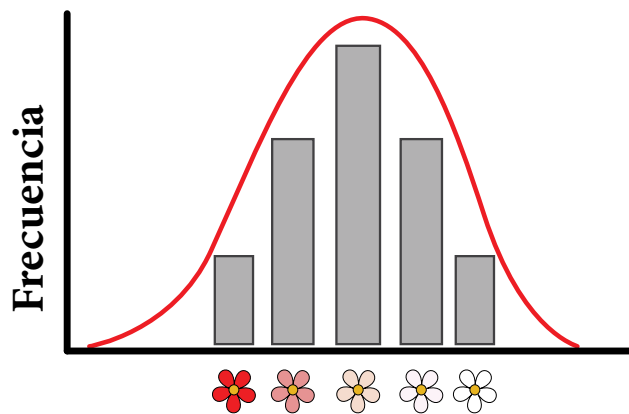
$$P = 4 + \left\{ \begin{array}{lll} 10 & \text{si} & AA \\ 8 & \text{si} & Aa \\ 5 & \text{si} & aa \end{array} \right\} + \left\{ \begin{array}{lll} 5 & \text{si} & BB \\ 4 & \text{si} & Bb \\ 2 & \text{si} & bb \end{array} \right\} + \left\{ \begin{array}{lll} 4 & \text{si} & CC \\ 3 & \text{si} & Cc \\ 0 & \text{si} & cc \end{array} \right\} + \varepsilon$$



AA = 10, Aa = 8, aa = 5; locus 2: BB = 5, Bb = 4, y bb = 2; y locus 3: CC = 4, Cc = 4, cc = 0. El efecto aditivo de los 3 loci sobre el fenotipo P será,

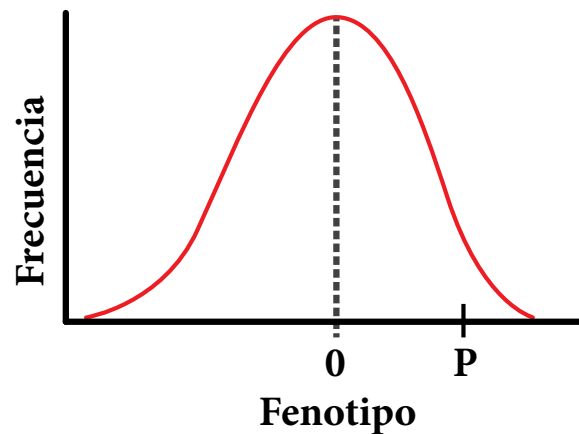
Entonces, un individuo con genotipo AaBBcc tendrá un fenotipo  $P = 4 + 8 + 5 + 0 + e = 17 + \epsilon$ . El mismo ejercicio se puede hacer para los restantes 26 genotipos. El efecto de los homocigotos y heterocigotos está determinado por la dominancia que tengan los alelos en cada locus. Así por ejemplo, se puede ver que en el caso anterior algunos alelos son codominantes, es decir, no hay dominancia de ninguno de ellos en cuanto a sus efectos fenotípicos. Por ejemplo, si A tiene dominancia parcial (o codominancia) con a, B tiene dominancia parcial con b. Sin embargo, también tenemos un efecto de dominancia completa de C sobre c. Imaginemos por un momento que si en vez de 3 loci como en el caso anterior, tenemos ahora 50 loci responsables de la expresión de un rasgo. El resultado es que los individuos de una población serán altamente variables, lo cual es entendible ya que cada variante individual resulta del efecto aditivo de un alto número de alelos, cada uno con su propio sistema de dominancia.

Ahora bien, es importante destacar que si un fenotipo determinado, por ejemplo el color de los pétalos de una flor, es un rasgo poligénico (donde participan varios genes) y hay codominancia en algunos de ellos, la posibilidad de obtener una gradación continua del fenotipo (una variación sutil en el color de los pétalos de plantas) aumenta a medida que aumenta el número de genes que participan en la expresión del rasgo, eventualmente originando una distribución normal debido al Teorema del Límite Central. En el ejemplo de



**Figura 1.** Efecto de la acción poligénica en la expresión de un rasgo fenotípico (color de las flores) sobre la F1.

más abajo, cada planta parental es heterocigota para 2 genes que contribuyen al color de la flor. Al cruzarse los parentales, la F1 contendrá un número variable de alelos de cada tipo, siendo más frecuentes los de tono intermedio rosado y muy poco probables los individuos con flores completamente rojas y blancas.



**Figura 2.** Valor fenotípico P, medido como la distancia al fenotipo promedio (0) en una población con distribución normal.

Este caso ilustra bien lo que ocurre en rasgos poligénicos, en que la acción de varios genes se expresa en una distribución normal de fenotipos. Esta propiedad es muy importante, ya que ahora es posible caracterizar la población mediante estadígrafos propios de la distribución normal, específicamente la media y la varianza, lo cual nos servirá para examinar el cambio de la distribución fenotípica de una población a lo largo del tiempo.

Veamos ahora, cómo podemos caracterizar la varianza fenotípica de la población. Como el valor fenotípico promedio de la F1 es caracterizado en la Fig. 2 con un valor = 0, cada individuo tendrá un fenotipo que se desvía del promedio en P o -P unidades. Por ejemplo, supongamos una población con reproducción sexual en que cada individuo se desvía P unidades del promedio poblacional. Cada parental aportará aleatoriamente uno de sus alelos por locus a la descendencia, generándose en las crías un nuevo genotipo que resulta de la combinación aleatoria de los alelos de los parentales en cada locus. Parte de la desviación P del fenotipo promedio se deberá a la contribución de la madre ( $X_m = 2$ ) y otra provendrá de su padre ( $X_p = -1$ ) y del efecto del ambiente ( $E = 5$ ). El valor fenotípico total de ese individuo será entonces  $P = 6$ . Si repetimos este ejercicio para todos los individuos que componen la población, obtendremos una amplia variación de valores fenotípicos. Lo importante es que cuando el valor poblacional de  $P = 0$ , tanto  $X_m$ ,  $X_p$  como  $E$  serán iguales a 0. Si consideramos las contribuciones de la madre, padre, y del ambiente como variables aleatorias con distribución normal, podemos estimar la varianza de P como

$$Var(P) = Var(X_m) + Var(X_p) + Var(E) + 2COV(X_m, X_p) + 2COV(X_m, E) + 2COV(X_p, E)$$

Si suponemos que  $X_m$ ,  $X_p$  y  $E$  no se encuentran correlacionados, como es el caso cuando las poblaciones son suficientemente grandes o cuando no hay preferencias de los sexos por ciertos microambientes, podemos reducir la ecuación anterior a,

$$Var(P) = Var(X_m) + Var(X_p) + Var(E)$$

$$y$$

$$V_P = V_G + V_E$$

en que  $V_P$  es la varianza fenotípica de la población,  $V_G$  es la varianza genética de la población y  $V_E$  es la varianza atribuible al ambiente. La fracción de la variación fenotípica de la población que es atribuible a efectos genéticos puede entonces ser expresada como,

$$H^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E} = \frac{V_G}{V_P}$$

a la que llamaremos *heredabilidad en sentido amplio*. Sin embargo, como los genes que dan cuenta de  $V_G$  en la población se manifiestan como efectos genéticos aditivos ( $V_A$ ) (efectos que se pueden sumar en el fenotipo) y efectos de dominancia alélica ( $V_D$ ) (un alelo contribuye más a la expresión de un fenotipo que el otro alelo), podemos expresar la heredabilidad que es atribuible solamente a los alelos aditivos, haciendo despreciables los efectos de dominancia como,

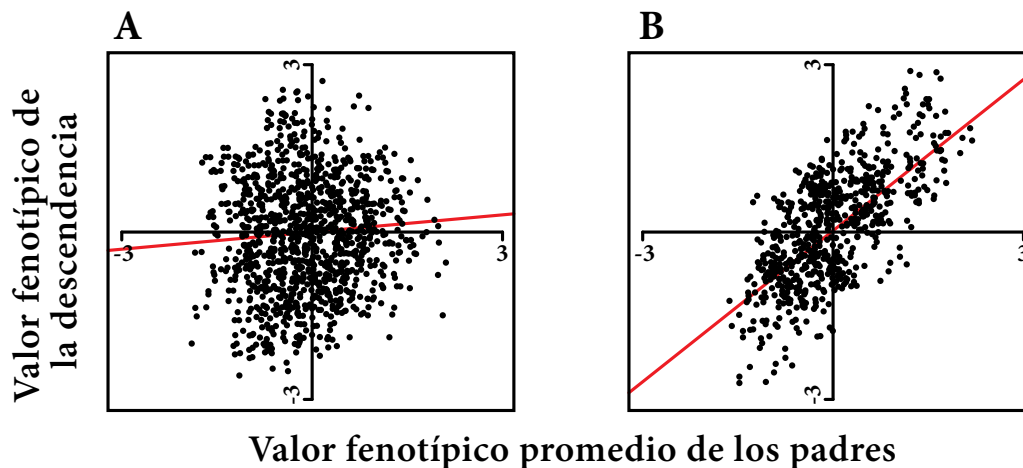
$$h^2 = \frac{V_A}{V_A + V_D + V_E} = \frac{V_A}{V_P}$$

Este parámetro se denomina *heredabilidad en sentido restringido*, y nos da información de la proporción de la variación fenotípica de la población ( $V_P$ ) que depende exclusivamente de la variación atribuible a alelos aditivos. ¿Cuándo usar heredabilidad en sentido amplio o restringido? Se recomienda usar  $H^2$  en especies clonales o con alto nivel de autocompatibilidad en que el genotipo de la descendencia es muy parecido al de los parentales. Cuando la reproducción es sexual con entrecruzamiento, la tasa de evolución de la población es afectada primariamente por la variación genética aditiva por lo que es pertinente usar la heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ).

Como es de esperar, el parecido entre padres e hijos es una función creciente de la varianza genética en la población. En otras palabras, cuando hay una alta varianza genética el parecido entre padres e hijos se debe a que comparten más alelos que cualquier par de individuos en la población tomados al azar. Por el contrario, si hay poca variación genética en la población, padres e hijos se parecerán tanto como cualquier par de individuos tomados al azar. Es importante recordar que la heredabilidad se refiere sólo a variación poblacional, es decir este concepto no tiene relación alguna con el hecho que los rasgos fenotípicos tengan una base genética. Por ejemplo, el hecho que los humanos tengamos dos ojos es sin duda el resultado de determinantes genéticos y de desarrollo. Sin embargo, la heredabilidad de las ojos es virtualmente cero, lo cual significa que no existe potencial para evolucionar más de dos ojos. Algunas veces esto es contraintuitivo ya que se puede pensar que el hecho que el fenotipo no cambie entre generaciones es señal de una alta heredabilidad. Todo lo contrario,

lo que esto indica es que la heredabilidad es muy baja o nula.

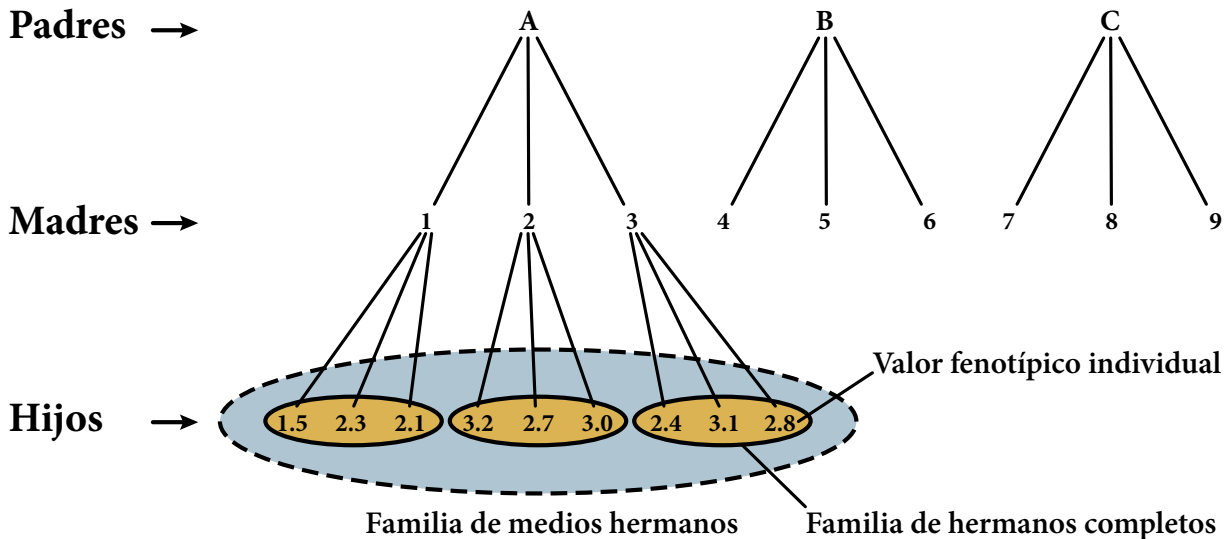
Ahora bien, cómo podemos estimar la heredabilidad?. Existen diversas maneras, una de las cuales es la regresión padre-hijo. Como la heredabilidad proporciona una medida del parecido entre parientes (generalmente entre padres e hijos), es posible medir el rasgo de interés en los padres y su descendencia. Esta relación la podemos expresar como una recta mediante la ecuación  $y = a + bx$ , que da cuenta de la relación entre el valor promedio del rasgo de los padres ( $x$ ) y el valor promedio del rasgo de su descendencia ( $y$ ). La pendiente es la estimación de la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ).



**Figura 3.** Estimación de heredabilidad en sentido amplio mediante regresión padres-hijos. A)  $H^2 = 0.1$ , B)  $H^2 = 0.9$

Por ejemplo si la pendiente es cercana a 0 (Figura 3A), la heredabilidad es muy baja, siendo la mayor parte de la variación fenotípica atribuible a efectos de dominancia alélica, epistasis o del ambiente (incluyendo efectos maternos). Por el contrario, si la pendiente es cercana a 1 (Figura 3B), el valor del rasgo para los descendientes de cada familia es casi igual al promedio del rasgo de sus respectivos padres y prácticamente toda la varianza fenotípica de los padres corresponde a varianza genética aditiva (suponiendo que no hay efectos de cuidado parental ni interacciones genotipo x ambiente). Si la pendiente es 0.5, sólo el 50% de la varianza fenotípica de los padres es varianza genética aditiva. El 50% restante es varianza genética no aditiva (dominancia y epistasis) y varianza ambiental que no contribuyen al parecido entre padres e hijos. Una segunda manera de estimar la heredabilidad se basa en la confección de familias genéticas mediante cruzamientos dirigidos entre los miembros de la población. La ventaja de este procedimiento es que permite cuantificar la fracción de la varianza genética que es aditiva, no aditiva y ambiental. Básicamente, el método consiste en confeccionar familias y lograr un número de descendientes en cada una de ellas. Como los hijos se distribuyen aleatoriamente en el laboratorio o invernadero, la varianza ambiental se distribuye homogéneamente entre los hermanos de cada familia y la varianza genética será

expresada como variación entre las familias. Hay muchos diseños genéticos que se pueden implementar. Sin embargo, uno de los más usados es el de medio hermanos-hermanos completos (Figura 4), el cual permite calcular la varianza genética a partir de la varianza entre los medio hermanos de padres compartidos.



**Figura 4.** Diseño genético cuantitativo de medio hermanos – hermanos completos. (Modificado de Conner & Hartl 2004).

Como el modelo es de naturaleza jerárquica con niveles correspondientes a los padres, madres, y descendencia, es posible atribuir una fracción de la varianza fenotípica total a cada nivel y así obtener los componentes de la varianza. Estos componentes son de gran utilidad ya que permiten estimar la fracción de la varianza que es aditiva y útil para estimar la heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ), además de efectos maternos. Actualmente existen diversos métodos para estimar los componentes de la varianza. En general, dependiendo de la estructura de los datos es posible usar Análisis de Varianza (ANOVA) o métodos más complejos tales como máxima verosimilitud y máxima verosimilitud restringida (REML), cuya descripción excede el objetivo de este capítulo.

### **Selección natural sobre rasgos cuantitativos**

Es pertinente distinguir entre la acción de la selección natural de la existencia de filtros ecológicos en la naturaleza. Mientras la selección natural es un proceso creativo que a través de favorecer ciertos variantes fenotípicos en las poblaciones puede promover su representación en futuras generaciones, el filtro ecológico es excluyente en tanto no permite que algunas especies ocurran en las comunidades, paisajes o regiones geográficas. Consideremos el siguiente ejemplo (ver detalles en Medel *et al.* 2007). La presencia de una especie de planta con flor con alta reflectancia en el rango del color rojo se encuentra asociada a la presencia

de una especie de polinizador con una capacidad de percibir el rango rojo. En otras localidades, donde el polinizador no está presente, las plantas no reflejan el color rojo. Una posible interpretación es que la presencia del polinizador ha promovido la evolución adaptativa del rojo en las poblaciones de plantas. Así tales fenotipos rojos obtendrían beneficios del servicio de polinización. Sin embargo, en ausencia de evidencia que indique lo contrario, no es posible descartar que el polinizador esté presente solamente en lugares donde encuentre plantas que reflejen en rojo. Esta explicación basada en la idea de filtro ecológico es mucho más parsimoniosa que selección natural y debiera ser siempre considerada antes de invocar explicaciones adaptativas (*i.e.*, fundamentadas en la acción de la selección natural).

Conceptualmente la selección actúa sobre la adecuación biológica (*i.e.*, sobre los rasgos directamente asociados a la sobrevivencia y reproducción). Así, el proceso selectivo puede ocurrir a través de dos vías. Primero, a través del componente de mortalidad de la adecuación biológica, como es el caso en que una fracción de la población posee fenotipos que le permiten sobrevivir al ataque por un depredador (*e.g.*, extremidades posteriores largas en conejos que les permiten escapar de los zorros). Segundo, a través del componente reproductivo de la adecuación en que una fracción de la población (aquella que posee el rasgo fenotípico) se reproduce más exitosamente que otra, propagando sus alelos en mayor proporción que los que carecen del rasgo o lo presentan de manera sub-óptima. En casos extremos las diferencias en reproducción entre los individuos de una población pueden ser dramáticas, como cuando una fracción de la población deja completamente de reproducirse. Como es intuitivo, la contribución genética a la siguiente generación de los individuos que se logran reproducir será muy alta respecto a los que no se reproducen, lo cual les permite transferir su genotipo a las siguientes generaciones.

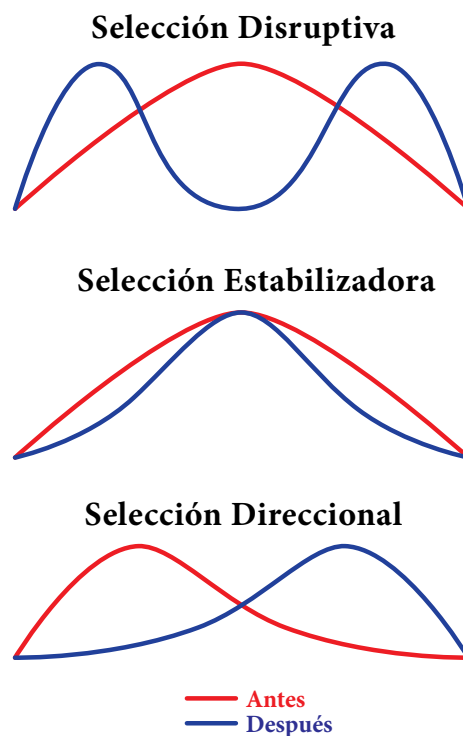
Si bien los organismos seleccionados transmiten su genotipo en mayor proporción que los no seleccionados, la selección no actúa directamente sobre los genotipos sino sobre sus rasgos fenotípicos, que es la interface en que el organismo se relaciona con el ambiente. Por consiguiente, lo que importa es indagar si tales rasgos orgánicos se correlacionan con la sobrevivencia o la reproducción. Este fenómeno se evalúa constantemente en cada generación y es allí donde se expresa una eventual diferencia entre los organismos. Por ejemplo, si una especie de arbusto se reproduce 10 años en su vida, habrá 10 instancias en que el ambiente estará “evaluando” alguna correlación entre algún rasgo orgánico y la adecuación del arbusto. Puede ocurrir que en 9 años no ocurra absolutamente nada. Sin embargo, si en un año ocurre una intensa sequía, es probable que los arbustos que emiten raíces más profundas sean beneficiados ya que podrán acceder a capas freáticas más profundas. De este modo, esos organismos podrán sobrevivir a la sequía y reproducirse exitosamente transfiriendo así su genotipo a la siguiente generación. Este mecanismo se llama también *selección fenotípica* y como se puede ver en el ejemplo anterior, ocurre intra-generacionalmente. Al

respecto, es pertinente distinguir dos aproximaciones. Primero, es posible evaluar la selección (correlación fenotipo – adecuación) sobre cualquier rasgo y así identificar aquellos que son blanco de la selección. Por carecer de hipótesis relacionadas con la funcionalidad de los caracteres, esta aproximación es de tipo “caja negra” y generalmente incluye explicaciones *a posteriori* y algo *ad hoc* respecto a la funcionalidad de los rasgos bajo selección. Segundo, es posible plantear una hipótesis *a priori* sobre el valor adaptativo de algún rasgo en un ambiente determinado. Bajo esta aproximación, el valor funcional del rasgo debiera ser la hipótesis a investigar y su puesta a prueba consiste en la puesta a prueba de la selección sobre el rasgo hipotéticamente adaptativo. Esta aproximación *a priori* se ajusta de mejor manera a los ideales hipotético-deductivos. Por ejemplo, en presencia de parásitos es esperable que evolucione alguna defensa morfológica, fisiológica, o conductual de los hospederos que impida el establecimiento de parásitos. En este caso diremos que los rasgos defensivos evolucionan por selección-mediada por parásitos. La defensa de los hospederos puede tener un valor adaptativo ya que podría reducir la infección o el impacto en adecuación del parásito sobre los hospederos. De lo que se trata entonces es de indagar de qué manera el parásito a través de su impacto diferencial sobre los hospederos promueve el éxito de los individuos que cuentan con la defensa (*e.g.*, ver un caso endémico en Chile en Medel 2000, Medel *et al.* 2010). Esto lleva a plantear nuevas hipótesis más profundas que permiten ayudar a comprender los mecanismos subyacentes a la interacción parásito-hospedero y las rutas que ha seguido su evolución o coevoluciona lo largo de miles y millones años. (ver Capítulo VIII Coevolución). Como se puede ver, tanto las aproximaciones *a priori* como *a posteriori* son útiles para la descripción de la SN en poblaciones naturales. Sin embargo, es importante tener en cuenta que ambas aproximaciones consisten en correlaciones fenotipo-adequación, las que por su naturaleza no permiten asignar causalidad inequívocamente. Para demostrar el valor adaptativo de algún carácter en un ambiente determinado es necesario efectuar experimentos manipulativos sobre el rasgo. Por ejemplo, es posible eliminar, reducir la expresión del rasgo, o incluso agregar artificialmente el rasgo a los organismos que componen la población y posteriormente evaluar el efecto de la manipulación experimental sobre la adecuación (*e.g.*, para un ejemplo con orquídeas chilenas ver Cuartas-Domínguez y Medel 2010). Si la remoción del carácter hipotéticamente adaptativo conlleva una caída en adecuación hay muy buenas razones para pensar que el rasgo es adaptativo en ese contexto ecológico. También es posible alterar el efecto del ambiente y así examinar si los fenotipos son más ventajosos en presencia del agente selectivo que en su ausencia (ver ejemplo en Gonzáles *et al.* 2007).

### ***La maquinaria estadística de la selección***

Cuando la selección es importante ésta gatilla diferencias en adecuación entre los miembros de una población. Estas diferencias pueden ser representadas por ciertas funcio-

nes. Así, podemos definir selección lineal para referirnos solamente a selección direccional y selección no lineal para referirnos indistintamente a selección estabilizadora y disruptiva (ver revisión en Brodie *et al.* 1995). Entonces, podemos estimar los parámetros de las funciones lineales y no lineales respectivamente y en el caso de las no lineales decidir si lo que obtenemos es un mínimo o máximo (ver Mitchell-Olds & Shaw 1987). Tales coeficientes de las funciones son denominados *coeficientes de selección* y su signo y magnitud nos proporcionan información del tipo de selección que actúa sobre cada fenotipo. Es necesario señalar que aunque los tres tipos básicos de selección antes mencionados (selección direccional, estabilizadora y disruptiva) son caricaturas relativamente gruesas de lo que ocurre en la realidad, tienen la virtud de simplificar adecuadamente la complejidad con la que actúa la selección en las poblaciones naturales (Fig. 5). Más aún, estas tres categorías no son necesariamente excluyentes entre sí sino que pueden actuar en combinación. Por ejemplo, puede ocurrir selección direccional hasta un cierto límite del rango fenotípico seguido de un componente no lineal. La selección puede adoptar formas incluso multimodales que requieren procedimientos cuantitativos especiales para su visualización e interpretación (*e.g.*, Schluter 1988, ver Figura 8 en este capítulo).



**Figura 5.** Superficies de selección univariada. En rojo se indica la distribución de frecuencias del rasgo en la población inicial. En azul se indica la distribución de la población resultante luego de un evento de selección intrageneracional.

Una de las maneras más frecuentes de cuantificar la selección es a través del diferencial de selección,  $s_i = \text{COV}(z_i, w)$ , en que  $z_i$  es el rasgo fenotípico  $i$  y  $w$  es la adecuación rela-



tiva. El coeficiente estima la fuerza total de la selección actuando sobre el rasgo  $i$ , y puede ser calculado como la covarianza entre el rasgo  $z_i$  y  $w$ . Sin embargo, muchas veces la selección que se presume actúa sobre algún rasgo es un efecto incidental de la selección natural actuando sobre un segundo rasgo, el cual posee una correlación genética con el primero. Este fenómeno, denominado selección multivariada o selección sobre rasgos correlacionados es muy frecuente en la naturaleza. Para separar los efectos directos de la selección actuando sobre un rasgo de los indirectos productos de efectos correlacionados, es necesario particionar la selección neta o total que actúa sobre el carácter focal en sus componentes directos e indirectos (Brodie *et al.* 1995). Para ello es posible usar diversas aproximaciones entre las cuales destaca la aplicación de modelos multivariados de regresión múltiple para variables continuas o discretas de  $w$  (e.g., Lande & Arnold 1983). Estos métodos permiten conocer el efecto directo de la selección, manteniendo todos los otros caracteres constantes. En síntesis, es posible conocer la fuerza y signo de la selección direccional sobre algún fenotipo mediante la estimación del parámetro  $\beta$  en la ecuación (1). Esta simple ecuación de regresión múltiple resulta de dos fuentes.

- a. El desarrollo de la identidad de Price-Robertson para modelos de evolución de fenotipos cuantitativos. La contribución de este desarrollo formal permitió relacionar la manera en que un cambio en el promedio de un rasgo es *mapeado* por un cambio en la adecuación mediante la covarianza entre el rasgo y la adecuación (ver revisión en Lynch & Walsh 1998).
- b. El desarrollo de Lande & Arnold (1983) que integró las estimaciones de selección a períodos de tiempo intrageneracional mediante el uso de análisis de regresión múltiple facilitando la estimación de las contribuciones de diferentes caracteres a la adecuación. Este procedimiento ofrece una manera sencilla de estimar la selección en terreno y además proporciona coeficientes intercambiables con fórmulas genético-cuantitativas para estimar la respuesta evolutiva a la selección.

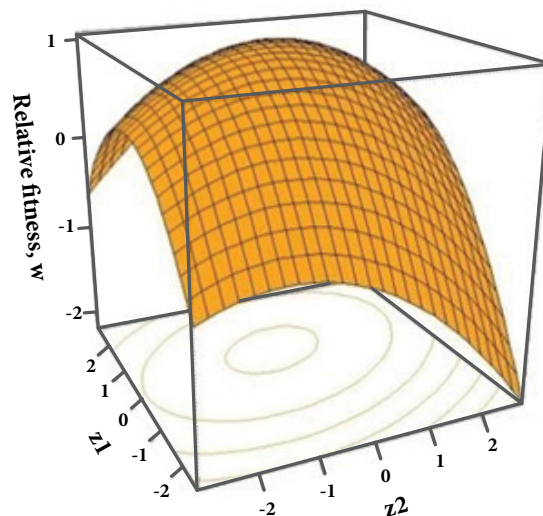
Es posible ahora entonces saber cómo los variantes actuales pueden afectar el fenotipo futuro de la población a través de su contribución genética y fenotípica hacia los futuros padres.

$$w = \alpha + \sum_i^n \beta_i z_i + \varepsilon \quad (1)$$

En esta ecuación se estima la fuerza de la selección direccional sobre el fenotipo  $i$ , excluyendo la selección indirecta a través de otros rasgos correlacionados. Alfa es una constante,  $\beta_i$  representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del rasgo  $z_i$  y  $\varepsilon$  es un término de error. En esta ecuación, el gradiente lineal de selección,  $\beta$ , proporciona información de la dirección y magnitud del cambio esperado después de la selección actual. Para caracterizar el tipo y fuerza de la selección no lineal, debemos recurrir a una forma modificada de la Ecuación 1, que permite describir la naturaleza de la selección sobre las desviaciones cuadráticas de los rasgos.

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i z_i + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \gamma_{ii} z_i^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{i \neq j}^n \gamma_{ij} z_i z_j + \varepsilon \quad (2)$$

En esta ecuación se describe el efecto directo de la selección estabilizadora o disruptiva sobre el rasgo  $z_i$ , mediante el parámetro  $\gamma$ . El parámetro representa la curvatura de la relación funcional entre el rasgo  $z_i$  y  $w$ . Cuando  $\gamma_{ii} < 0$ , la función es cóncava hacia abajo describiendo selección estabilizadora sobre el carácter. Por el contrario, cuando  $\gamma_{ii} > 0$ , hay concavidad hacia arriba lo cual implica selección disruptiva. Los gradientes de selección correlacional,  $\gamma_{ij}$ , indican si hay selección actuando sobre combinaciones de rasgos  $z_i$  y  $z_j$ . Es importante señalar que los gradientes de selección direccional ( $\beta$ ) deben ser estimados solamente desde la Ecuación 1 ya que si  $z_i$  y  $z_i^2$  presentan correlación las estimaciones de los coeficientes pueden ser altamente sesgadas. Es importante señalar que no basta con conocer el signo y magnitud de los coeficientes  $\beta$  y  $\gamma$  para describir la acción de la selección. Es necesario que los coeficientes sean estadísticamente diferentes de la hipótesis nula de ausencia de selección (pendiente = 0). Esto se puede saber ya sea directamente de las tablas de regresión múltiple o del resultado de procesos iterativos con algún estimador no lineal de parámetros. Generalmente los coeficientes de selección son expresados en su forma estandarizada, luego que los rasgos han sido transformados a promedio = 0 y varianza = 1. Esta transformación permite expresar los cambios en unidades de desviación estándar y así comparar la fuerza de la selección entre poblaciones o eventos secuenciales de selección. Por convención los coeficientes de selección estandarizados lineales y no lineales son denominados  $\beta'$  y  $\gamma'$ , respectivamente.



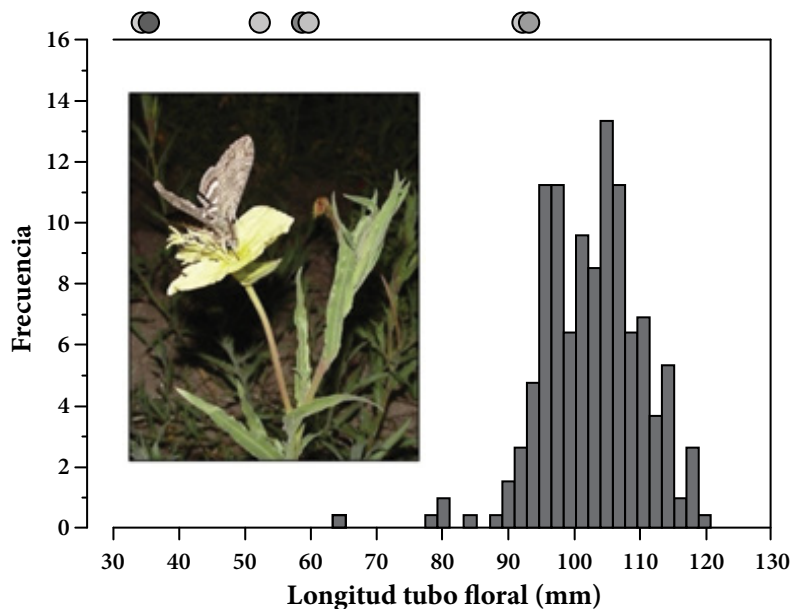
**Figura 6.** Superficie de selección estabilizadora biviada con  $\gamma_{11} < 0$ ,  $\gamma_{22} < 0$  y  $\gamma_{12} > 0$ . Tomado de Steven Arnold (en preparación).

Actualmente, se otorga gran importancia a la selección multivariada (*i.e.*, entre combinaciones de pares de rasgos). Esta información es proporcionada por los coeficientes de

selección cuadrática  $\gamma_{ii}$  y correlacional  $\gamma_{ij}$  en la Ecuación 2. En la Figura 6 se describe una situación en que hay selección estabilizadora multivariada de tipo convexa para dos rasgos,  $z_1$  y  $z_2$ . Aquí la adecuación biológica es representada como puntos en la superficie en función de los rasgos  $z_1$  y  $z_2$ . Esta superficie puede ser proyectada en el plano donde se observa la existencia de un óptimo hacia el centro del piso de la figura con una caída en adecuación desde el óptimo en cualquier dirección.

### Un caso e interpretación: el Don Diego de la Noche y sus polinizadores

*Oenothera affinis* (Onagraceae) es una especie herbácea con una amplia distribución en el sur de Sudamérica. Durante el día las flores se encuentran cerradas, abriendo solamente al atardecer y permaneciendo abiertas hasta la mañana siguiente. Sus flores son polinizadas por lepidópteros esfíngidos, los que introducen su espiritrompa a lo largo del tubo floral y sorben el néctar que se produce en la cámara del néctar en la base del tubo. Esta relación mutual donde el esfíngido obtiene néctar y la planta gana fertilización de sus óvulos (siempre y cuando alguna parte del cuerpo del esfíngido contacte los órganos reproductivos de la flor y transfiera polen de una flora a otra), hace plausible plantear la hipótesis que las plantas deberían elongar su tubo floral hasta asegurar el máximo de fertilización por unidad de visita de esfíngido. Sin embargo, como los tubos florales de las plantas de esta población exceden la longitud de las trompas de los esfíngidos (Figura 7), no hay razón para esperar que la selección promueva plantas con tubos largos.



**Figura 7.** Distribución de longitudes de tubos florales de *Oenothera affinis* en una población Argentina cercana a Córdoba. Círculos sobre el recuadro indica la longitud de las trompas de lepidópteros esfíngidos recolectados en la población. La fotografía inserta muestra un ejemplar de *Manduca sexta* libando néctar de una flor de *O. affinis* (Datos de un trabajo colaborativo entre R. Medel, A. Cocucci y A. Sersic).

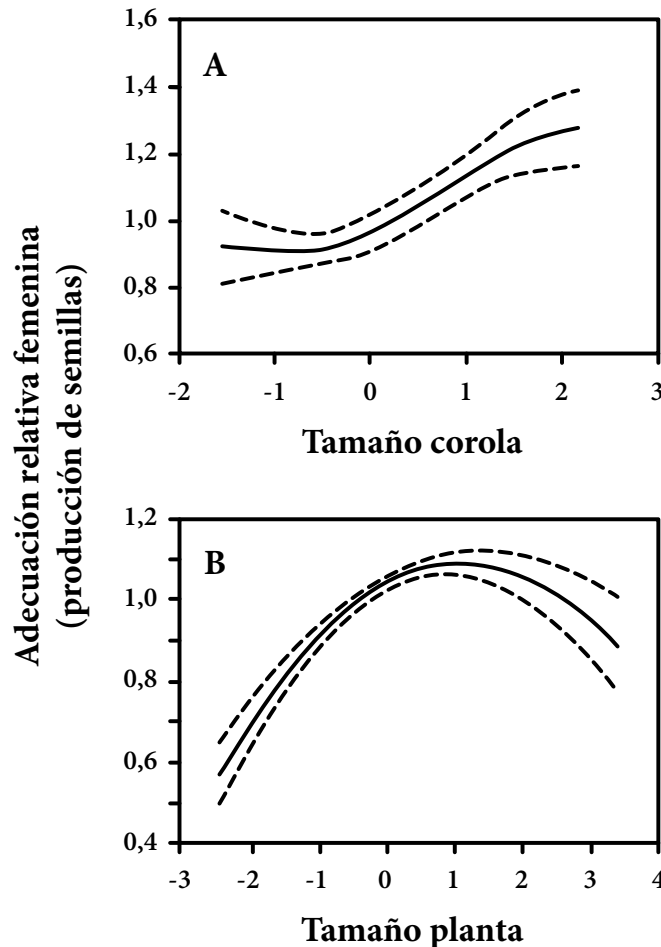
Si los esfíngidos decidieran visitar plantas con un tubo floral más largo que su propia trompa, al momento de libar el néctar, los órganos reproductivos de la flor contactarán necesariamente con el tórax y cabeza del esfíngido. En consecuencia, es perfectamente posible que, al menos desde la perspectiva de la planta, la longitud del tubo floral en la población se encuentre en equilibrio evolutivo, es decir, en un estado tal que la evolución del rasgo haya alcanzado el óptimo para aquel ambiente particular. Sin embargo, desde la perspectiva del polinizador, es posible que se favorezcan aquellos individuos con trompas más largas capaces de alcanzar el fondo del tubo floral. Al examinar la selección impuesta por los esfíngidos sobre el fenotipo floral del Don Diego de la Noche se obtuvo la siguiente tabla.

**Tabla 1.** Coeficientes de selección sobre 4 rasgos de la especie *Oenothera affinis* en una población cercana a Córdoba, Argentina.

Rasgo	S'	$\beta_i'$ (SE)	$\gamma_{ii}$ (SE)	$\gamma_{ij}'$ (SE)		
				Largo Tubo	Número flores	Tamaño planta
Tamaño corola	0,063***	0,042 (0,020)*	-0,142 (0,116)	-0,014 (0,029)	0,012 (0,022)	-0,005 (0,023)
Longitud tubo	0,049**	0,016 (0,019)	-0,098 (0,272)	-	-0,052 (0,031)	0,011 (0,022)
Número flores	0,040*	0,029 (0,018)	-0,007 (0,013)	-	-	0,006 (0,024)
Tamaño planta	0,075***	0,059 (0,019)**	-0,041 (0,014)**	-	-	-

De aquí se puede concluir que la mayor parte de los diferenciales de selección ( $s'$ ) fueron estadísticamente significativos, sugiriendo que la mayoría de los rasgos fueron seleccionados por los esfíngidos en la población de estudio. Sin embargo, tales coeficientes dan información de la selección total recibida por el rasgo, incluyendo selección directa y selección indirecta que ocurre a través de rasgos correlacionados. Al examinar la fuerza de la selección directa actuando sobre los rasgos se observa que solamente el tamaño de la corola y el tamaño de la planta estuvieron bajo la acción directa de la selección. La longitud del tubo floral, tal como se esperaba, no fue blanco de la selección-mediada por polinizadores. Mientras el cambio en el tamaño de la corola puede ser atribuible a la acción de polinizadores esfíngidos, no es claro de qué manera el tamaño de la planta podría ser blanco de la selección. El coeficiente direccional para el tamaño de la corola fue relativamente bajo aunque significativo, lo cual sugiere que los esfíngidos podrían generar (si es que el rasgo posee suficiente heredabilidad) tamaños de corola 0,042 unidades de desviación estándar mayores en la próxima generación que lo observado en la población actual (Figura 8A). Respecto al tamaño de la planta, se observó selección direccional significativa pero también un gradiente no lineal significativo de signo negativo, indicando la existencia de selección de tipo estabilizadora y

una tendencia a disminuir la varianza del rasgo en la próxima generación. Por lo tanto, la expectativa es que los futuros padres sean plantas de mayor tamaño pero menos variables que las plantas actuales (Figura 8B).



**Figura 8.** Superficie de selección sobre (A) el tamaño de la corola y (B) el tamaño de la planta. La línea continua indica las estimaciones promedio de adecuación biológica y las líneas semienteradas indican el intervalo de confianza (95%) en torno a los valores estimados. El intervalo de confianza se estimó mediante un *spline* cúbico.

En este punto es importante diferenciar entre dos términos relacionados pero conceptualmente distintos. El concepto de *selección natural* es distinto de *respuesta evolutiva a la selección natural* (RESN desde aquí en adelante). Esta diferencia es sutil y suele ocasionar muchas confusiones. Mientras la SN da cuenta del *proceso* de selección que ocurre sobre las variantes fenotípicas en una población, fenómeno también llamado *selección fenotípica*, la RESN se refiere a los *efectos* de la selección natural sobre la estructura genotípica y fenotípica de las poblaciones *entre* generaciones. Esta distinción implica que SN y RESN no se deben usar de manera intercambiable. De hecho, es perfectamente posible que la SN no tenga mayor impacto evolutivo en algunos casos. Como podremos ver más adelante, si bien la existencia de SN es condición necesaria para la ocurrencia de RESN, no es suficiente

para su ocurrencia. Para que la SN tenga algún impacto sobre el promedio y variación de los fenotipos entre generaciones es necesario que al menos parte de los fenotipos seleccionados se transmitan en alguna medida a la siguiente generación. Esta fracción que se transmite se cuantifica mediante la *heredabilidad* de los rasgos del fenotipo que nos interesa estudiar. Cada rasgo del fenotipo total tiene su propio valor de heredabilidad, pudiendo algún rasgo ser altamente heredable, es decir con mucho potencial para evolucionar si es que la SN es fuerte, mientras otro rasgo fenotípico de la misma población puede ser muy poco heredable. En este último caso, por muy fuerte que sea la fuerza selectiva, al no haber suficiente variación genética aditiva asociada al rasgo, no habrá RESN. Como hemos visto anteriormente, actualmente existe una robusta metodología estadística para estimar, i) los coeficientes de selección y, ii) los valores de heredabilidad para los rasgos de interés. Conociendo ambos términos es posible efectuar predicciones concretas relacionadas con el cambio fenotípico esperable a través de generaciones. Este cambio suele expresarse como modificaciones en el promedio y varianza en la distribución del fenotipo de interés a lo largo de generaciones sucesivas. Es una curiosidad histórica que hasta hace muy poco tiempo los ejemplos más claros de evolución fenotípica provenían de estudios efectuados por manejadores de cultivos y mejoramiento genético. Aún son relativamente pocos los estudios que combinan ambos aspectos en poblaciones naturales.

Una de las ecuaciones más importantes para estimar la RESN para el caso de un solo rasgo es la *ecuación de los criadores*,

$$R = h^2s \quad (3)$$

A pesar de su gran utilidad y poder predictivo, la limitación de esta ecuación es que da cuenta sólo de evolución univariada, es decir, de un solo rasgo, en circunstancias que el proceso evolutivo es inherentemente multivariado. Para dar solución a este inconveniente es que se implementó una extensión de la ecuación de los criadores (Lande 1979), esta vez considerando un vector  $V$  de gradientes de selección que informan sobre el efecto directo de la selección actuando sobre un conjunto de rasgos. Al mismo tiempo, la heredabilidad del modelo univariado (Ecuación 3), es reemplazado por una matriz  $G$  de parámetros genéticos que representan los valores de heredabilidad de cada uno de los rasgos estudiados y las correspondientes correlaciones genéticas entre todos los rasgos. De este modo, el producto  $V \times G$  proporciona un nuevo vector  $R$  de respuestas a la selección  $\Delta z_i$  para cada uno de los rasgos  $i$  estudiados, considerando los efectos directos ( $G_{ii}\beta_i, G_{jj}\beta_j$ ) e indirectos ( $G_{ji}\beta_i, G_{ij}\beta_j$ ) de la selección sobre el conjunto de caracteres  $i, j$  bajo estudio.

$$\begin{bmatrix} \Delta \bar{z}_1 \\ \Delta \bar{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} \\ G_{12} & G_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11}\beta_1 + G_{12}\beta_2 \\ G_{12}\beta_1 + G_{22}\beta_2 \end{bmatrix} \quad (4)$$