

Report for the ESEB Outreach project

**"Understanding evolutionary biology: an initiative
to improve the teaching of evolution in Chilean
high schools"**

May, 2014.

Marco A. Méndez

Academic Report

According your ESEB instructions, I present the final report of ESEB Outreach project "Understanding evolutionary biology: an initiative to improve the teaching of evolution in Chilean high schools".

I present a brief report that include all activities develop in this period:

a) **Workshop of Evolutionary Biology for secondary teachers.** - In January of 2014, with the collaboration of Programa de Educacion Contínua para el Magisterio (PEC). In this workshop we worked with secondary and first cycle teachers, in specific objectives related to Evolution Theory and Human Evolution. A resume of this activity is detailed in Outreach Activities section.

b) **E-book "Introducción a la Biología Evolutiva".** - This e-book has been the product of collaboration among members of Sociedad Chilena de Evolución (www.socevol.cl), Sociedad de Genética de Chile (www.sochigen.cl) and reseachers of: Museo Nacional de Historia Natural, Universidad de Valparaiso. The e-book has 12 chapters and one annex which develop the Genome Human Project. We have added in the report a sample of this e-book (see e-book section).

Pending Activity

We expect to finish the e-book in May of this year. In order to give an adequate framework, in May we will organize a final meeting where academics, teachers and secondary students will be invited. We will have a lecture about evolutionary biology and the secondary teachers will obtain a digital copy of the e-book. After that we will upload this e-book to webpage of SOCEVOL.

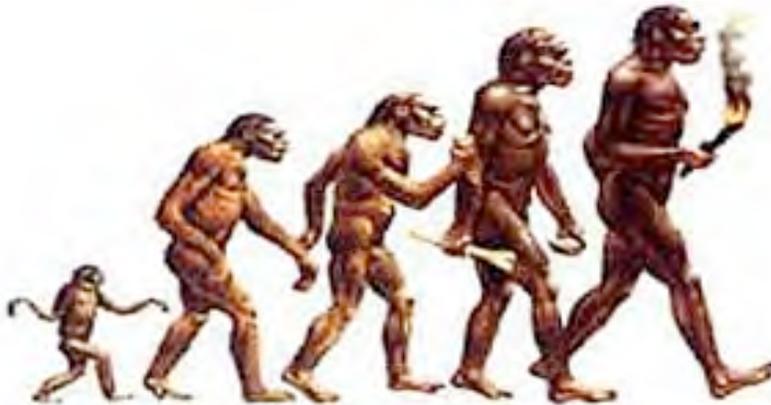
Economic Report

Concerning the funds assigned, I present a copy of transference for € 1.500, in Chilean pesos, which discounted the bank transactions, it was \$ 899.150. The totally of this sum was assigned to diagraming and edition of this e-book, according that I present the official document (boleta de honorarios) that document the pay for this task. All others expenses associated were provided by SOCEVOL. In the case of workshop and the final activities (to will do in the last week of May) they have been supported by Programa de Educacion Contínua para el Magisterio (PEC) and SOCEVOL.

ANNEX

Outreach Activities

TALLER: ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LOS SERES VIVOS
(en el marco del lanzamiento del e-book “Introducción a la
Biología Evolutiva: conceptos y estudio de casos”
Sociedad Chilena de Evolución (Socevol). European Society for
Evolutionary Biology (ESEB))



INDICE

		Páginas
Guía 1:	Origen de los seres vivos. De la abiogénesis a la biogénesis	4
Guía 2:	Evolución de los équidos	11
Guía 3:	Selección natural y artificial	16
Guía 4:	Comparaciones morfológicas, de hábitat, tróficas y culturales entre Pongidos, Australopithecus y Homos	22
Anexo 5:	Sobre el Conocimiento	29
Anexo 6:	Ciclos reproductivos: mitosis y meiosis	31

RESUMEN

La evolución del universo y las condiciones favorables del planeta Tierra para que ocurra el origen, evolución y diversidad de la vida, es lo que abordaremos en este TALLER. A partir de una metodología de trabajo basada en la aproximación de conceptos e ideas claves, desde el punto de vista físico, químico y biológico, nos aproximaremos a las teorías del origen de la vida en la Tierra, de la biodiversidad y la explicación de esta mediante la teoría de la evolución de Darwin y Wallace, como soporte biológico para entender la especiación del linaje de los Australopithecus y Homo, que culmina con la evolución cultural.

Habilidades

Una habilidad es un saber-hacer, que requiere de tal proceso cognitivo que es posible llegar a la construcción del conocimiento. A través de la ACCIÓN el individuo se apropia del saber. Hoy nos importan principalmente las del Pensamiento Científico.

Las Habilidades del Pensamiento Científico a desarrollar en este Taller son:

- **Comparar:** Examinar dos o más objetos, conceptos o procesos para identificar similitudes y diferencias entre ellos.
- **Experimentar:** Probar y examinar de manera práctica un objeto o un fenómeno
- **Observar:** Obtener información de un objeto o evento a través de los sentidos

- **Medir:** Obtener información precisa con instrumentos pertinentes (regla, termómetro, etc.)
- **Predecir:** Plantear una respuesta sobre cómo las cosas resultarán, sobre la base de un conocimiento previo.
- **Registrar:** Anotar y reproducir la información obtenida de observaciones y mediciones de manera ordenada y clara en dibujos, ilustraciones científicas, tablas, entre otros

Contenidos

- Conocimiento y método científico
- Propiedades fundamentales de los seres vivo. Definición de ser vivo
- Origen de la materia orgánica y el primer probionte. Abiogénesis y biogénesis
- Evolución biológica. El registro fósil. Las dos teorías de Darwin: descendencia con modificaciones y selección natural.
- La reproducción asexuada, sexuada y los procesos básicos que generan variabilidad genética en los organismos.
- Concepto de especie y los modelos que explican la formación de las especies.
- La variabilidad de caracteres, la reproducción diferencial y la acción de la selección artificial y natural.
- Evolución humana. ¿Cómo es que somos como somos? Como nos diferenciamos de Pongidos (Cladogénesis) y como *Homo habilis* se convierte el *H. sapiens* (Anagénesis)
- Evolución cultural. El lenguaje.

GUÍA 1: ORIGEN DE LOS SERES VIVOS: De la abiogénesis a la biogénesis

INTRODUCCIÓN: La actual diversidad de los seres vivos, tiene su origen en la formación de los primeros componentes orgánicos, y luego en las primeras células (probiotes). Hasta hace poco tiempo los fósiles más antiguos databan de unos 600 millones de años (Ma). Últimamente, dos importantes avances han ampliado nuestra visión sobre este gran enigma. **UNO:** el descubrimiento de células fosilizadas de más de 3000 Ma. **DOS:** La formulación de una hipótesis verificable acerca de los hechos que precedieron a los seres vivos.

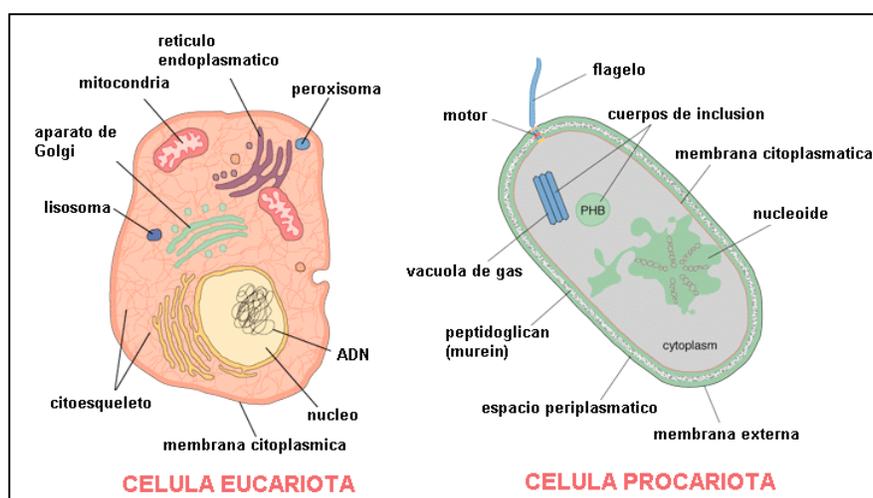


Figura 1: Célula eucarionte – Célula procarionte

OBJETIVOS DE LA SESIÓN.

Uds. en esta sesión lograrán:

- i) Reconocer las primeras moléculas inorgánicas simples, cómo estas formaron moléculas orgánicas, biomonómeros, biopolímeros, membranas (límite), primeros probiotes, células animales y vegetales
- ii) Comprender un experimento que da cuenta que la materia inorgánica puede transformarse en materia orgánica. (Experimento de Miller, 1953)

ACTIVIDAD 1:

- i) Formar grupos de 5 o 6 profesores.**
- ii) Responda las siguientes preguntas en 10 minutos.**

1. ¿Qué significa ABIOGÉNESIS y BIOGÉNESIS?:

2. ¿Qué dice la teoría celular:

3. Y la primera célula ¿de dónde proviene?

4.¿Habían células cuando se formó la TIERRA?:

5. Estarían Uds. de acuerdo con poner a prueba la siguiente **HIPÓTESIS**: las primeras moléculas orgánicas que dieron origen a los primeros seres vivos llegaron desde el planeta Marte.

--

6. O probar la **HIPÓTESIS**: “ Si en la **TIERRA** existieron las condiciones suficientes y necesarias para que se formaran los primeros componentes orgánicos, y entonces de estos componentes se originaron los primeros seres vivos.

--

ACTIVIDAD 2:

- i) Tome las figuras contenidas en el sobre y deposítelas sobre una hoja de oficio.
- ii) Ordene las figuras de menor a mayor complejidad. Cuáles considera Ud. que son:
 - a) moléculas inorgánicas simples, b) moléculas orgánicas, c) biomonómeros,
 - d) biopolímeros, e) membranas (límite), f) primeros probiontes y g) células animales y vegetales.

1	
2	
3	
4	
5	
6	
7	

7. ¿Qué puede concluir?:

--

Al término de la sesión de trabajo, reflexione sobre las siguientes preguntas:

i) ¿Que aprendí?

ii) ¿Qué me faltó aprender?

iii) ¿Qué puedo hacer para mejorar lo aprendido en esta actividad?

ANEXO 1: ORIGEN DE LOS SERES VIVOS:

Se reconocen Tres grandes ETAPAS de la EVOLUCIÓN desde el origen del UNIVERSO hasta la aparición de los primeros seres vivos:

Evolución física: desde la Gran Explosión (BIG BANG) que originó el universo y la materia hasta la aparición del Sistema Solar y los Planetas (desde hace 15.000.000.000 =15.000 Ma, hasta unos 10.000 Ma).

Evolución química: en la Tierra existía una atmósfera sin Oxígeno, con una gran radiación (energía) y componentes inorgánicos como: **H₂** (hidrógeno); **CO, CO₂** (monóxido y dióxido de carbono), **H₂O** (agua); **H₂S** (ácido sulfúrico); **N, NH₂** (nitrógeno y dióxido de nitrógeno); **NH₃, CH₄** (amoníaco y metano). (desde hace 10.000 Ma. hasta unos 4.000 Ma)

Evolución biológica: aparición de moléculas orgánicas: Urea, aminoácidos (alanina, ac. glutámico, ac. aspártico), bases nitrogenadas (adenina) (desde hace 3.500 Ma hasta los primeros seres vivos = probiontes (3.000 Ma)

¿CUÁNTO TIEMPO ES ESTE? Si cada uno de Uds. equivale a un tiempo de **1.000.000 de años (1 Ma)**, hagan una fila desde el origen del universo hasta nuestros días.

Condiciones prebióticas.

1. Había muy poco o casi nada de oxígeno en la atmósfera. (Atmósfera anóxica).
2. Los cuatro elementos que constituyen actualmente más del 95 % de los tejidos vivos: **hidrógeno (H), oxígeno (O₂), carbono (C) y nitrógeno (N)**, estaban disponibles en la atmósfera y en las aguas de la tierra primitiva.

Stanley Miller (1953) fue el primero en verificar experimentalmente estas proposiciones. Actualmente, a través de múltiples experimentos se ha demostrado que casi cualquier fuente de energía: rayos, radiaciones ultravioleta, cenizas volcánicas calientes pudieron formar las primeras moléculas orgánicas.

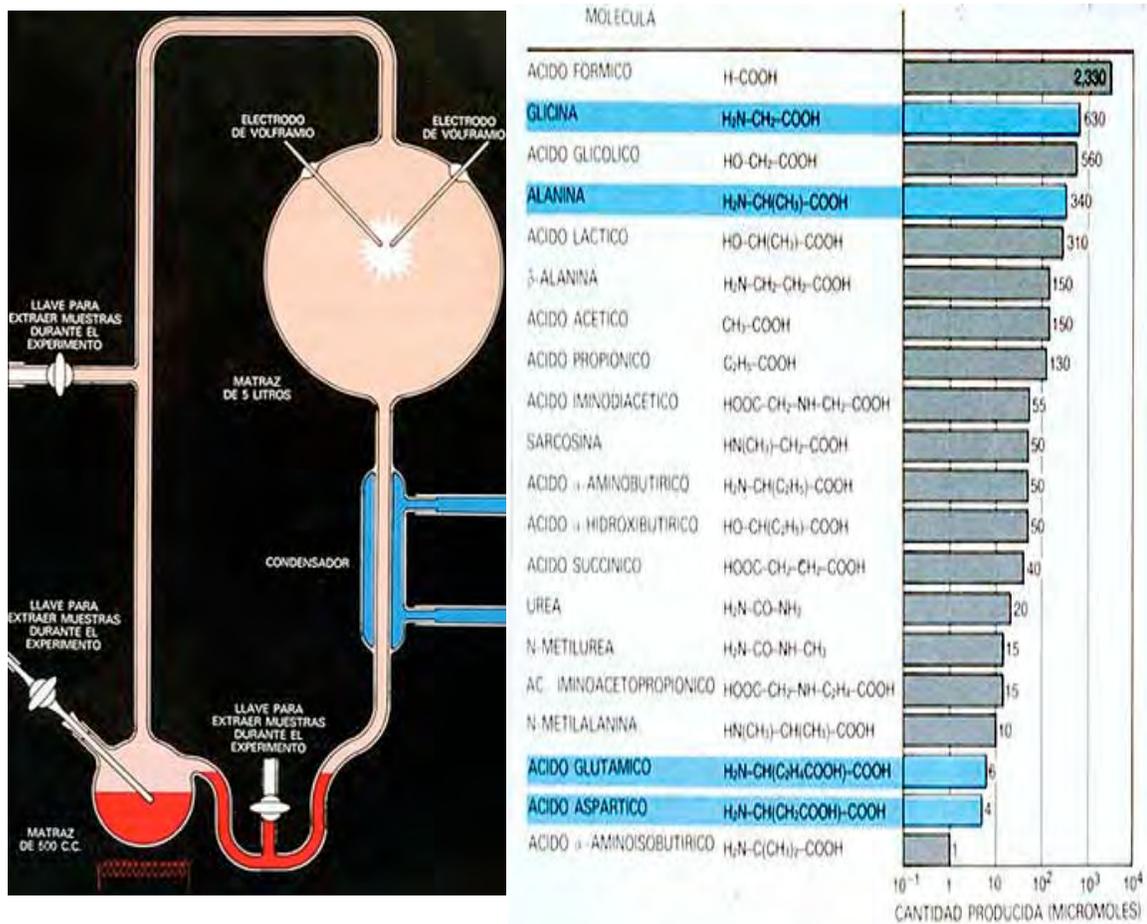
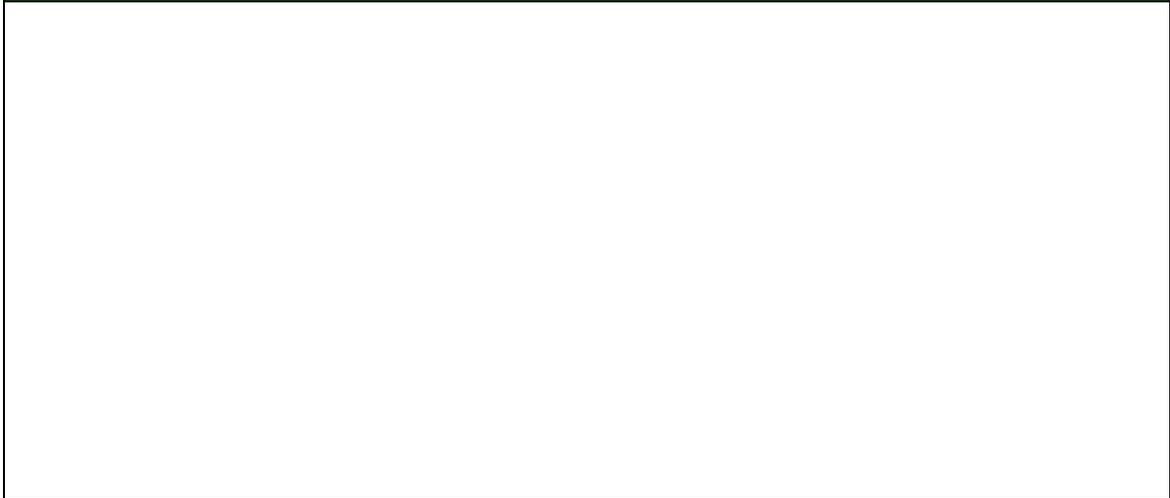


Figura 2: Diseño del aparato usado por S. Miller, en el cual obtuvo moléculas orgánicas a partir de componentes inorgánicos. En azul las primeras moléculas orgánicas y las cantidades en micromoles (medida de cantidad muy pequeña) encontradas por Miller.

Si nos remontamos a Aristóteles, en su teoría de la **Abiogénesis**, dice que los primeros organismos se formaron a partir de materia inorgánica. Este postulado fue refutado por los experimentos de Redi, Pasteur y otros científicos, postulando la teoría de la **Biogénesis**. Con el experimento de Miller hemos vuelto a la teoría de Aristóteles, aceptando su hipótesis: las primeras moléculas orgánicas se formaron a partir de elementos químicos o de muy simples moléculas inorgánicas, **Abiogénesis**.

7. Investigue sobre los experimentos de Redi y Pasteur. ¿Qué permitieron concluir sus resultados?:



Se han agrupado a los seres vivos en tres grandes dominios: **Bacteria, Archaea y Eucarya**

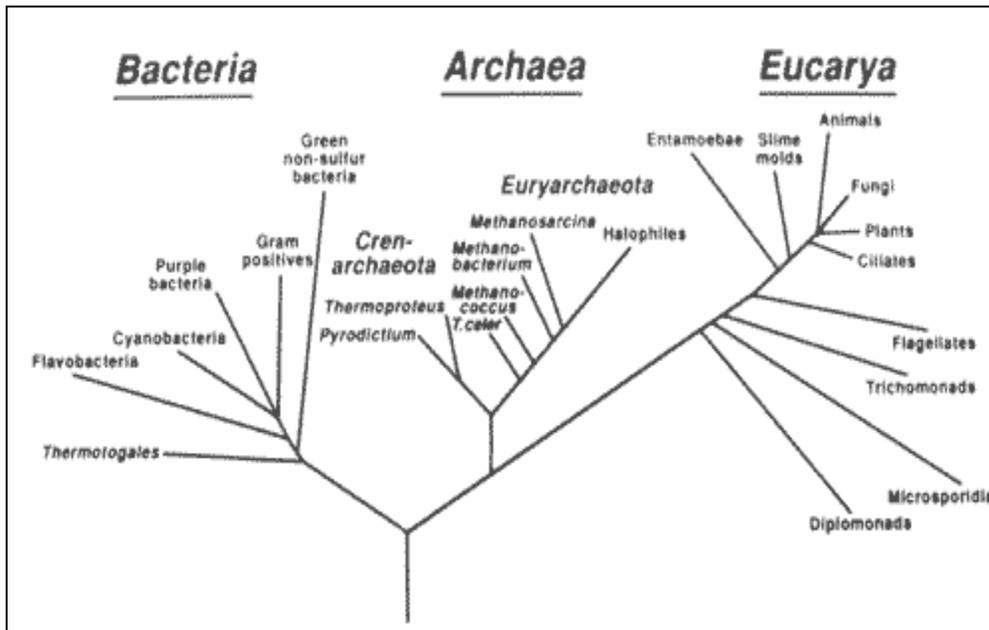


Figura 3: Dominios.

Algunos de los seres vivos que pertenecen a estos dominios son:

El dominio **Bacteria**, comprende algunas especies como: Cianobacterias, que son los organismos más antiguos y conservados del mundo. Bacterias Gram positivas y Gram negativas, Bacteria púrpuras y otras.

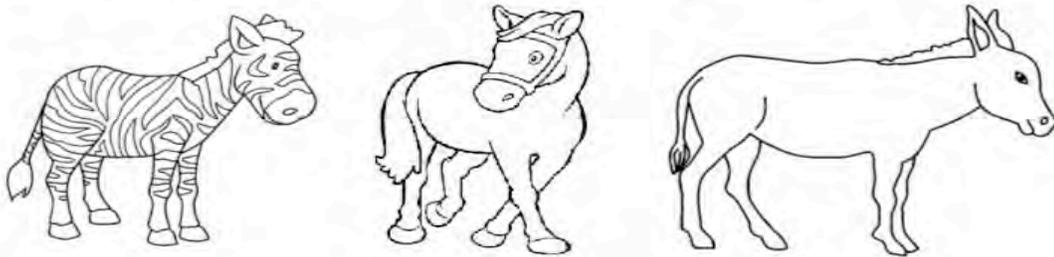
El dominio **Archaea**, comprende un conjunto de especies, de las cuales muchas de ellas viven en ambientes extremos: Termófilas, a altas temperaturas. Metano bacterias, en ambientes con altas concentraciones de metano, Salinófilas, etc.

El dominio **Eucarya**, comprende animales, plantas hongos, ciliados, gusanos, etc.

GUÍA 2: EVOLUCIÓN DE LOS ÉQUIDOS.

INTRODUCCIÓN: La evolución del grupo al que pertenecen los caballos, asnos y cebras (Équidos), empieza con un habitante de bosques (Hyracotherim/Eohippus, Eoceno, 35 Ma), de tamaño no mayor al de un zorro, comedor de hojas tiernas y jugosas y de habitat de bosque. Este primer grupo de pequeños caballos va evolucionando hasta salir a las praderas (Merychippus, Mioceno, 5 Ma) y se transforma en el caballo actual (Eqqus, Reciente, 10.000 años) comedor de pasto muy duros, de gran tamaño y excelente corredor.

FAMILIA DE LOS ÉQUIDOS



OBJETIVOS DE LA SESIÓN.

Ud. en esta sesión logrará:

- i) Conocer nuevos conceptos en torno al proceso evolutivo: evolución, especiación, especie, género, familia, adaptación, cladogenésis, anagénesis.
- ii) Comprender diferentes cambios de caracteres morfológicos ocurridos en los caballos desde el más primitivo hasta el caballo actual.

ACTIVIDAD 1:

- i) Conserve los mismos grupos de la actividad anterior y contesten las siguientes preguntas:

1. ¿Explique qué se entiende por evolución?

--

2. ¿Qué es la especiación?

--

3. ¿Qué es el registro fósil?

--

4. ¿Qué significa que un individuo este adaptado a su ambiente?

--

ACTIVIDAD 2:

- i) Coloque las Figuras contenidas en el sobre y dépositelas sobre una hoja de oficio.
ii) Identifique los distintos grupos de Figuras y ordénelas según el criterio que Ud. considere ser el más adecuado.
iii) Una vez ordenadas las figuras responda las siguientes preguntas:

5. ¿Cuántas veces crece el cráneo del caballo más grande respecto del más pequeño?

--

6. ¿Podría Ud. inferir el tamaño del cuerpo con esta información? Dibuje en una hoja el tamaño del cuerpo de Eohippus y de Equus.

--

7. En la evolución de los caballos hubo importantes cambios en los dientes ¿describe cómo cambia la superficie masticadora y la corona?

8. ¿Describe qué cambios ocurrieron en el esqueleto de las patas de los caballos durante su evolución?

Al término de la sesión de trabajo reflexione sobre las siguientes preguntas:

i) ¿Qué aprendí?

ii) ¿Qué me faltó aprender?

iii) ¿Qué puedo hacer para mejorar lo aprendido en esta actividad?

ANEXO 2: EVOLUCIÓN

EVOLUCIÓN: la evolución es descendencia con cambio, con modificaciones. Un ejemplo que observó Darwin es el del zorro chilote

¿Cómo ocurren estos cambios en los descendientes?: Se produce una mutación en las moléculas de DNA (genotipo), que se transmite a la descendencia, esta se expresa en un carácter (fenotipo) que tiene para esos individuos un mayor valor adaptativo, al estar mejor adaptados a su ambiente se reproducen más y por lo tanto continúan transmitiendo ese carácter a sus descendientes, de manera tal que un grupo se va diferenciando de otro grupo (Especiación)

CONCEPTO DE ESPECIE Y MODELOS DE ESPECIACIÓN.

La evolución opera sobre los individuos que componen una población. Las poblaciones son las unidades representativas de una especie.

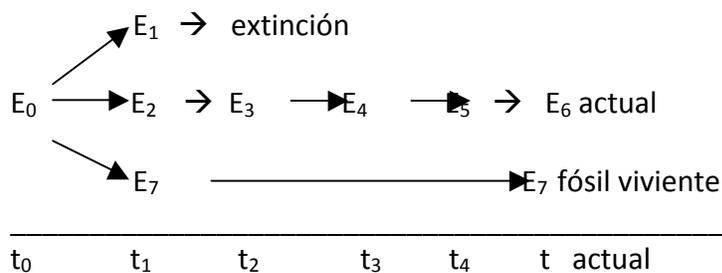
Existen tres definiciones de especies, dos válidas biológicamente y una cuya importancia es histórica y filosófica.

1. 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 Drosophilidos, felinos, aves. Pero en cambio, es muy difícil de hacerlo con reptiles.

2. 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 propio y único, es lo que lo representa. Se puede entender también a través de la "alegoría de la caverna" de Platón. ¿Como 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**". El resto de los ejemplares constituyen los "**paratipos**", y dan cuenta de la variación morfológica.

3. 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.

DOS CONCEPTOS FUNDAMENTALES: Cladogénesis y Anagénesis



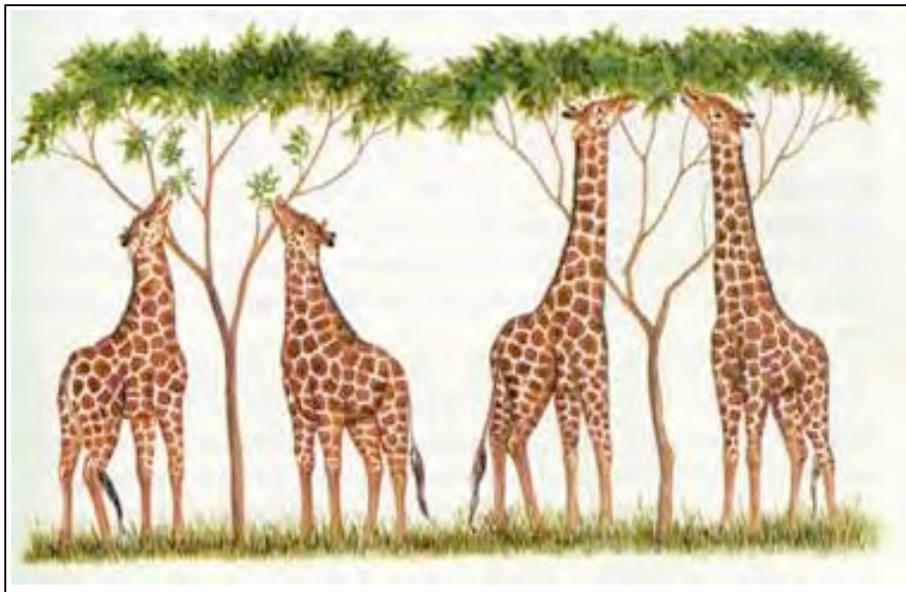
Cuando una especie (E_0) simultáneamente en el tiempo da origen a varias especies, (E_1, E_2, E_3) opera el proceso de **especiación cladogénico**: es una especiación en clado (ramas), de allí su nombre.

El destino de estas poblaciones puede ser:

- E_1 puede ir a extinción (el 95 % o más de las especies conocidas están extintas)
- E_7 , algunas especies (muy pocas) pueden permanecer sin cambios durante muchos millones de años, (pez celecanto 350 M.A., reptil tuatera 250 M.A.)
- E_2 , puede evolucionar en el tiempo, hasta dar origen a la especie actual (E_6), dejando como fósiles las especies antecesoras (E_2 , E_3 , E_4 y E_5). Este es el modelo de **especiación anagenética o especiación filética**. Evolución de las especies de Homo

GUÍA 3: SELECCIÓN NATURAL Y ARTIFICIAL.

INTRODUCCIÓN: Una de las observaciones más generales que puede hacerse en las poblaciones naturales, es que en ellas hay variabilidad de caracteres, por ejemplo, no todas las jirafas tiene el cuello de la misma longitud ni todos los guepardos corren a la misma velocidad. Según los caracteres que posean individualmente cada miembro de una población, estos van a estar mejor adaptados a su ambiente, si están más adaptados, se van a reproducir con más eficiencia que otras parejas y van a transmitir a sus descendientes este(os) carácter(es). El proceso señalado se explica porque en estas poblaciones está ocurriendo **Selección Natural**, concepto fundamental de la Teoría de la Evolución de Darwin y Wallace, en contraposición con **Selección Artificial**.



OBJETIVOS DE LA SESIÓN.

Ud. en esta sesión logrará:

- i. Entender y diferenciar los conceptos de selección natural y selección artificial.
- ii. Realizar un ejercicio en que se aplique la selección natural por parte de un ave sobre polillas de color oscuro y claro posadas en distintos ambientes
- iii. Entender los tres tipos de selección natural que se conocen: normalizante, direccional y disruptiva.

ACTIVIDAD 1:

Conserve los mismos grupos de la actividad anterior y contesten las siguientes preguntas:

1. ¿Nombre 5 razas de perros y 5 de flores ornamentales?

2. Si Ud. tiene un criadero de perros pastores y/o un criadero de rosas, ¿ todos los perros tiene el mismo color del pelaje y las rosas tienen el mismo color de los pétalos?

3. Si Ud. tiene una pareja de perros con pelaje de color café gris con manchas blancas ¿describa los pasos que Ud. realizaría para que este carácter se conserve por muchas generaciones?

4. ¿Cómo se llama el proceso que Ud. ha realizado? Qué etapas reconoce en él.

ACTIVIDAD 2:

- i) Coloque en los círculos de la **Lámina 1** con fondo verde, las polillas oscuras y en los rectángulos las polillas claras.
- ii) Un compañero(a) con los ojos cerrados coloca 30 veces el dedo sobre la lámina.
- iii) Otra compañera(o) va sacando las polillas señaladas directamente por el dedo de su compañero(a) o aquella que esté más cerca.
- iv) Cuenten las polillas claras y oscuras que sacaron de la lámina.
- v) ¿Qué puede concluir de los resultados de esta actividad?

ACTIVIDAD 3:

- i) Coloque en los círculos de la **Lámina 2** con fondo claro, las polilla oscuras y en los rectángulos las polillas claras.
- ii) Un compañero(a) saca 15 polillas que más se destaquen en su ambiente.
- iii) Cuenten las polillas que sacaron de la lámina.
- iv) ¿Qué puede concluir de los resultados de esta actividad?

ACTIVIDAD 4:

- i) Coloque en los círculos de la **Lámina 3** con fondo oscuro, las polillas oscuras y en los rectángulos las polillas claras.
- ii) Un compañero(a) saca 15 polillas que más se destaquen en su ambiente..
- iii) Cuenten las polillas que sacaron de la lámina.
- iv) ¿Qué puede concluir de los resultados de esta actividad?

5. Según las tres situaciones experimentales resultantes ¿qué proceso operó en la primera experiencia y conjuntamente en la segunda y tercera?

--

6. ¿Qué etapas reconoce en el proceso de Selección Natural?

--

RESUMEN

Selección Artificial	Selección Natural

Al término de la sesión de trabajo reflexione sobre las siguientes preguntas:

- i) ¿Que aprendí?
- ii) ¿Qué me faltó aprender?
- iii) ¿Qué puedo hacer para mejorar lo aprendido en esta actividad?

ANEXO 3: EJEMPLOS DE SELECCIÓN NATURAL.

Se reconocen los siguientes tipos de selección natural:

- i) **Selección normalizante:** si representamos distintos individuos distribuidos en una curva “gaussiana o normal”, los del centro de la distribución serían lo más adaptados y los de los extremos los menos adaptados, sobre estos operaría la selección, manteniendo la distribución normal de la curva. Por ej. el peso de los niños recién nacidos, los niños con bajo peso y los con alto peso tienen menos probabilidad de vivir que los de peso intermedio.



Figura 1: Cuando la selección actúa sobre los individuos ubicados en los extremos de la curva mantiene la distribución normal.

- ii) **Selección direccional.** Los individuos se distribuyen en una curva gaussiana o normal, y la selección actúa sobre uno o varios caracteres desplazando el promedio en una dirección determinada. Un caso muy bien estudiado corresponde a una especie de roedor fosoriano europeo, *Talpa europea*. Entre los años 1945 y 1947 hubo en Alemania dos inviernos muy rigurosos dejando a estos topos con muy poco alimento. Cuando se midieron el tamaño de los cráneos cinco años después de ocurrida esta situación climática, y se compararon con los cráneos medidos cuando había disposición de alimentos, se encontró que los últimos eran en promedio de menor tamaño.

Figura 2: Ejemplo de selección direccional.
Figura 3: Ejemplo de selección disruptiva.



Esto significa que fueron favorecidos los roedores de menor tamaño, que necesitaban menos alimentos, los que se reprodujeron más y desplazaron a los de mayor tamaño. La selección opera desviando el tamaño promedio de la población.

- iii) **Selección disruptiva:** en este caso, los individuos ubicados en el promedio están muy bien adaptados, existe estabilidad ambiental respecto de los ubicados en el extremo de la curva. Luego ocurren grandes cambios ambientales y los individuos ubicados en el promedio se desadaptan, y son seleccionados en contra. Los individuos de los extremos en cambio empiezan a aumentar al ser seleccionados positivamente. De esta manera la curva gaussiana se transforma en una curva bimodal.

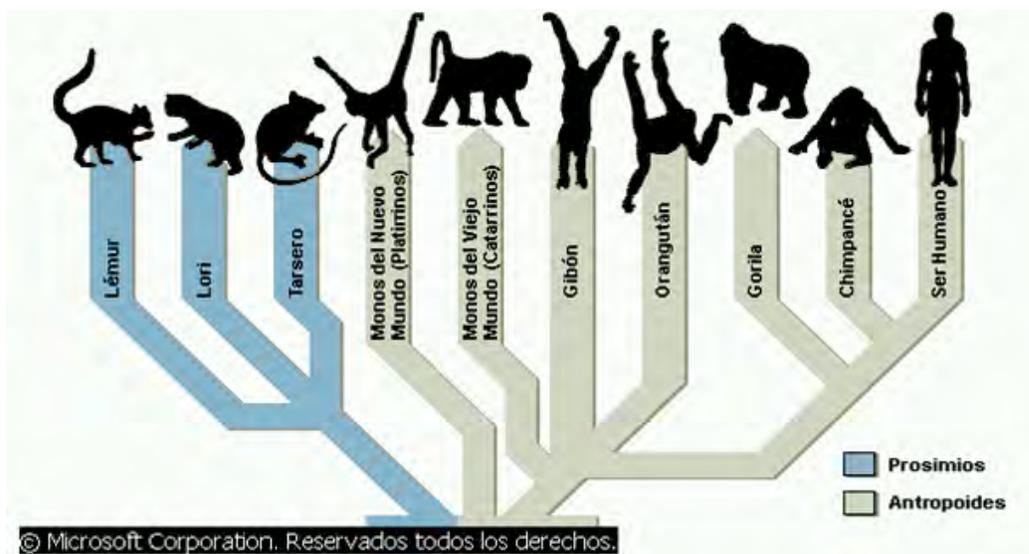


GUÍA 4: “COMPARACIONES MORFOLÓGICAS, DE HABITAT, TRÓFICAS Y CULTURALES ENTRE PONGIDOS, AUSTRALOPITHECUS Y HOMOS”.

INTRODUCCIÓN: Las especies de *Pongidos* (*orangutan, gorilla y chimpance*), de *Australopitecus* (*afarencis, africanus y robustus*) y de *Homos* (*habilis, erectus y sapiens*), tienen un origen común, cuyo ancestro se puede datar hace unos 20 Ma.

El proceso evolutivo de estas especies muestra cambios graduales de sus caracteres morfológicos, uso de diferentes hábitat, ingesta de variados tipos de alimentos y capacidad para inventar, fabricar y usar instrumentos (**artefactos**), asociados en algún momento al uso del fuego.

Todo este proceso evolutivo genera un **síndrome adaptativo**, esto es, un conjunto de caracteres, que evolucionan relacionados, pero a distintas tasas de cambios, es decir, a distintos ritmos evolutivos, unos más lentos, otros comparativamente más rápidos. Por ejemplo: un **Hominido** (toda especie bípeda) primitivo sale del bosque, desde un ambiente cerrado, a la pradera, donde el ambiente es abierto, puede mirar más lejos, ver presas y predadores, empieza a adquirir una posición bípeda, deja libres las extremidades anteriores, puede tomar piedras y ramas, hacer instrumentos, darle un uso, usar la imaginación y desarrollar la inteligencia, este último carácter, la inteligencia, hace a *Homo* la especie más distintas a todas las especies de la Tierra.



OBJETIVOS DE LA SESIÓN.

Ud. en esta sesión logrará:

- i) Entender qué es un síndrome adaptativo.
- ii) Conocer transiciones morfológicas, de hábitat y tróficas en la evolución de **Pongidos**, **Australopithecus** y **Homos**.
- III) Asociar diferentes especies de **Australopithecus** y **Homos** con sus herramientas (**artefactos**) y descubrimientos (**fuego**)

ACTIVIDAD 1:

I) Conserven los mismos grupos de la actividad anterior y contesten según sus conocimientos las siguientes preguntas. (Tiempo 15 min.)

1. Nombre diferentes tipos de hábitat en que pueden vivir los seres vivos:

2. En la evolución de las especies de *Australopithecus* a *Homo* que tipo de cambio de hábitat ocurrió:

3. Nombre diferentes tipos de alimentos de la ingesta de los seres vivos en general:

4. En la evolución de las especies de *Australopithecus* a *Homos*, cuáles son los principales cambios de dietas:

5. ¿Qué es un Antropoide y un Homínido?

6. ¿Qué es un artefacto?

ACTIVIDAD 2:

I) Utilizando la **Lámina 1:**

I.1 Coloque en los rectángulos de la izquierda desde arriba hacia abajo las especies de Antropoides, desde el más primitivo al más moderno.

I.2 Coloque en los rectángulos de la derecha desde abajo hacia arriba las especies de Homínidos, desde el más primitivo al más moderno.

I.3. Coloque en los rectángulos de la derecha desde abajo hacia arriba los instrumentos (artefactos) utilizados por las especies de Homínidos desde el más primitivo al más moderno

I.4 Con ayuda de la diapositiva entregada por su profesor, revise el orden consensuado por Ud. y coloque el nombre que corresponde a las especies por ustedes ordenadas.

II) Responda las siguientes preguntas en el cuadro asignado para ello:

7. Sobre los números de la filogenia de la **Lámina 1**, coloque las nombres de las especies por Uds. ordenadas.

--

8. ¿En la filogenia, cuál es la especie más lejana y la más cercana a *Homínidos*?

--

9. Las especies ubicadas en los número 3, 4 y 5, son especies vivas como *Homo sapiens* o están extintas.

--

10. ¿En la filogenia, qué indica el círculo mayor y el círculo menor?

--

III) Al término de la sesión de trabajo reflexione sobre las siguientes preguntas:

- i) ¿Que aprendí?
- ii) ¿Qué me faltó aprender?
- iii) ¿Qué puedo hacer para mejorar lo aprendido en esta actividad?

ANEXO 4: ANTROPOIDES

Antropoide, es el nombre con que se designa a varios monos sin cola por su parecido con el hombre. La palabra deriva del griego *anthopos* (hombre) y *eidos* (forma-idea platónica), y se aplica a un grupo de monos que viven en las selvas tropicales de África, Asia, y el Archipiélago Malayo. Este grupo de antropoides está representado por el gorila y chimpancé de África ecuatorial; el orangután (hombre de los bosques), del Archipiélago Malayo, Borneo y Sumatra; y las diversas especies de gibones de los países Indomalayos.

El esqueleto de los antropoides es muy parecido al de los hombres, el número de dientes es igual (32), y la forma de estos muy similar, salvo el colmillo de gran tamaño en los Pongidos. El cerebro, aunque más pequeño se asemeja igualmente al cerebro humano en su forma y en sus complicadas circunvoluciones. Con excepción del habla, las facultades de los antropoides, no se diferencian mucho de la de los hombres. La composición de su sangre es muy parecida y por ende, son muy susceptibles a casi las mismas enfermedades. Uno de los ejemplos más dramáticos y recientes, es el contagio el VIH-Sida que se atribuyó a la infección desde monos Pongidos al hombre. Actualmente esta hipótesis está en discusión.

El gorila es el más grande de los antropoides, los gibones son los más pequeños y los que menos se parecen al hombre. El chimpancé y el gorila son los más inteligentes y ambos son grandes trepadores.

Estas, y muchas otras características avalan que el hombre esté asociado a la evolución de los monos, y a un ancestro común de ambos, dado que como diría Darwin todos los seres vivos van evolucionando con el tiempo desde el primer proponente hasta el hombre actual.

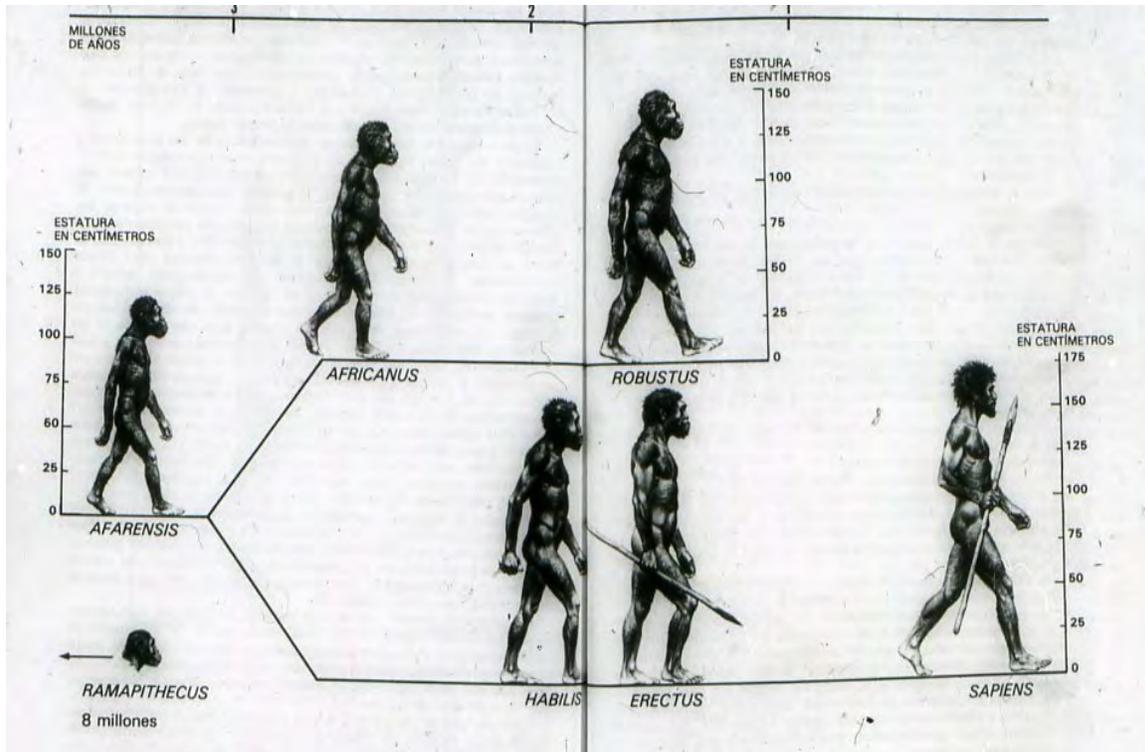


Fig. 2.- Evolución Cladogénetica y Anagénetica en dos linajes de Homínidos.

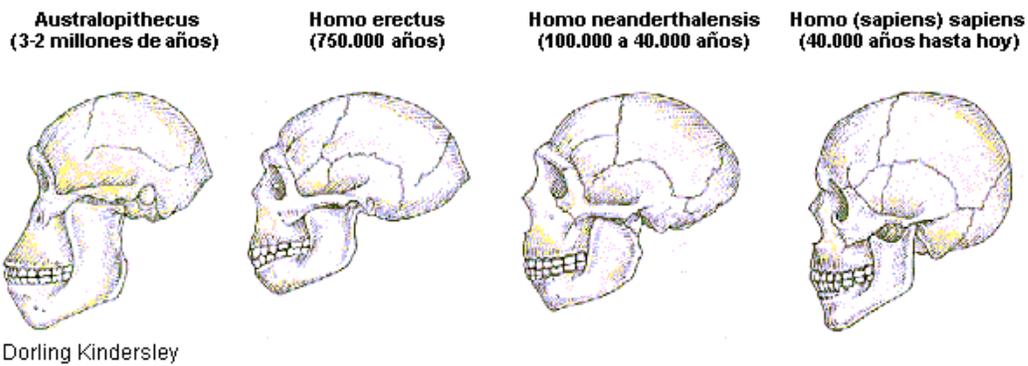


Fig 3.- Morfología de cráneos y años de evolución desde Australopithecus a Homo

OTRA MIRADA A LA EVOLUCIÓN DE HOMO.

Homo faber



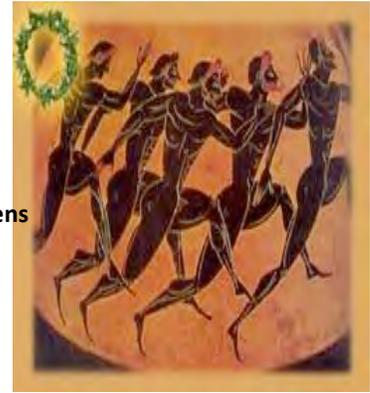
Homo locuens



Homo sapiens



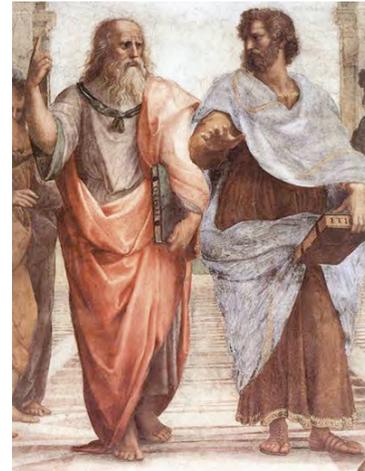
Homo ludens



ANEXO 5: SOBRE EL CONOCIMIENTO:

Desde los filósofos presocráticos (600 años AJ.), el hombre se ha interesado por entender todo aquello que lo rodea, todo lo que sus sentidos puedan investigar, las ciencias naturales y sociales, las artes y las expresiones escritas. El hombre es de por sí un amante de la sabiduría, del conocimiento (filo = amigo, sophia = conocimiento).

Se define **conocimiento** como: “**la acción y el efecto de conocer**”, y se define conocer como: “**averiguar por el ejercicio de las facultades intelectuales la naturaleza, cualidades y relaciones de las cosas**” (“Diccionario de la Real Academia de la Lengua Española. Vigésimo Segunda edición. 2001).



El conocimiento, puede ser popular, folclórico, religioso, científico, en general de todos los tipos que nos imaginemos. Todas estas formas de conocimiento presentan ciertas características siendo las dos que se señala a continuación, generales a todos ellos. El conocimiento es:

- i) **Ontológico**, esto significa que es el hombre el que construye, transmite y mantiene el conocimiento.
- ii) **Epistemológico**, el objetivo final del conocimiento es buscar la verdad, esto es, el **episteme**.

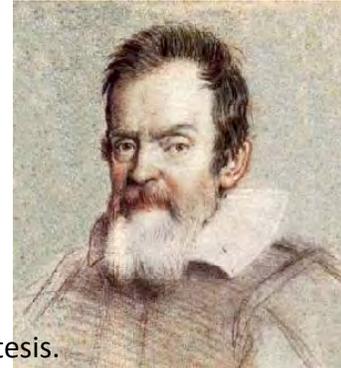
Si analizamos estas dos características, todos los tipos de conocimientos cumplen con ellas y además tienen un método para encontrar la verdad. Como ejemplos pensemos en un chamán que tira unos huesos dentro de un círculo de tiza y predice el futuro de una persona o puede saber lo que le sucederá a su tribu. Un curandero conoce las hierbas y ungüentos para las distintas enfermedades. Cada uno opera con sus propios métodos.

Estos ejemplos nos indican que el conocimiento también es

- iii) **Metodológico**.

El conocimiento científico aplica el **método galileano**, descrito y aplicado por Galileo.

Galileo Galilei, a los 72 años cuando fue acusado por la Inquisición por apoyar la teoría de Copérnico
El Método Científico se desarrolla (se vive)
siguiendo etapas que no necesariamente son secuenciales:



- i) Definición del problema
- ii) elaboración de la hipótesis
- iii) realización del o de los experimentos
- iv) análisis de los resultados
- v) conclusión: los resultados comprueban o rechazan la hipótesis.

Junto con el desarrollo de estos pasos, hay algunos conceptos importantes que es necesario considerar:

Axioma: verdad fundamental que no necesita ser demostrada. Ejs. : “El Universo existe y es ordenado”(Einstein). “Dios existe”. “Cogito ergo sum”. (“pienso, luego existo” Pascal)

Hipótesis: proposición que expresa la solución tentativa a un problema, que puede ser puesta a prueba en el marco del conocimiento disponible (paradigma)

Ley: proposición general confirmada (hipótesis), que expresa relaciones invariantes entre dos o más variables:

$$E = m \times c^2$$

$$g = m_1 \times m_2 / d^2$$

Principio: ley fundamental que está en la base de una teoría, que o necesariamente siempre se cumple. Ej. Los principios mendelianos.

Teoría: conjunto de conceptos relacionados entre sí, articulados lógicamente y que no presentan contradicciones.

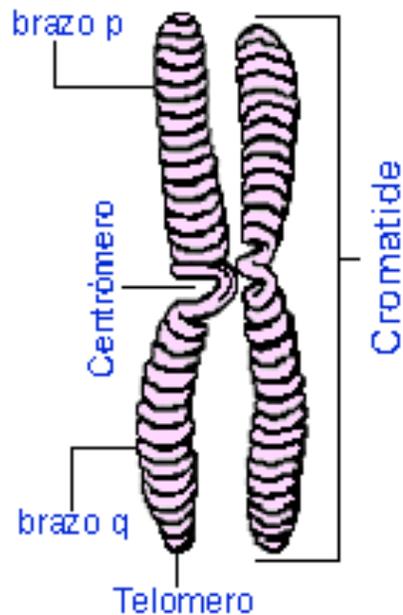
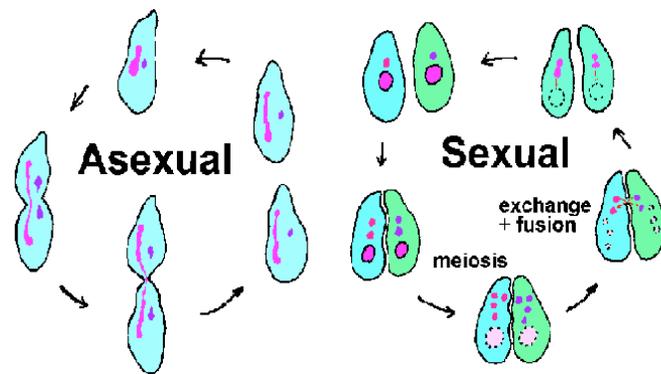
Paradigma: hipótesis, leyes, principios, conceptos, instrumentos y aplicaciones de una disciplina.

El Método científico es un acto valórico, significa tener una actitud: respetuosa, veraz, tolerante, honesta y democrática.

ANEXO 6: CICLOS REPRODUCTIVOS: MITOSIS Y MEIOSIS

Los seres vivos nacen, se desarrollan, maduran sexualmente, se reproducen y mueren. Hay dos grandes estrategias/formas mediante las cuales los seres vivos se reproducen: la estrategia sexuada y la asexuada. En la reproducción sexuada participan dos individuos y la descendencia presenta gran variabilidad genética, en la segunda participa un sólo individuo y sus descendientes presentan muy poca o ninguna variabilidad genética. Para que estas dos formas de reproducción ocurran se deben entender dos procesos celulares: la mitosis y la meiosis.

Representación de la reproducción asexual y sexual



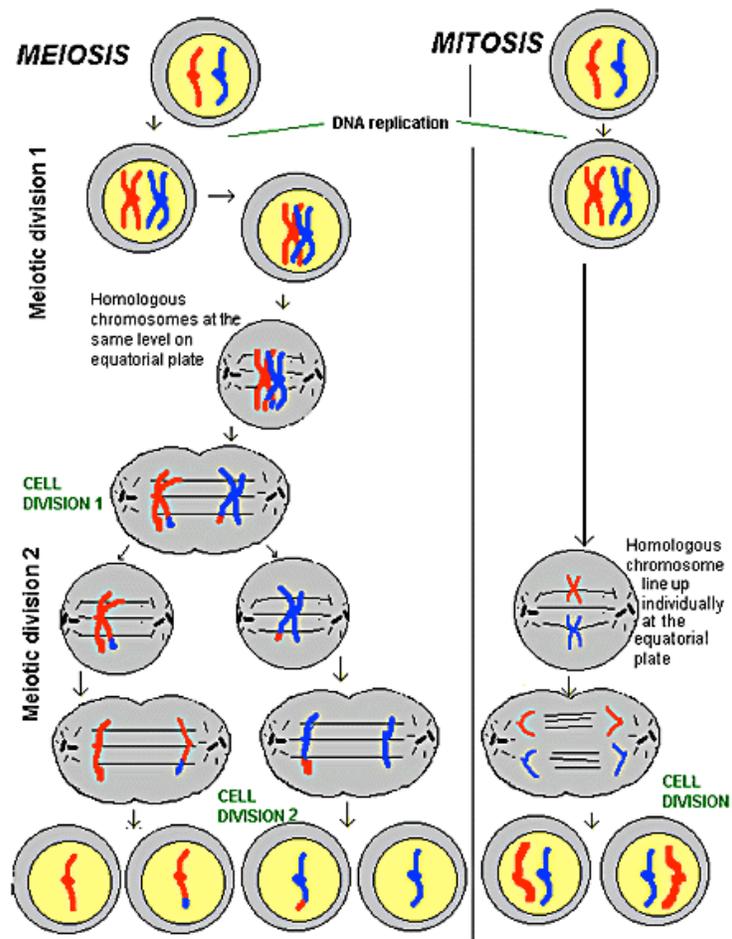
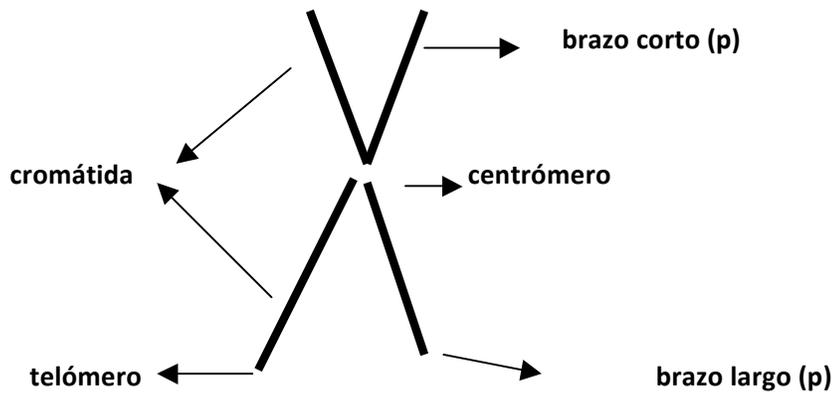
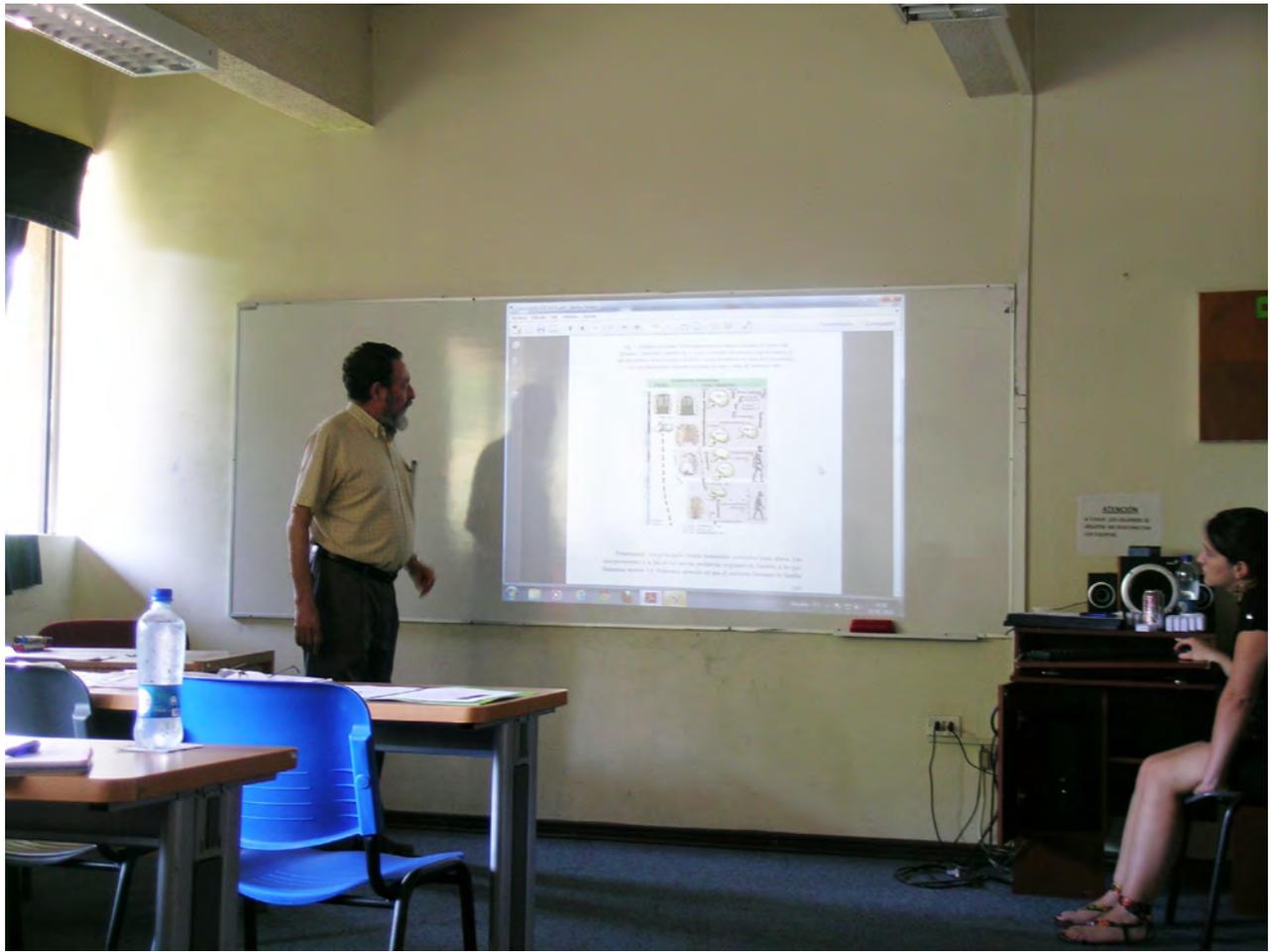


Figura 3: Comparación de las etapas de:

MEIOSIS	MITOSIS
ocurre durante la gametogénesis	ocurre en células somáticas
dos divisiones celulares producen cuatro células	una división celular produce dos células
ocurre entrecruzamiento entre los cromosomas homólogos	normalmente no hay entrecruzamiento
genera variación genética	no genera variación genética (salvo mutaciones)
el proceso meiótico lo realizan diploides	el proceso mitótico lo realizan células diploides

Photographic Archive of the workshop







Economic Report

Cartola Emitida al 28/12/2012

Fecha	Descripción	Documento	Canal o Sucursal	Cargos	Abonos	Saldo \$
10/12	TRASPASO A OTRO BANCO POR INTERNET		CENTRAL	73.239		
10/12	PAGO UNIMARC LOS LEONES		HUERFANOS	47.406		
10/12	PAGO MACONLINE PORTAL NUNOA		HUERFANOS	19.990		
10/12	TRASPASO A OTRO BANCO POR INTERNET		CENTRAL	7.595		
10/12	PAGO UNIMARC LOS LEONES		HUERFANOS	27.644		
10/12	PAGO YOGURT LIFE		HUERFANOS	3.760		
10/12	TRASPASO DESDE OTRO BANCO		CENTRAL		285.000	
10/12	TRASPASO DESDE OTRA CUENTA CORRIEN		CENTRAL		400.000	15.539.280
11/12	TRASPASO A A TERCEROS A POR INTERNET		CENTRAL	350.000		
11/12	PAGO SHELL NUNOA		HUERFANOS	23.000		
11/12	TRASPASO A A TERCEROS A POR INTERNET		CENTRAL	350.000		
11/12	PAGO BURGER KING PORTAL NUNOA		HUERFANOS	3.490		
11/12	PAGO JUMBO NUNOA		HUERFANOS	10.849		14.801.941
12/12	TRASPASO A OTRO BANCO POR INTERNET		CENTRAL	52.000		
12/12	PAGO UNIMARC LOS LEONES		HUERFANOS	9.435		
12/12	PAGO FRITZ PORTAL NUNOA		HUERFANOS	3.190		
12/12	TRASPASO DESDE OTRO BANCO		CENTRAL		40.000	14.777.316
13/12	PAGO CUENTAS ENTEL PCS		CENTRAL	45.017		
13/12	PAGO TARJETA DE CREDITO		CENTRAL	61.210		14.671.089
14/12	ABONO VARIO CAMBIOS Y COM EXTERIOR		CENTRAL		899.150	15.570.239
17/12	PAGO UNIMARC LOS LEONES		HUERFANOS	13.684		
17/12	PAGO UNIMARC NUNOA		HUERFANOS	33.970		
17/12	PAGO EN SERVIPAG.COM*		CENTRAL	16.250		

MOISES ALBERTO VALLADARES CORTES

**BOLETA DE HONORARIOS
ELECTRONICA**

N° 11

RUT: 16909795-K

GIRO(S): OTRAS ACTIVIDADES DE SERVICIOS PERSONALES N.C.P.,

AYUDANTE LABORATORIO INVESTIGACION

ROMERO 3126, SANTIAGO

TELEFONO: 6814625

Fecha: 01 de Abril de 2014

Señor(es): MARCO ANTONIO MENDEZ TORRES

Rut: 8545428- 5

Domicilio: LAS PALMERAS 3425, NUNOA

Por atención profesional:

EDICION Y DIAGRAMACION LIBRO ESEB-SOCEVOL (ESEB OUTREACH FUND)	899.150
Total Honorarios \$:	899.150

Fecha / Hora Emisión: 01/04/2014 15:31



16909795000117A0C41B

Res. Ex. N° 83 de 30/08/2004

Verifique este documento en www.sii.cl

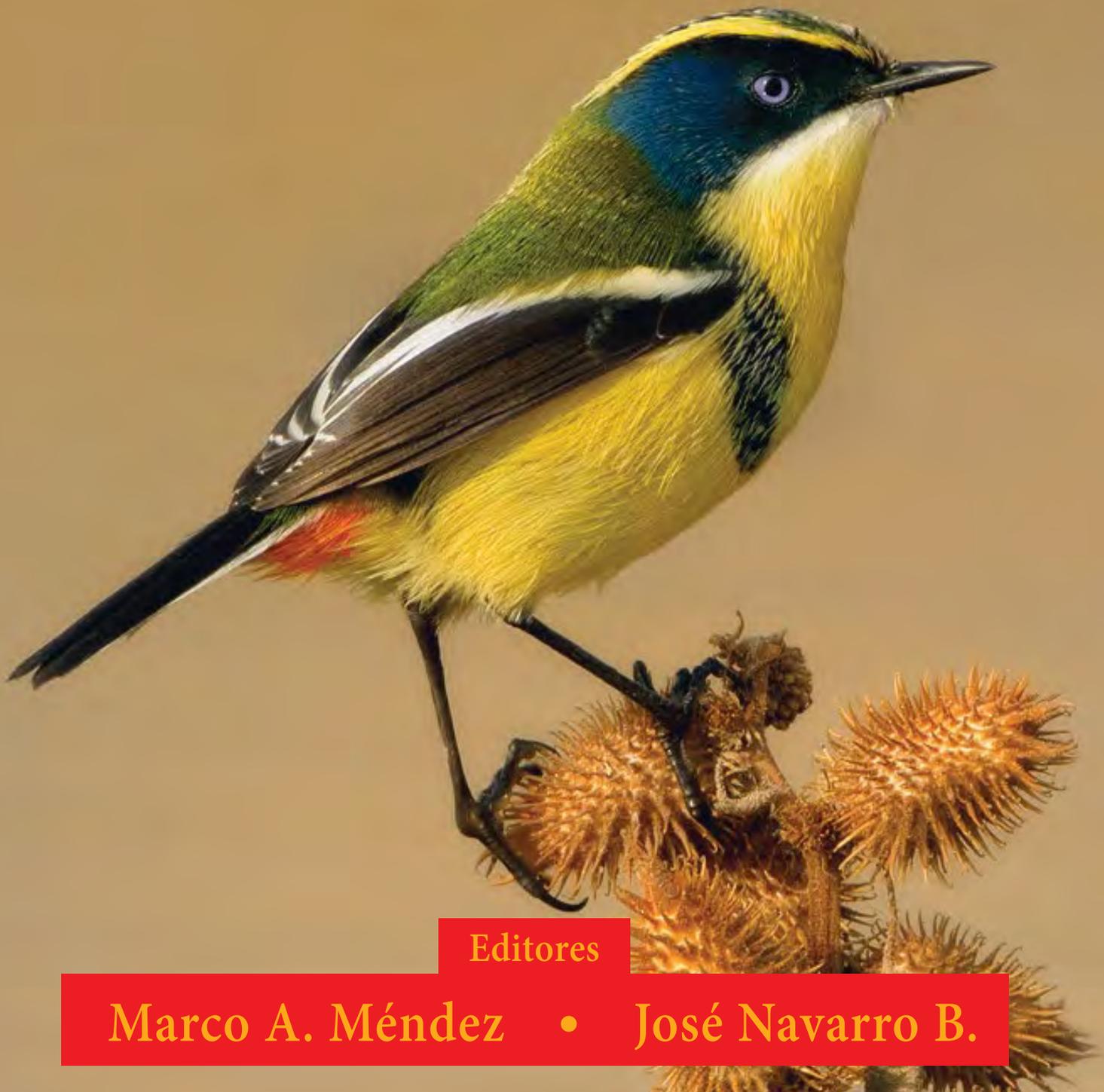
El contribuyente emisor de esta boleta está encargado de declarar y enterar el PPM de Segunda Categoría correspondiente al 10%.

11201404011539

Sample of e-book

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: abril 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

Proyecto auspiciado por:

Sociedad Chilena de Evolución
(SOCEVOL)
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
Siete colores (*Tachuris rubrigastra*)

Santiago, 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 **104**

Carlos Valenzuela

Capítulo 8. Coevolución 119
Daniel Frías

Capítulo 9. Evolución humana 131
Angel Spotorno

SECCIÓN III

Macroevolución

Capítulo 10. Concepto de especie y modos de especiación 155
Marco Méndez

Capítulo 11. Filogenia, sistemática y clasificación 173
Marco Méndez y Christian Ibañez

Capítulo 12. Evolución y Desarrollo 198
Gonzalo Collado

Capítulo 13. Registro Fósil 215
Jhoan Canto

SECCIÓN IV

Anexo

Capítulo 13. El proyecto Genoma Humano 231
Patricia Iturra

Sección I

Introducción al pensamiento evolutivo

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

*Hernán Cofré Mardones[§], David Santibáñez[¶],
Juan Jiménez[†] y Ángel Spotorno[‡]*

[§] Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso

[¶] Facultad de Educación. Universidad Católica Silva Henríquez

[†] Math and Science Education Department. Illinois Institute of Technology

[‡] Facultad de Medicina Norte. Universidad de Chile

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

INTRODUCCIÓN

En 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 trató 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 para explicar sólo 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 y la selección natural son 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 deformación 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). Finalmente, 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. Así, 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? ¿Podrías 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 Ma-

laria. 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 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 enorme 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 2011), 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).

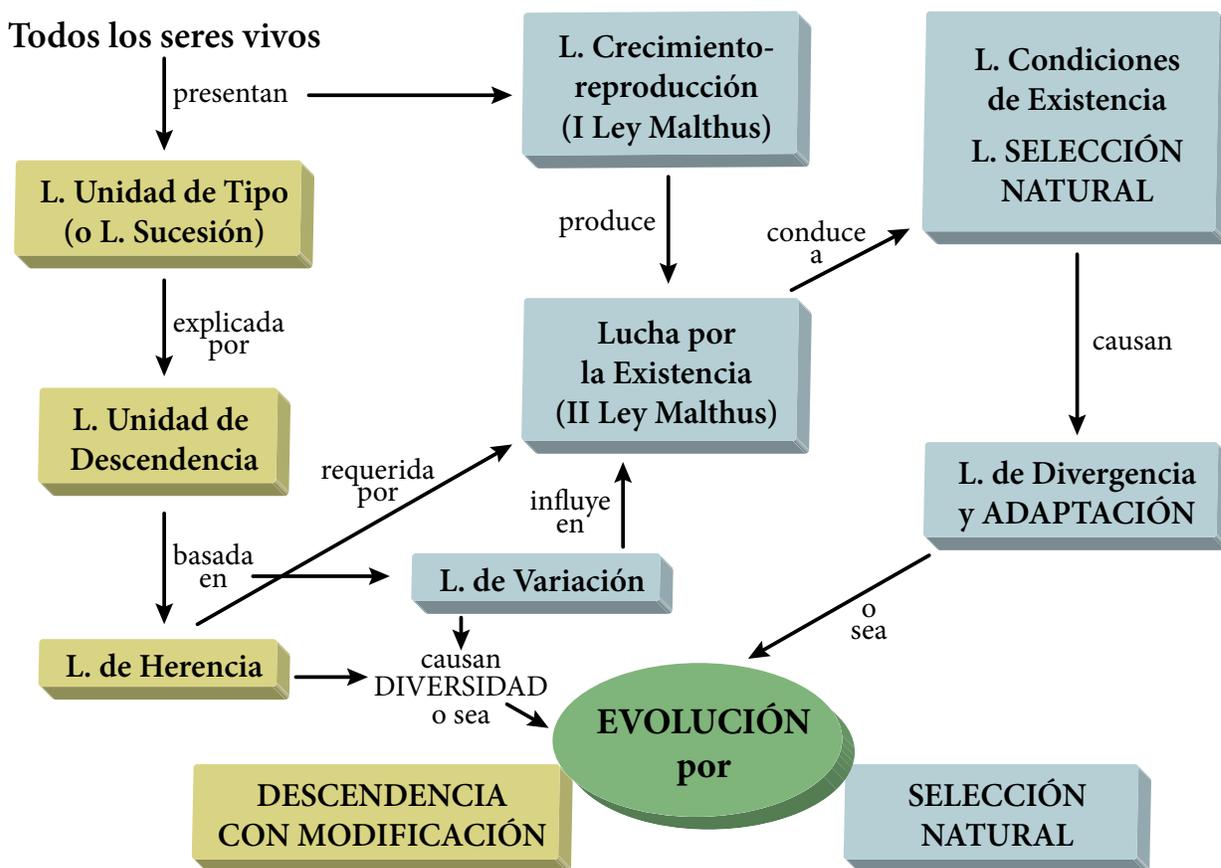


Figura 1. Mapa conceptual conectando las leyes de Darwin en las dos grandes teorías de Evolución (modificado de Spotorno 2011).

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 espermatozoides de los individuos “compiten” por fecundar al óvulo. Si existe variabilidad en el rasgo (cantidad de espermatozoides), si éste se transmite (hereda), y si éste confiere mayor descendencia en relación al resto de las variantes (mayor cantidad de espermatozoides mayor probabilidad de tener progenie), se espera que la selección natural favorezca ese rasgo, en este caso la cantidad de espermatozoides. De esta forma, se genera la hipótesis que en especies de primates polígamos los machos tienen grandes cantidades de espermatozoides 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 espermatozoides), mayor que las especies monógamas del mismo tamaño. 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 necesariamente involucra al 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 postraumática. 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 definidos. 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 histo-

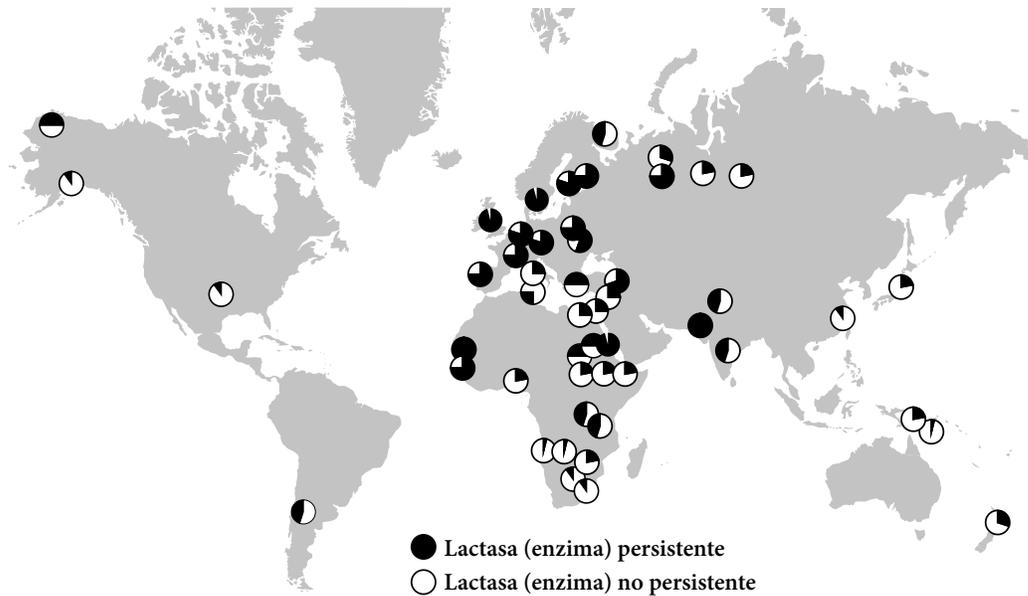
ria evolutiva (Spotorno 2013). Hoy en día, tanto la Medicina Evolucionaria (Spotorno 2005; Tajer 2010), como los estudios en Comportamiento Humano (Cartwright 2008), son disciplinas cuyo marco conceptual se basa en las dos teorías evolutivas recién revisadas (Fig. 1). En términos médicos, a partir de 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).

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 inferior. Se ha inferido que la no persistencia es probablemente el rasgo ancestral, ya que nuestros parientes más cercanos como chimpancés y gorilas también presentan el mismo rasgo. 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, 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.

Enfermedad o Rasgo Biológico	Explicación Evolutiva
Asma y alergias	<p>En el pasado, nuestros antepasados estaban expuestos a una gran cantidad de parásitos. En respuesta a los parásitos, algunos individuos desarrollaron mecanismos de defensa como la sobreproducción de anticuerpos o inmunoglobulinas. Esta respuesta también ayudó a minimizar los casos de alergias y asma favoreciendo la sobrevivencia de los individuos. Hoy en día, la disminución de parásitos y la higiene han provocado un incremento en los casos de alergia y asma por acción de otros estímulos ambientales.</p>
Hipertensión arterial	<p>En un principio la sal era un recurso escaso y tenía un importante rol en el control de la presión arterial. En contextos en donde la sal era escasa, algunos seres humanos desarrollaron, al azar, mecanismos internos de respuesta para conseguir sal y así elevar la presión arterial, favoreciendo de este modo su 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.</p>
Bajo peso al nacer y enfermedad cardiovascular	<p>El hambre durante la gestación produce una modificación sostenida de las pautas metabólicas del feto. En el pasado, ante la escasez, algunos individuos al azar aumentaron la expresión de genes ahorradores para sobrevivir. Hoy en día, en estos individuos ya adultos, los genes ahorradores continúan activos, y esto se traduce en que presentan mayor obesidad, mayor concentración de colesterol y alteraciones en la coagulación con un claro riesgo de sufrir enfermedades coronarias.</p>
Uricemia y presión arterial	<p>En el pasado, ante el problema de escasez de sal y la necesidad de mantener una adecuada presión arterial, algunos individuos desarrollaron un mecanismo para aumentar las concentraciones de ácido úrico. Por lo tanto, algunos individuos al azar dejaron de producir la enzima que ayudaba en la síntesis y eliminación de este ácido favoreciendo la supervivencia. Hoy en día, la elevada ingesta de sal y otros estímulos ambientales, favorecen la concentración de ácido úrico, propiciando un mayor riesgo de padecer hipertensión y gota.</p>

En el pasado, las mujeres expuesta a condiciones medioambientales pobres, falta de alimento y en donde la expectativa de sobrevivencia para la descendencia era baja, generaron mecanismos adaptativos para retrasar la reproducción hasta tener mejores condiciones. Esto significó la detención de la ovulación, amenorrea y disminución de peso. Hoy en día, este mecanismo es posible de observar, principalmente, en mujeres sometidas a condiciones de estrés, mujeres deportistas de alto nivel y mujeres sometidas a dietas estrictas en donde la ovulación se detiene y se evidencia con la falta de menstruación.

Amenorrea

En un principio, la maternidad era un riesgo para la madre y para el hijo. Considerando que la mortalidad aumenta con la edad materna y que al morir la madre se pone en riesgo la supervivencia del recién nacido, algunas mujeres al azar desarrollaron mecanismos que limitan la cantidad de embarazos. Hoy en día, los riesgos de tener un hijo son mínimos, sin embargo este mecanismo continúa activo limitando la maternidad hasta un determinado periodo de tiempo el cual es indicado por la menopausia.

Menopausia

El miedo está presente en todas las especies. En el pasado, ante situaciones de amenaza como el ataque de predadores, algunos organismos al azar desarrollaron mecanismos biológicos de respuesta como la inmovilización ante el depredador, palidez para disminuir el flujo térmico o la piloerección para intimidar al predador. Estos mecanismos ayudaron en la supervivencia de los individuos. Hoy en día, estos mecanismos pueden sobre reaccionar ante situaciones de peligro reales o ante situaciones que pueden inducir el miedo, como por ejemplo películas de terror o el enfrentarse a un examen.

Miedo

La mayoría de los mamíferos se reproducen sexualmente por medio de fecundación interna. Esto asegura el ingreso de espermatozoides por medio de la cópula, pero además permite el ingreso de patógenos. A causa de esto en el pasado, algunas hembras de mamíferos al azar desarrollaron mecanismos adaptativos de protección contra estos patógenos. Uno de estos mecanismos es la menstruación. Hoy en día, en la mayoría de la especies de mamíferos, las hembras presentan ciclos menstruales generando una barrera física en contra de los patógenos que son transportados junto con los espermatozoides.

Menstruación y protección contra patógenos

En el pasado, ante la pérdida de sangre principalmente por acción traumática, algunos organismos al azar desarrollaron mecanismos que les permitieron retener agua y sal para mantener el volumen sanguíneo y así tener niveles adecuados de presión arterial, otorgándoles una ventaja a la sobrevivencia. Hoy en día, este mecanismo sobre reacciona en personas con insuficiencia cardíaca quienes tienden a retener agua y sal generando un incremento en la presión arterial y favoreciendo un mal funcionamiento cardíaco.

Insuficiencia cardíaca

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 y 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 y 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 bas-

tante 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 heterocigidad 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 enfermizos) 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 y 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 heterocigidad, 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.

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, del género *Gasterosteus*) en lagos del Hemisferio Norte y aquellos que involucran a la laucha del género *Chaetodipus* (rock pocket mice). 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.

Amenorrea: Falta o ausencia de menstruación.

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 hered-

itario 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 considerado 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.

Inmunoglobulinas: Son anticuerpos que se encuentran circulando en la sangre u otros fluidos corporales. Las inmunoglobulinas se producen como respuesta a la detección de moléculas extrañas en nuestro cuerpo. Estas moléculas extrañas que desencadenan la producción de anticuerpos se denominan antígenos.

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 Sociobiology* 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 y 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. y 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

Universidad del BíoBío

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

INTRODUCCIÓN

El Origen del Universo

Para 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 el sistema solar y sus 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 Phil-

lip 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 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 (CH_4), amoníaco (NH_3), agua (H_2O) e hidrógeno (H_2). Similarmente, John B. S. Haldane (inglés, 1892 - 1964) sostuvo que también había dióxido de carbono (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 postulado por éste y su sopa primitiva. Para esto construyó un aparato donde mezcló CH_4 , NH_3 , H_2O e 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 calentaban el agua para así producir vapor simulando las condiciones que ese entonces prevalecían en la Tierra inicial. 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, α -alanina, β -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 demostró la formación de estructuras esféricas que llamó microesferas, las cuales se originaban al rodearse por una membrana lipídica muy similar a las membranas 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, sir-



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.

viendo 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 traspasarla 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 catalizadores biológicos no proteicos. Este descubrimiento 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?

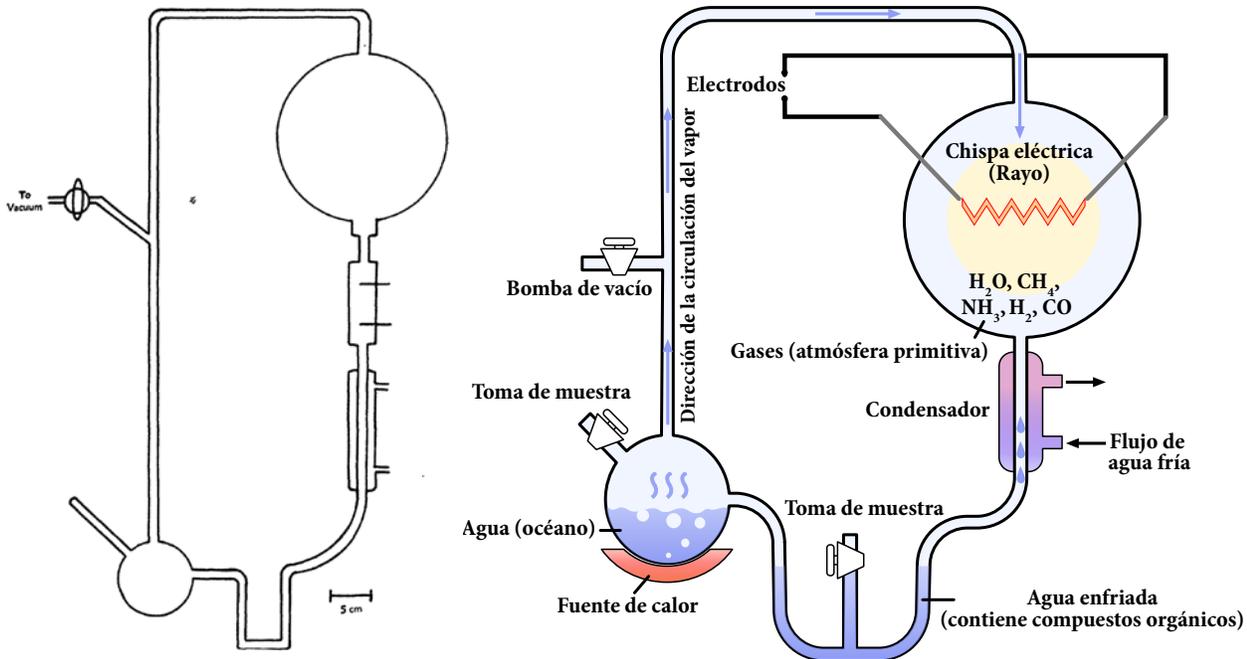


Figura 3. Izquierda. El aparato experimental de Miller tal como fue publicado en su artículo de 1953. **Derecha.** Una idealización del experimento de Miller.

O bien, ¿cuál es la importancia del ARN en la evolución prebiótica? Veamos lo resumido por Billi (2002). 1) El RNA 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 RNA actúan como coenzimas en muchas reacciones biológicas, 5) los deoxirribonucleótidos precursores del DNA 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 RNA guía participan en la edición del RNA, y 8) numerosos virus llevan como único material genético RNA 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 microsferas que incorporaron ribozimas. Aquí surge la pregunta de cómo eran las primeras células vivas. Es posible que primeras células hayan sido procariontes anaeróbicos debido a que prácticamente no había oxígeno libre en la atmósfera. Para obtener energía, debieron haber absorbido nutrientes 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 océanos 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 formación¹⁸. Alrededor de estas fisuras hasta ahora se han descubierto unas 300 especies, incluyendo animales (gusanos, crustáceos, moluscos, esponjas, estrellas de mar) y bacterias¹⁹, 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 hidrotermal¹⁸. 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 manera²⁰: 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 & Wächterhäuser 1998, Wächterhäuser 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 microesferas. 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 RNA), en algunos virus es de doble hebra. Se reconocen también el RNAm (mensajero); RNAt (de transferencia), RNAr (ribosomal); RNAi (interferencia) y mRNA (mitocondrial).

Aminoácidos: molécula orgánica con un grupo amino (NH_2) y un grupo carboxilo (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 micro esferas 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, expuesto 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, 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 componente.

Protenoides: moléculas semejantes a las proteínas de origen termal.

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

Sopa primitiva: compuesto por carbono, nitrógeno, e hidrógeno, expuesto a rayos ultravioleta y descargas eléctricas, base para la formación de aminoácidos, RNAs y compuestos orgánicos simples.

BIBLIOGRAFÍA

Audesirk T. y 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 y 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 y 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.
- Jensen W.B.** 2004. A previously unrecognized portrait of Joan Baptista van Helmont (1579–1644). *Ambix* 51(3): 263–268.
- 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.
- Oró J.** 1974. Cosmochemical evolution and the origins of life. *Proceedings of the 4th International Conference on the Origin of Life and the first meeting of the International Society for the Study of the Origin of Life*, Barcelona, June 25-28, 1973. Springer, 1974, pp. 204-209.
- 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

Universidad del BíoBío

Palabras Claves: especie, esencialismo, enaíma, anaíma, fijismo, creacionismo, catastrofismo, transformismo, uniformismo, neodarwinismo, genotipo, fenotipo, saltacionismo (teoría mutacionista, monstruos esperanzadores, equilibrio puntuado).

INTRODUCCIÓN

La concepción de una especie

Para 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 apa-

riencia 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 la 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 vivíparos 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-c. 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 alimentarse. 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 Nilsson Linnæus 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 Baron 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. Él 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 400 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 (Smith 2009). 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 haber ocurrido la publicación de ambos trabajos, no tuvo 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

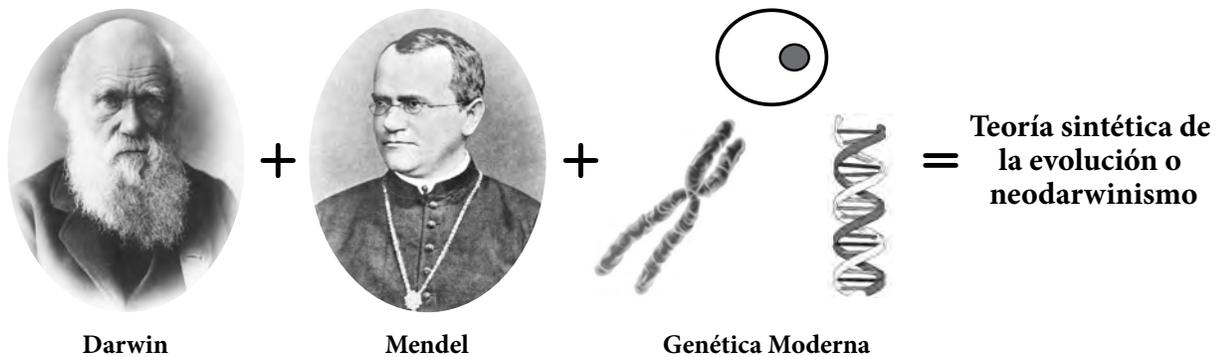


Figura 1. Las leyes de Mendel y la genética moderna sustentaron la teoría de Darwin por selección natural. Todo esto en su conjunto constituye el neodarwinismo.

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

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 (stasis), 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 a otra especie, 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.

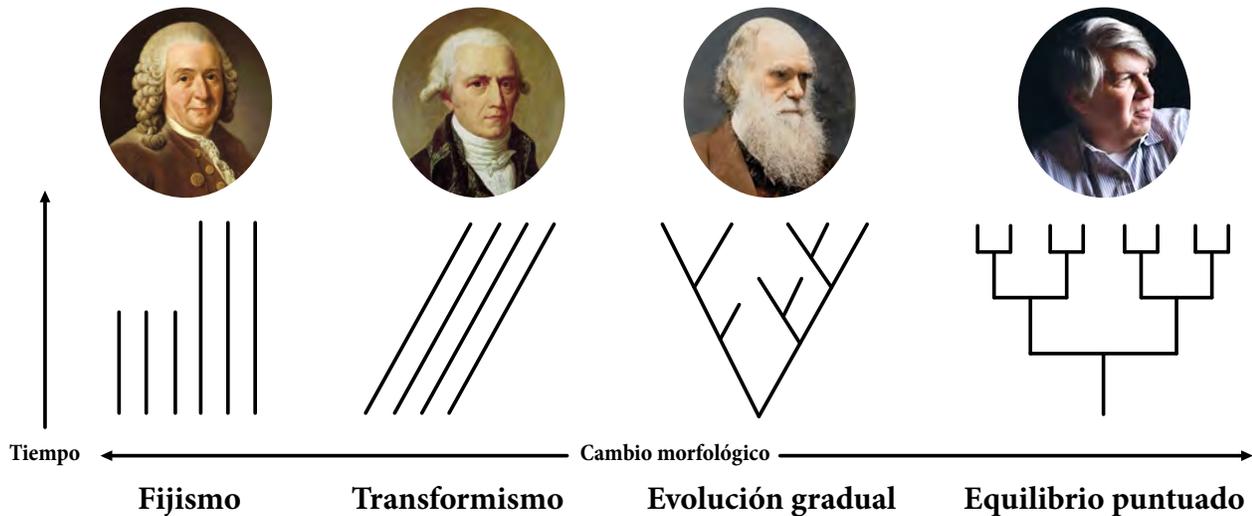


Figura 2. Origen y evolución de las especies. En el Fijismo (Creacionismo), representado por las ideas de Linneo, las especies tienen un origen independiente (separado), permaneciendo inmutables desde la Creación. En el Transformismo de Lamarck las especies tienen un origen separado, pero sufren cambios 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 trans-

formación 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, 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 propio y único, 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, fisi-

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

Fijismo: el fijismo sostiene que cada especie de seres vivos 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.
- 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.

Evidencias de la evolución

María Cecilia Pardo Gandarillas

Laboratorio de Genética y Evolución,
Universidad de Chile

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 análoga 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 tema, 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 organismos que explican su distribución presente. 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. Fósil de cefalópodo.

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

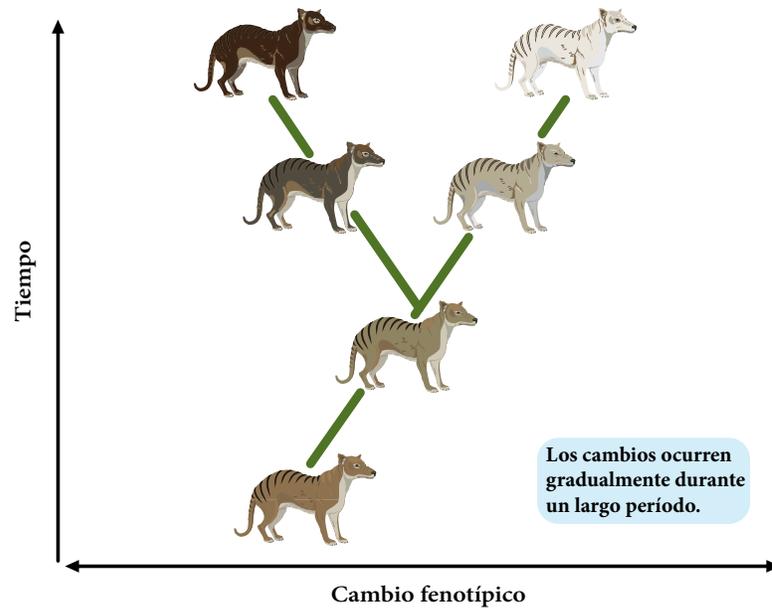
varias razones porque ciertos registros fósiles son raros o escasos. En primer lugar, hay diversas clases de organismos que raramente llegan a fosilizar porque son delicados, carentes de partes duras, o porque ocupan ambientes, tales como, bosques húmedos donde la descomposición es rápida, impidiendo 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 erosionado, metamorfoseado o hundido, y deben entonces estar expuesta y accesible 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, han dejado 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 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

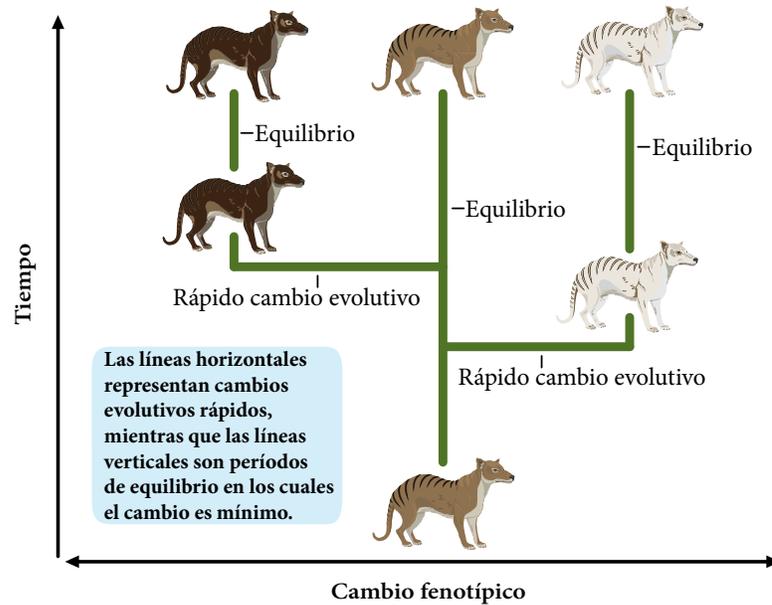
terminología “**descendencia con modificación**”, se refiere al hecho de que las nuevas variaciones en los individuos son el resultado de la transmisión de rasgos, la mitad aportados por la madre y la otra mitad por un padre (Hannibal y Middleton 2009). Para Darwin, la historia de la vida es como un 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 (¿alguna vez has pensado en ti mismo en relación con una estrella de mar, una mariposa, un hongo?), también es una base



(a) Gradualismo



(b) Equilibrio puntuado

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

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 espe-

cies, 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).

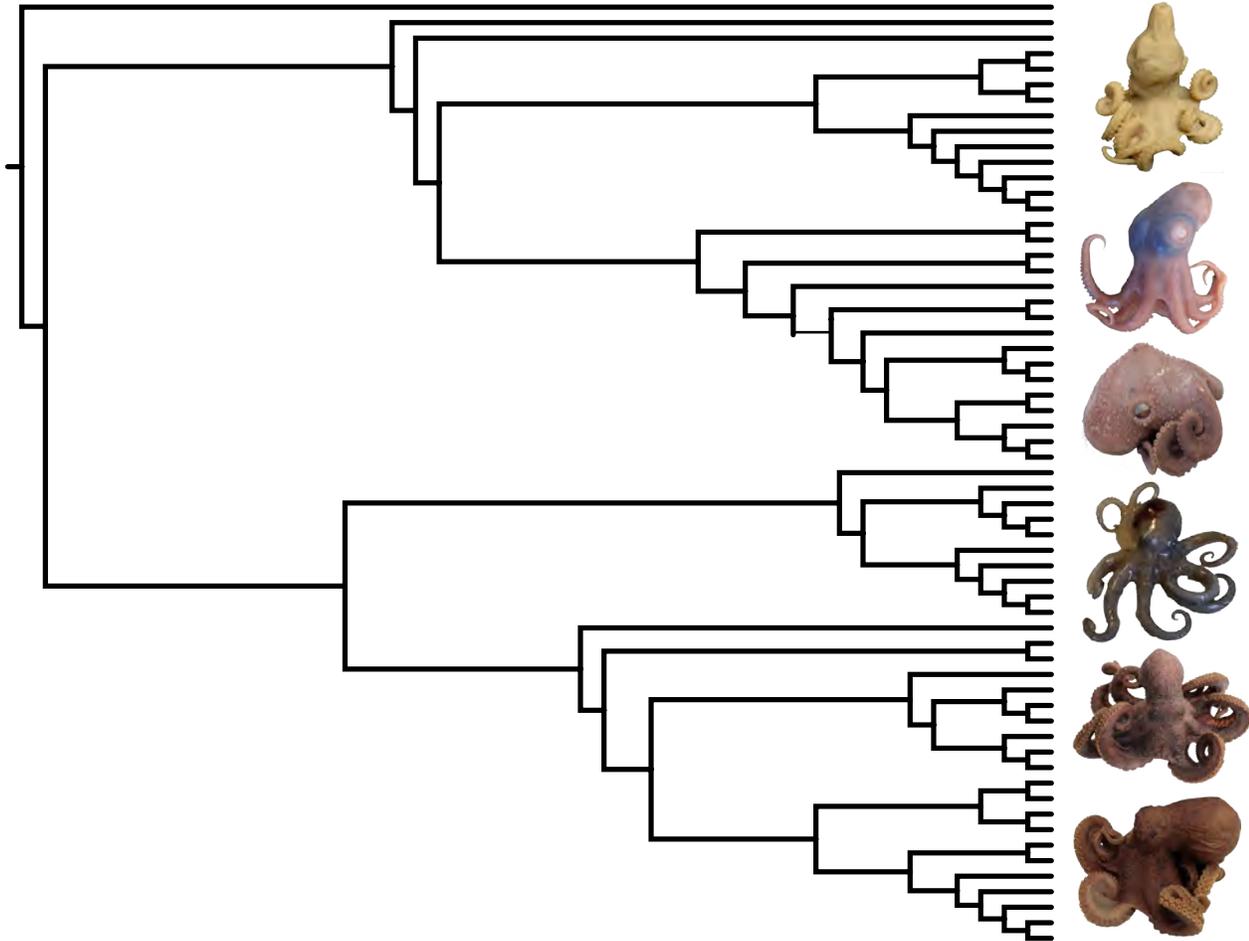


Figura 3. Arbol de especies que contiene información sobre los patrones (topología) de la diversificación de especies.

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**, denominado 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 Sarcop- terigios es secuencialmente mayor. Luego 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 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.

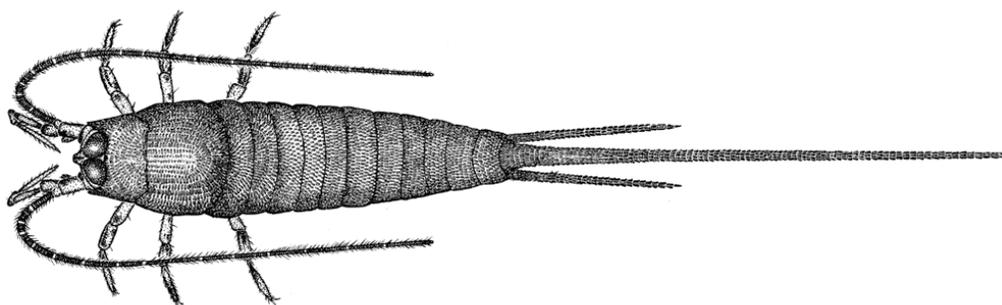


Figura 4. Insecto “con cola de cerdas” y sin alas (orden Archaeognatha).

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 (Futuyama 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 pentadácti-

lo, 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 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.

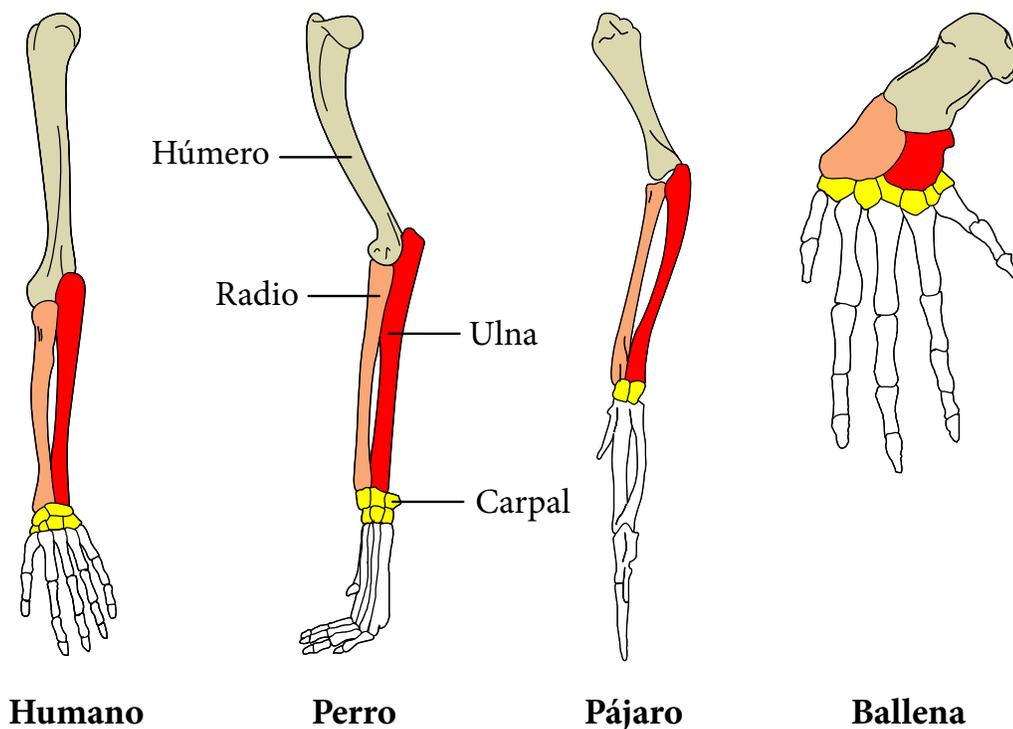


Figura 5. Ejemplo de homologías morfológicas. Plan básico de los huesos de las extremidades anteriores de algunos tetrápodos.

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 quiridido), aunque en el adulto esta correspondencia desaparece (Fig. 6A y 6B). Si observamos este miembro en el embrión, la correspon-

dencia 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.

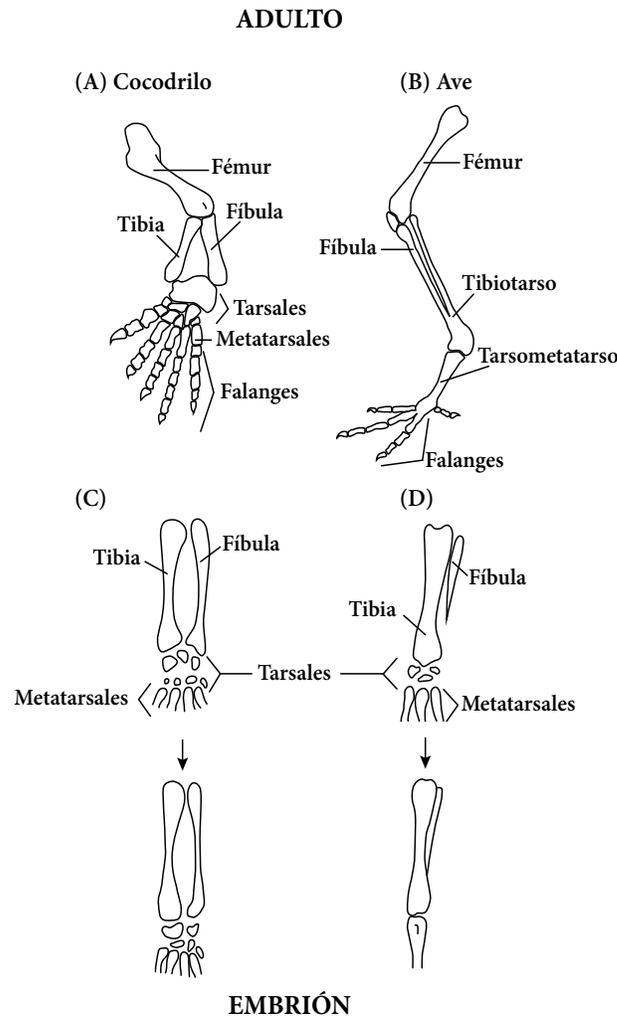


Figura 6. Extremidades posteriores de un cocodrilo adulto (A) y un ave adulta cualquiera (B). La Estructura homóloga del miembro es más evidente en el embrión (C y D, respectivamente) que en el adulto, sobre todo por el hecho de en aves, durante el desarrollo, algunos elementos esqueléticos se fusionan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

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 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

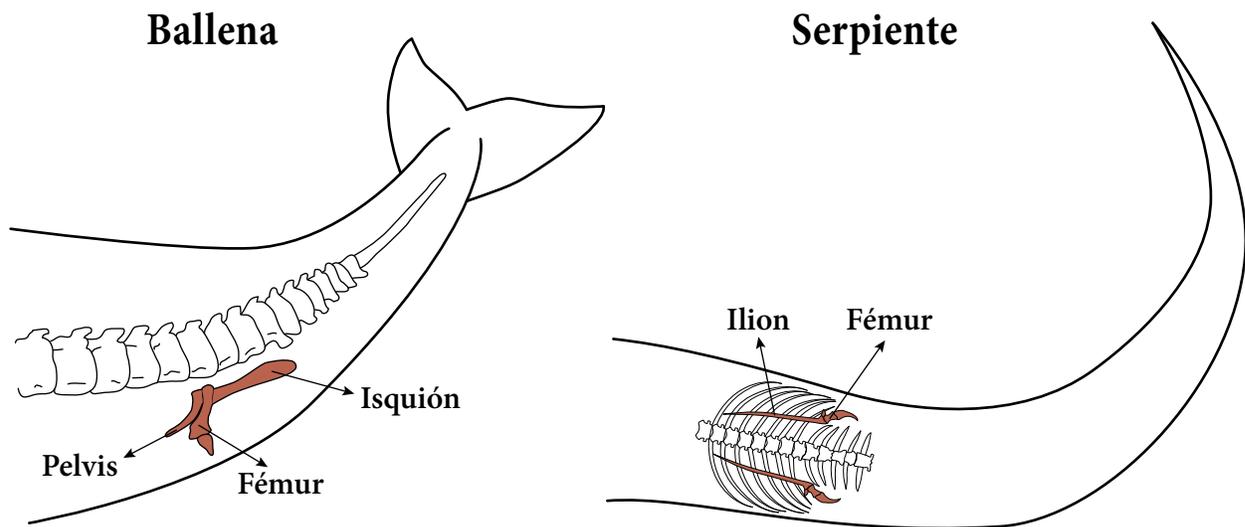


Figura 7. Las ballenas y las serpientes carecen de apéndices posteriores. Sin embargo, en su esqueleto presentan vestigios de huesos homólogos a los miembros posteriores de otros tetrápodos.

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 simple-

mente 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.

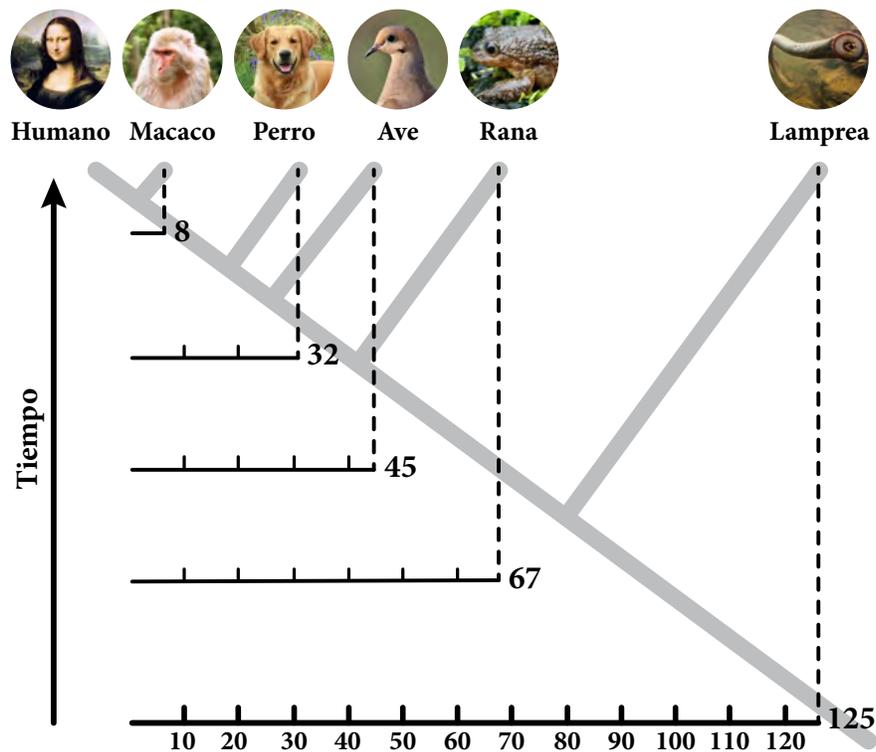
La palabra mutación se refiere tanto al proceso de alteración de un nucleótido(s), gen(es) o cromosoma(s) y para su producto, es el estado alterado de un gen o cromosoma.

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 determina dos 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 β 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 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.



Número de diferencias en aa entre los polipéptidos de hemoglobina de cada especie

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).

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, independientes 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 dentro de un tiempo relativamente corto, donde los linajes son modificados por diferentes formas de vida (Schluter 2000). Los denominados pinzones de Darwin comprenden la actualidad a un grupo de 15 especies endémicas (14 se encuentran en las Islas Galápagos y 1 en la Isla de

Cocos) 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).

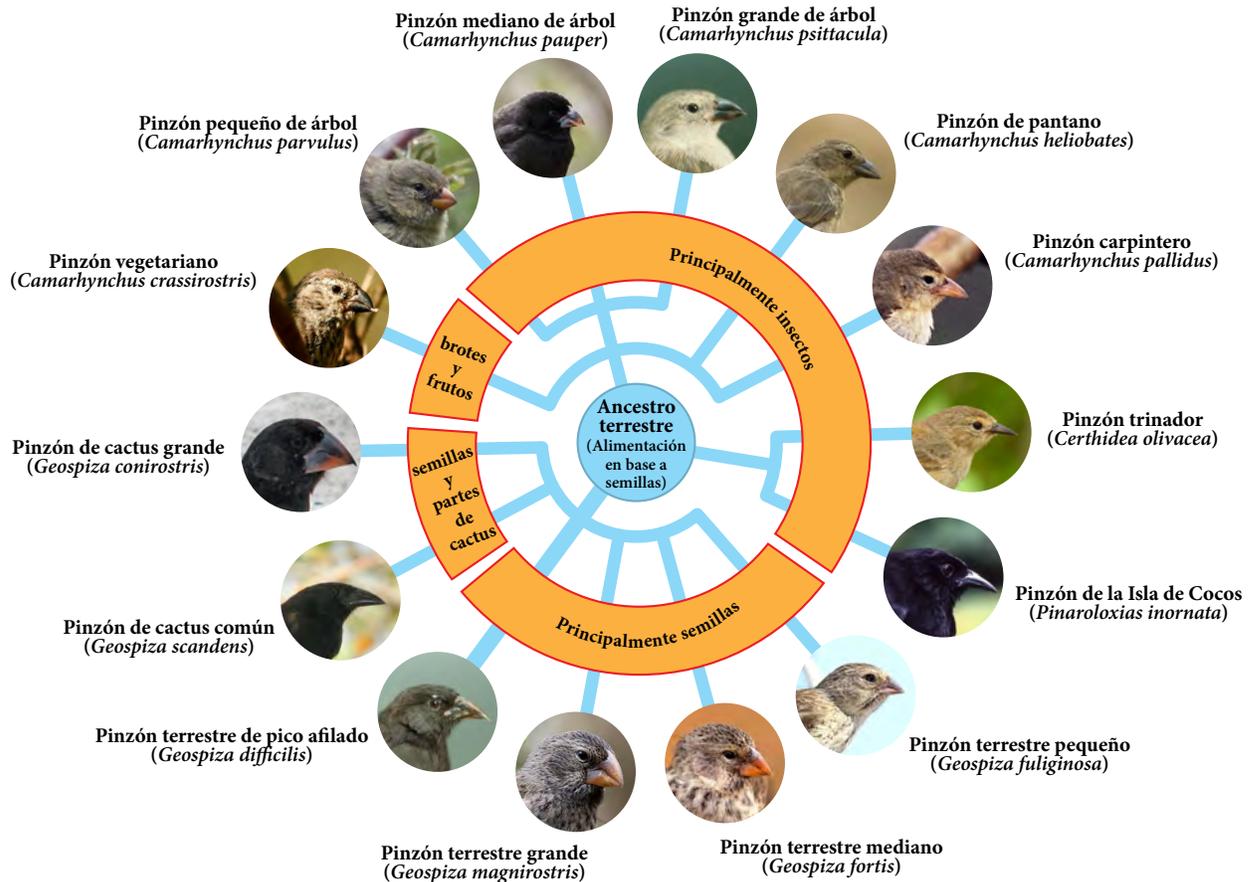


Figura 9. Radiación adaptativa de los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos e Isla Cocos. Los picos de estas especies están adaptados a sus diversos hábitos de alimentación.

Un ejemplo extraordinario de la biogeografía para explicar la evolución de los “aves 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).

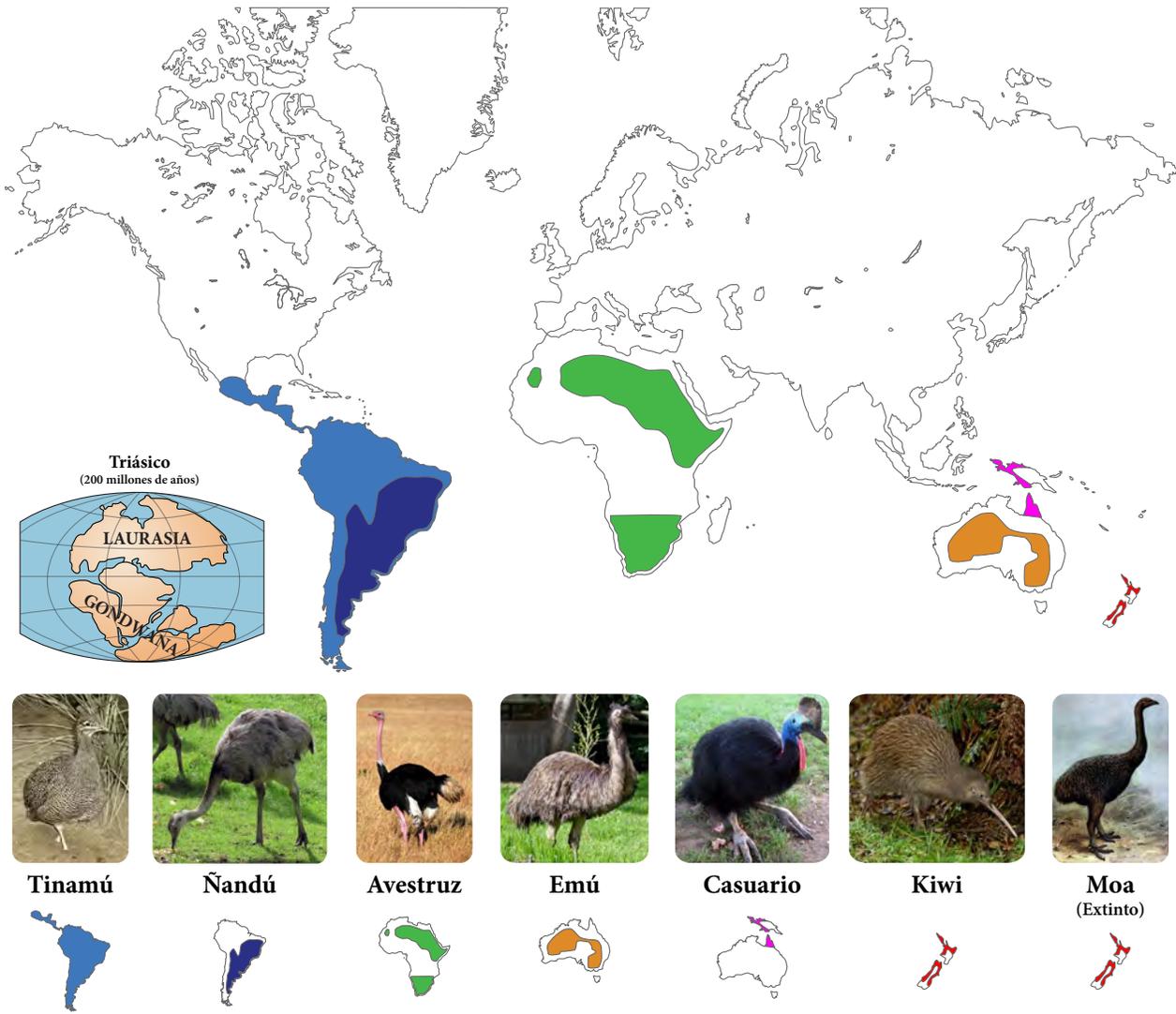


Figura 10. Las ratites son un clado de aves paleognatas originado en Gondwana hace más de 90 millones de años.

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 ha sido confirmadas o verificadas por observación y experimentación, y por lo tanto, aceptada como explicación de algunos hechos, de esta manera constituye 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*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma D.J. 2005. *Evolution*. 1st ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma D.J. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hannibal M.E. & S. Middleton. 2009. *Evidence of Evolution. Introduction*. 1st 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*, 4th 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*, 9th 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*. 2nd 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 de 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, aguas; *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 lavan 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 Naturaleza*” (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 media

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 vivientes”* 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 (www.sochigen.cl)

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 (www.socevol.cl)

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: Colombia, 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^{da} 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 Velloso 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, *Australopithecus* 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 conocimiento?; 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.

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).

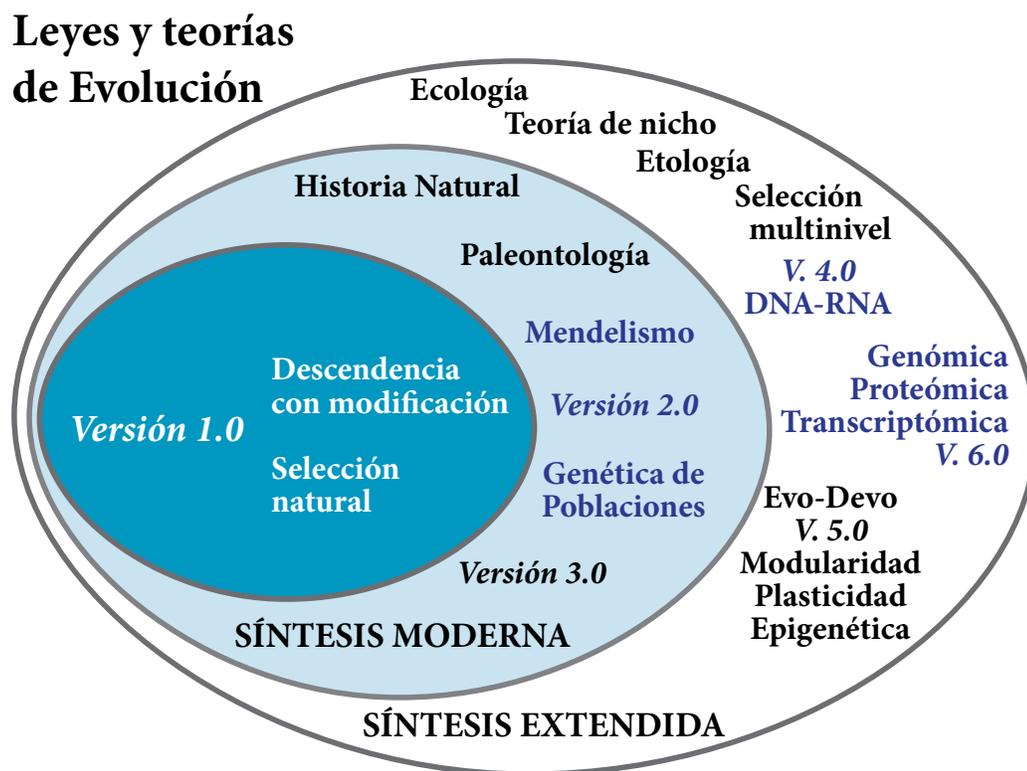


Figura 1. Teorías y leyes de la evolución integradas en distintas versiones (nomenclatura de versiones según Ureta 2012; mod. de Pigliuci 2009).

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 desar-

rolla 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 F₂, 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: DNA-RNA. 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 DNA, organizada con una doble cadena formada por 4 bases nitrogenadas (adenina- timina; citosina-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 DNA 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 DNA 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 mRNA expresado en cada tipo celular en un momento particular de la célula, por lo tanto comprende el estudio global de los RNA (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 Constitucional 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 trabajo a que hace referencia este capítulo con sus respectivas bibliografías son:

Tamayo Hurtado M. y 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/Walla-

cismo 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 & Pfennig 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_p) 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 defin-

ición 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 μ 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: 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,

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

Entonces, un individuo con genotipo $AaBBcc$ tendrá un fenotipo $P = 4 + 8 + 5 + 0 + e = 17 + \varepsilon$. 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 más abajo, cada planta parental es heterocigota para 2 genes que contribuyen al color de la flor. Al cruzarse los parentales, la F_1 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.

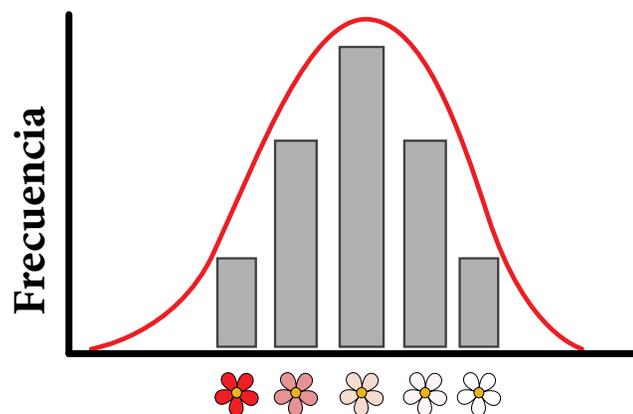


Figura 1. Efecto de la acción poligénica en la expresión de un rasgo fenotípico (color de las flores) sobre la F_1 .

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.

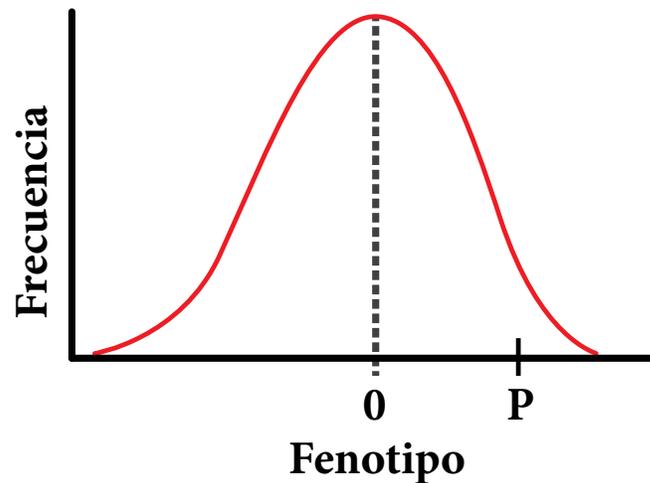


Figura 2. Valor fenotípico P, medido como la distancia al fenotipo promedio (0) en una población con distribución normal.

Veamos ahora, cómo podemos caracterizar la varianza fenotípica de la población. Como el valor fenotípico promedio de la F1 es caracterizado en la Figura 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).

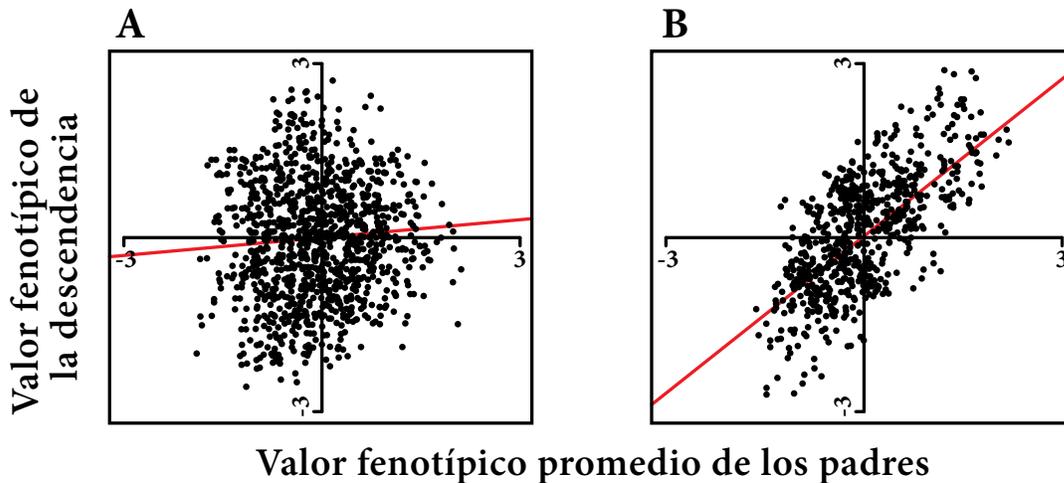


Figura 3. Estimación de heredabilidad en sentido amplio mediante regresión padres-hijos. A) $H^2 = 0.1$, B) $H^2 = 0.9$

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.

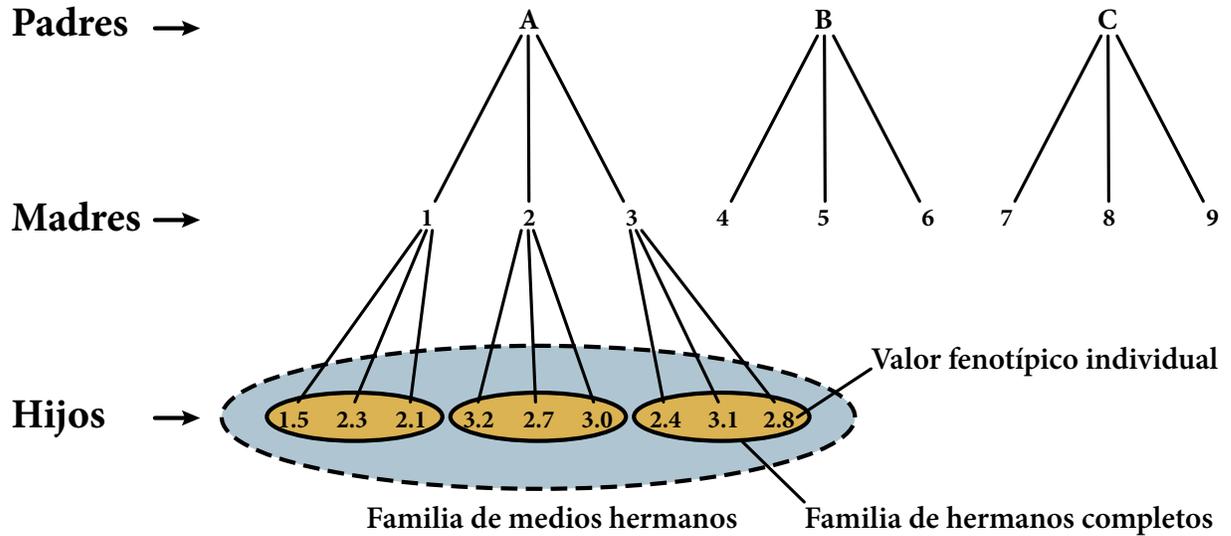


Figura 4. Diseño genético cuantitativo de medio hermanos – hermanos completos. (Modificado de Conner & Hartl 2004).

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 organísmicos 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 organísmico 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 de-

terminado. 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-8. 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 funciones. 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).

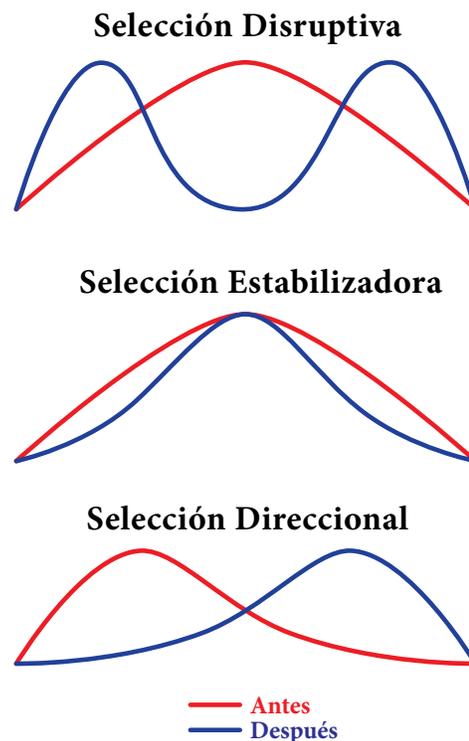


Figura 5. Superficies de selección univariada. En rojo se indica la distribución de frecuencias del rasgo en la población inicial. En azul se indica la distribución de la población resultante luego de un evento de selección intrageneracional.

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 relativa. 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 particio-

nar 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 β 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, β_i representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del rasgo z_i y ε es un término de error. En esta ecuación, el gradiente lineal de selección, β , 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 γ . 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, γ_{ij} , indican si hay selección actuando sobre combinaciones de rasgos z_i y z_j . Es importante señalar que los gradientes de selección direccional (β) 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 β y γ 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 β' y γ' , respectivamente.

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 γ_{ii} y correlacional γ_{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.

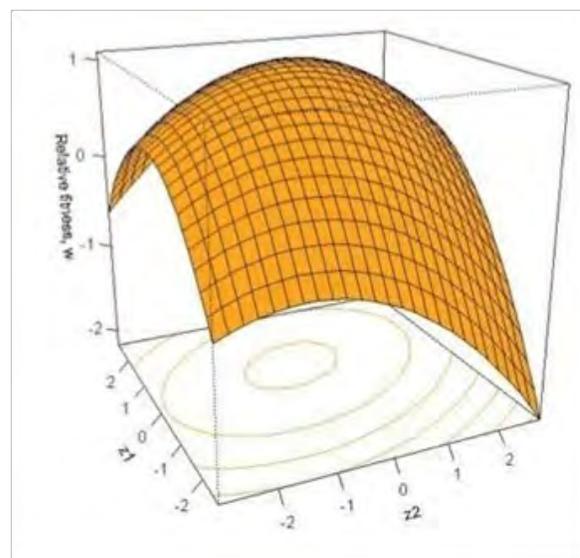


Figura 6. Superficie de selección estabilizadora bivariada con $\gamma_{11} < 0$, $\gamma_{22} < 0$ y $\gamma_{12} > 0$. Tomado de Steven Arnold (en preparación).

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.

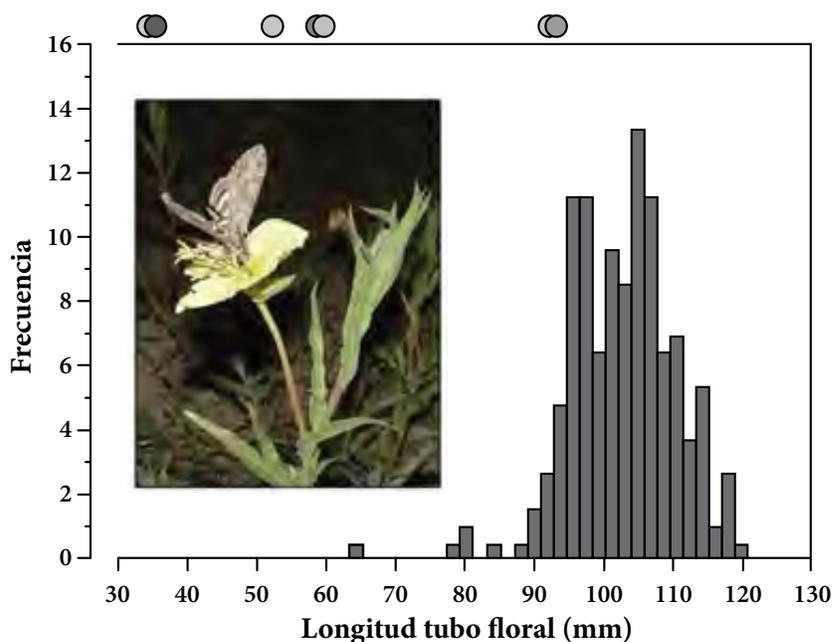


Figura 7. Distribución de longitudes de tubos florales de *Oenothera affinis* en una población Argentina cercana a Córdoba. Círculos sobre el recuadro indica la longitud de las trompas de lepidópteros esfíngidos recolectados en la población. La fotografía inserta muestra un ejemplar de *Manduca sexta*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

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

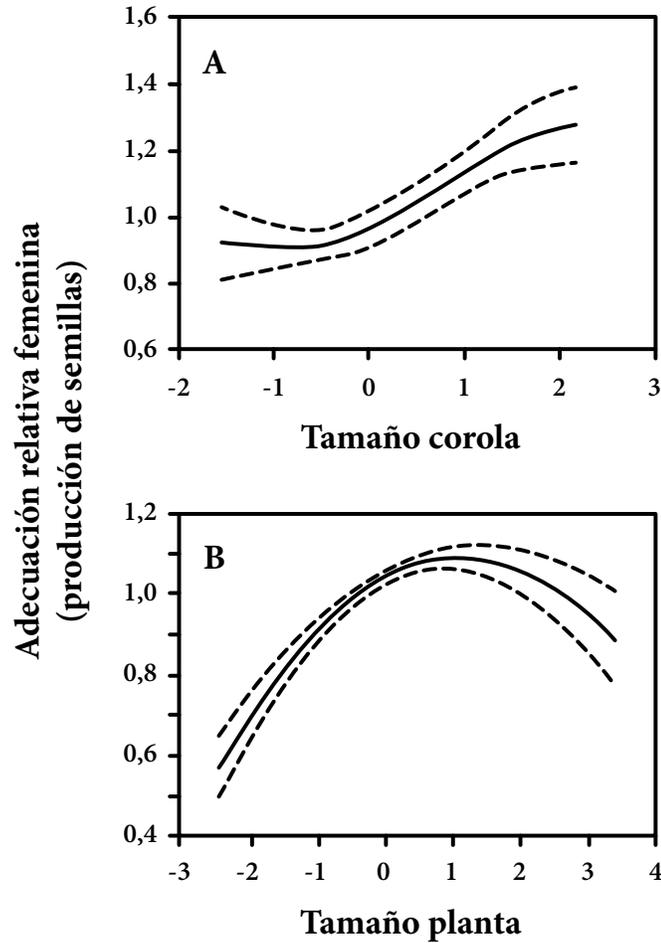


Figura 8. Superficie de selección sobre (A) el tamaño de la corola y (B) el tamaño de la planta. La línea continua indica las estimaciones promedio de adecuación biológica y las líneas semienteradas indican el intervalo de confianza (95%) en torno a los valores estimados. El intervalo de confianza se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

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 Δz_i para cada uno de los rasgos i estudiados, considerando los efectos directos ($G_{ii}\beta_i$, $G_{jj}\beta_j$) e indirectos ($G_{ij}\beta_i$, $G_{ji}\beta_j$) de la selección sobre el conjunto de caracteres i, j bajo estudio.

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

Además de predecir el cambio evolutivo esperado entre generaciones, este modelo permite identificar potenciales restricciones al cambio evolutivo. Por ejemplo, no habrá cambio evolutivo en el rasgo 1 cuando, i) el propio rasgo 1 posee una baja varianza genética (G_{11}), ii) el gradiente de selección sobre el rasgo 1 (β_1) es débil o ausente, o ii) existe una correlación genética (G_{12}) negativa de tal modo que 2 no permite la evolución de 1. En este último caso (iii) la covarianza o correlación genética opera como una restricción al cambio evolutivo.

Un aspecto importante de la evolución multivariada es que a diferencia del caso univariado en que la población puede moverse directamente hacia el óptimo ambiental, debido a restricciones impuestas por correlaciones genéticas la aproximación al óptimo no es lineal sino que depende de la fuerza de las correlaciones entre los rasgos involucrados (Figura 9).

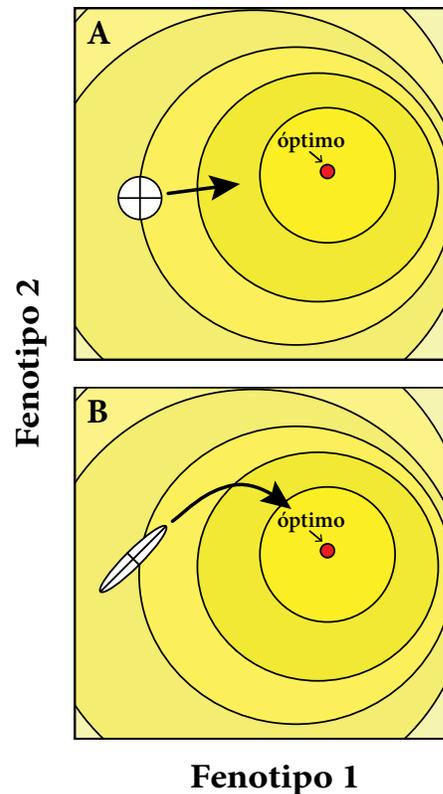


Figura 9. Representación de la trayectoria evolutiva de una población (dos genotipos) hacia un óptimo ambiental estable en una población con rasgos (A) sin correlación genética (B) correlacionados genéticamente.

CONCLUSIONES

Actualmente, uno de los desafíos importantes de la teoría de evolución fenotípica consiste en congeniar los modelos de evolución multivariada de caracteres cuantitativos (*i.e.*, aquellos desarrollados brevemente en este capítulo) con aquellos de nivel macroevolutivo, es decir con los fenómenos de nivel superior al poblacional (*e.g.*, tasas de especiación, extinción y diversificación de especies). A pesar de formar parte implícita del modelo de evolución de Darwin, el avance en estos dos dominios ha ocurrido de manera relativamente independiente, lo cual ha generado un enorme hiato que no ha permitido lograr una visión unificada del cambio evolutivo en niveles micro y macroevolutivo. Esfuerzos teóricos recientes y nuevas evidencias empíricas permiten estar optimista respecto a la elaboración de puentes conectores. Por ejemplo, si los procedimientos que permiten representar y comprender la evolución de fenotipos a nivel filogenético se sustentan en modelos de cambio fenotípico poblacional y alteraciones de frecuencias genéticas, debiera ser posible en principio lograr conexiones razonables entre ambos dominios. En este contexto, diversos modelos de cambio se han examinado para representar la evolución de especies a un nivel filogenético que cuentan con modelos genético poblacionales (*e.g.*, modelos de difusión, modelos de umbrales, modelos de cadenas de Markov, procesos escocásticos basados en modelos de movimiento

Browniano, entre otros, ver revisión en Felsenstein 2004, p. 391). El objetivo es encontrar un modelo poblacional que con el menor número de supuestos sea capaz de representar el proceso de evolución de los linajes de especies. Por ejemplo, una representación del proceso bajo un modelo Browniano es indicado en la Figura 10.

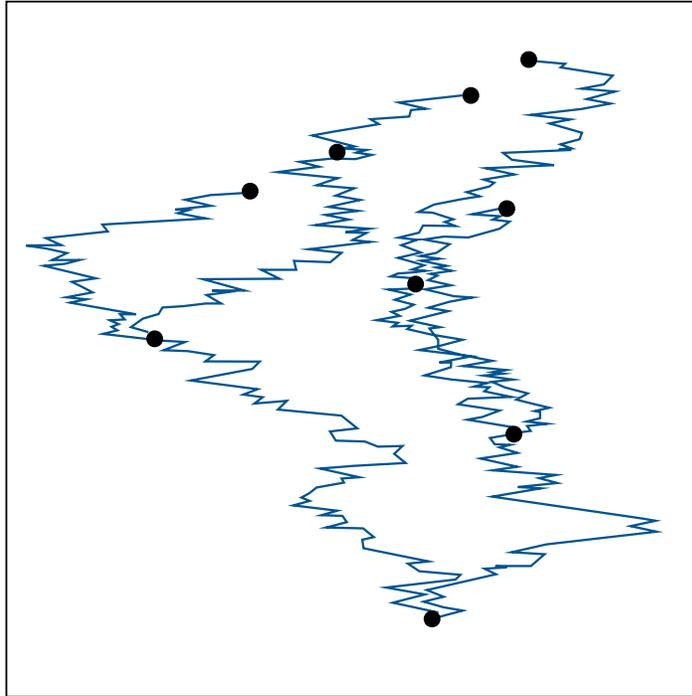


Figura 10. Evolución de un linaje bajo un modelo de cambio Browniano. Cada punto representa una especie ancestral o terminal (Figura 23.2 en Felsenstein 2004). En esta figura se observa la resultante de la evolución de un rasgo a partir de un proceso estocástico desde un único ancestro que se diversifica en 5 especies, cada rama sujeta a evolución Browniana independiente con varianza s^2 por unidad de tiempo y cambio neto en el tiempo t extraído de una distribución normal con promedio 0 y varianza s^2t .

Finalmente, a lo largo de este capítulo se ha intentado revisar de una manera sencilla y didáctica algunos conceptos centrales de la maquinaria microevolutiva para la evolución fenotípica, incluyendo algunas perspectivas de desarrollo actual. Este resumen no ha pretendido ser exhaustivo sino que representa un punto de partida para ingresar en mayor profundidad a los tópicos más complejos de evolución fenotípica en poblaciones naturales.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Proyecto FONDECYT 1120155 (Ecological and genetic constraints on honesty evolution; Investigador Principal: Dr. Rodrigo Medel).

GLOSARIO

Adecuación biológica: fenotipo fundamental en biología evolutiva que resume los componentes de sobrevivencia y fecundidad y que permite la evolución poblacional.

Alelo aditivo: estado de un gen cuyo efecto sumado al de otros genes contribuye a la expresión de un rasgo fenotípico. Posee la propiedad de transmitirse a las siguientes generaciones.

Coefficiente de selección: Se refiere a cualquier parámetros, lineal o no lineal, que informa sobre la fuerza, signo y forma de la selección actuando sobre un rasgo fenotípico.

Dominancia: Se refiere a la contribución relativa de un alelo a un valor fenotípico respecto a la contribución del alelo alternativo. Si ambos alelos tienen igual dominancia, hay codominancia o dominancia igual a 0.

Fenotipo: Propiedad mensurable del organismo que resulta de la acción genética, ambiental, del desarrollo y sus interacciones. Su relación con el contexto ambiental posibilita el cambio evolutivo.

Heredabilidad: Índice que indica cuanto de la variación fenotípica poblacional es atribuible a factores genéticos.

Rasgo cuantitativo: rasgo orgánico cuya variación intrapoblacional es de naturaleza continua.

Respuesta evolutiva a la selección: Expectativa de cambio en el fenotipo uni o multivariado promedio de una población entre generaciones.

Selección fenotípica: Intercambiable con selección natural. Se refiere al proceso de representación diferencial de los individuos a un nivel intrageneracional.

Varianza fenotípica: Se refiere a la variación poblacional de un rasgo fenotípico.

BIBLIOGRAFÍA

- Brodie E.D., A.J. Moore & F.J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313-318.
- Conner J.K. & D.L. Hartl. 2004. *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Cuartas-Domínguez M. & R. Medel. 2010. Pollinator-mediated selection and experimental manipulation of the flower phenotype in *Chloraeabletioides* (Orchidaceae). *Functional Ecology* 24: 1219-1227.
- Felsenstein J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- González W.L., L.H. Suárez, R. Guíñez & R. Medel. 2007. Phenotypic plasticity in the holoparasitic mistletoe *Tristerixaphyllus* (Loranthaceae): consequences of trait variation for successful establishment. *Evolutionary Ecology* 21: 431-444.

- Kingsolver J.G. & D.W. Pfennig.** 2007. Patterns and power of phenotypic selection in nature. *Bioscience* 57: 561-572.
- Lande R.** 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- Lande R. & S.J. Arnold.** 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Larson E.J.** 2004. *Evolution: The remarkable history of a scientific theory*. Random House, New York.
- Lynch M. & B. Walsh.** 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Medel R.** 2000. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology* 81: 1554-1564.
- Medel R., A. Valiente, C. Botto-Mahan, G. Carvallo, F. Pérez, N. Pohl & L. Navarro.** 2007. The influence of insects and humming bird on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30: 812-818.
- Medel R. & J. Nattero.** 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. En: Medel, R., M.A. Aizen, & R. Zamora (eds.). *Ecología y Evolución de Interacciones Animal-Planta: Conceptos y Aplicaciones*. Editorial Universitaria, Chile.
- Medel R., M.A. Méndez, C.G. Ossa & C. Botto-Mahan.** 2010. Arms-race coevolution: the local and geographic structure of a host-parasite interaction. *Evolution, Education and Outreach* 3: 26-31.
- Mitchell-Olds T. & R.G. Shaw.** 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41: 1149-1161.
- Schluter D.** 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861.

Genética de poblaciones

Carlos Y. Valenzuela

Programa de Genética Humana, ICBM,
Facultad de Medicina, Universidad de Chile

Palabras claves: : pangénesis, población mendeliana, frecuencias genotípicas, frecuencias génicas, polimorfismo, monomorfismo, panmixia, mutación, selección, deriva genética, migración, equilibrio de Hardy-Weinberg, selección normalizante, direccional, disruptiva, resiliencia.

INTRODUCCIÓN

El problema central

Propuesto el proceso evolutivo, por Darwin, como descendencia (herencia) con variación y diversificación por selección natural, quedó como problema central cuál era el origen de la diversidad y cuáles eran las leyes de transmisión de los caracteres y consecuentemente las de la evolución. En justicia no sólo Darwin fue quien propuso estas ideas, también lo hizo Wallace en casi los mismos términos. Sin embargo, la mayor parte de los biólogos de fines del siglo XVIII y los del siglo XIX eran evolucionistas bajo el nombre de transmutacionistas, creían en la transformación de las especies y varios pasaron sus vidas realizando cruces entre cepas, razas y especies para obtener híbridos fértiles (Kolreuter, Gardner, precursores de Mendel); con resultados muy pobres en cuanto a fertilidad de los híbridos interespecíficos en animales pero no así en plantas (trigo, maíz, arroz y otros cultivables).

En Chile el Abate Molina fue claramente evolucionista unos 60 años antes de los trabajos de Darwin-Wallace. Uno de estos convencidos evolucionistas fue Mendel que emprende sus investigaciones que duraron más de ocho años con el objeto de dilucidar las leyes que rigen el proceso de evolución orgánica (lo dice así en su trabajo fundamental). Cabe decir que este trabajo de Mendel fue publicado en 1865 (y no se generalizó hasta 1900 con motivo de su redescubrimiento), sólo siete años después de los trabajos de Darwin y Wallace (los empezó en 1859).

Pero las investigaciones de Mendel concluyeron que los factores hereditarios eran invariantes y la variación observada era una simple combinatoria de los factores fijos existentes por lo que la evolución era imposible. Por otra parte Darwin creía en la **pangénesis** que venía desde los griegos: los órganos enviaban gémulas por vía sanguínea a los gametos y estos se mezclaban para constituir los nuevos individuos. La pangénesis también hacía difícil la mantención de la variación por la tendencia, al combinarse las acciones de las gémulas en el descendiente, de ir al promedio y además, había que aceptar sin fundamento que las gémulas podían variar entre generaciones. Cuando en 1900 se redescubrieron los trabajos de Mendel, quedó claro que la herencia era particulada, es decir, factores hereditarios discretos, que no se mezclaban en los individuos y que segregaban en los gametos en proporciones definidas (1/2) y que producían los caracteres. Quedó también claro que la variación de los caracteres era producida por la combinatoria de estos factores (llamados genes posteriormente) en los individuos, que en el caso de las especies diploides eran dos, pero que al haber muchos de ellos en la población podían originar una variación enorme. Posteriormente se descubrió que estos genes estaban en cuerpos teñibles y visibles al microscopio a los que se llamó cromosomas. Más tarde se descubrió que la naturaleza de ellos correspondía al ácido desoxiribonucleico (ADN) con sus cuatro bases adenina, timina, guanina y citosina (A, T, C y G, respectivamente).

Se había descubierto la regularidad en la producción de diversidad en los individuos y la mantención de esa variación en la población; pero esa diversidad se conservaría igual hasta el infinito. Por tanto lo que faltaba por descubrir era el origen de la nueva diversidad o la fuente de la variación. Esta fuente de variación se descubrió y resultó ser la mutación tanto puntual como a nivel cromosómico. Entonces la mutación produciría nuevos alelos (el nombre para los genes alternativos que pueden pasar sólo uno al gameto correspondiente), y estos por combinación en los individuos diploides (eucariotes en general) o directamente en los haploides (procariotes en general) darían y mantendrían la diversidad genotípica y en interacción con el ambiente darían la diversidad fenotípica. Estaba todo listo para hacer una teoría cualitativa y cuantitativa del comportamiento de los genes, su variación y mantención en las poblaciones.

DESARROLLO

La población

Una población es un conjunto de seres reales o teóricos: de números, de tarros de una fábrica, de animales de un cerro, etc. aquí nos interesa precisar que es un conjunto de seres vivos que interactúan a través de relaciones bióticas (de vida) que pueden ser de ancestría o descendencia o ecosistémicas. Nos interesa la evolución de estas poblaciones y para ello debemos definir como describiremos, constataremos o mediremos los cambios a través del tiempo o de las generaciones. El elemento fundamental de la genética del cual sabemos su transmisión hereditaria es el carácter que puede ser un fenotipo.

Caracteres y fenotipos

Un carácter es un elemento morfológico, fisiológico, bioquímico o de comportamiento de los seres vivos por el que podemos clasificar o distinguir a los individuos de una población. Los fenotipos son caracteres que tienen alguna determinación genética. Todo fenotipo es un carácter pero no todo carácter es un fenotipo. El idioma que se habla no tiene ninguna determinación genética, es un carácter pero no un fenotipo. La velocidad con que se habla si es un fenotipo porque alguna determinación genética tiene. Hay fenotipos moleculares como la ubicación de una base nucleotídica en un sitio nucleotídico que prácticamente no tienen componente ambiental (pero puede mutar y eso es algún determinante ambiental). El concepto o convicción central de la biología actual es que todo carácter es producido por la interacción entre el genoma y el ambiente, siendo esta nula en el caso de los caracteres no fenotipos donde el genoma tiene acción cero.

Clases o tipos de caracteres o fenotipos

Los caracteres pueden clasificarse como cualitativos si son irreductibles o inexpresables por números o cuantitativos si pueden describirse por una función numérica. Entre los cualitativos, que se describen en la población por su distribución de frecuencias, tenemos los nominales y los ordinales. Los nominales no tienen relación jerárquica entre ellos como ser los grupos sanguíneos: AB, A, B y O y en general las condiciones sano - enfermo. Los ordinales tienen relación jerárquica entre ellos como ser los estratos socioeconómicos. Entre los cuantitativos están los discretos y los continuos. Los discretos son descriptibles con funciones en los números naturales, como ser número de dientes, número de vértebras y que pueden tratarse poblacionalmente con las frecuencias o bien con medidas de centralidad (promedios, modas, medianas) y de dispersión (varianza, desviación típica, percentiles), técnicamente hablando con funciones de distribución y de probabilidad discretas; estos caracteres han recibido también el nombre de merísticos. Los continuos se describen con funciones en los números

reales como ser estatura, peso, presión arterial, etc. y se tratan poblacionalmente con medidas centrales y de dispersión como los discretos; técnicamente hablando con distribuciones de densidad o probabilidad continuas. Las preguntas evolutivas pueden formularse ahora precisamente en función de estas distribuciones de frecuencias o de sus medidas de centralidad y de dispersión ¿Cuál será la tendencia del porcentaje de la votación de la Derecha política? ¿Aumentará la estatura en el chileno? ¿Disminuirá la desigualdad socioeconómica en Chile? ¿Se modificarán las frecuencias de los grupos sanguíneos?.

Caracteres

Cualitativos	Nominales
	Ordinales
Cuantitativos	Discretos (Merísticos)
	Continuos

Debe notarse que un fenotipo cuantitativo continuo puede ser producido por una pareja de genes en un locus con una amplia gama de interacción ambiental que produce en la población una curva *gaussiana*; pero también puede ser producido por alelos de múltiples loci que agregan un poco al fenotipo y las clases discretas son borradas por el ambiente. Pero un fenotipo discreto sea merístico, o cualitativo puede también ser producido por alelos de un locus o de múltiples loci interactuando con el ambiente con efecto umbral (más de 4 alelos producen un fenotipo, 4 o menos producen otro fenotipo).

Frecuencias genéticas: elemento fundamental de la genética de poblaciones

Nos preocupa la evolución de los fenotipos y su determinación genética ya que los caracteres que no son fenotipos tendrán una evolución principalmente ambiental, circunstancial o contingente no asimilable a las leyes de la Genética; esta evolución será motivo de la Sociología, Antropología u otras ciencias. Pero surge la fascinante pregunta, por ejemplo, si hay relación causal entre la estructura genética y la socioeconómica cultural que no podemos tratar aquí. Las herramientas para describir esta evolución se desarrollaron primero para los caracteres cualitativos, pues fueron éstos los que usó Mendel. Entonces la pregunta es ¿Cómo se modificarán las frecuencias fenotípicas, genotípicas y génicas en el transcurrir de las generaciones? Describiendo y encontrando estas leyes se determinará cómo evolucionarán los fenotipos. Con un simple ejemplo presentaremos el cálculo de frecuencias genéticas (se entiende fenotípicas, genotípicas y génicas); elegimos el sistema sanguíneo MN en donde en un locus pueden haber dos alelos M y N que son codominantes por lo que se determinan en la población tres clases de fenotipos y genotipos MM (homocigotos M), MN (heterocigotos) y NN (homocigotos N). Tenemos una población de 10.000 individuos

Fenotipo	MM	MN	NN	Total
Número	3.610	4.780	1.610	10.000
Frec. fenotípica	0,361	0,478	0,161	1,000
Frec. genotípica	0,361	0,478	0,161	1,000

En este caso por ser codominantes las frecuencias genotípicas igualan a las frecuencias fenotípicas. Nuestra pregunta es ahora cuáles son las frecuencias génicas $f_M = p$ y $f_N = q$ ($p + q = 1$). Estas frecuencias surgen de contar el número de genes (teóricos) M o N que tienen los homocigotos (por 2) y los heterocigotos (por 1), divididos por el número total de genes en la población.

$$\text{Frec M} = p = [3.610 \times 2(\text{MM}) + 4.780(\text{MN})] / 2T = 12.000 / 20.000 = 0,6$$

$$\text{Frec N} = q = [1.610 \times 2(\text{NN}) + 4.780(\text{MN})] / 2T = 8.000 / 20.000 = 0,4$$

Pero también se puede calcular a partir de la frecuencia de los homocigotos respectivos por 1 (dan un único gameto M o N) más la frecuencia de los heterocigotos dividida por 2 (dan M y N con frecuencia $\frac{1}{2}$)

$$f(M) = f(\text{MM}) + f(\text{MN}) / 2 = (0,361 + 0,239) = 0,6; f(N) = f(\text{NN}) + f(\text{MN}) / 2$$

En general $f(G_i) = f(G_i G_i) + [\sum f(G_i G_j)] / 2, j \neq i$, es decir la frecuencia de un gen es dada por la frecuencia del homocigoto más $\frac{1}{2}$ de la frecuencia de los heterocigotos que lleven ese alelo, ya que en el locus puede haber más de dos alternativas alélicas. Se acostumbra llamar p y q a las frecuencias alélicas cuando en un locus se estudian dos alelos; obviamente ($p + q = 1$).

Hemos encontrado que en esta población las frecuencias genéticas son las descritas ¿Se mantendrán en el tiempo?

Estructura genética de una población

Se entiende por estructura genética de una población la condición dada por sus frecuencias génicas o genómicas, en sentido más amplio, sus relaciones de ancestría, descendencia y apareamiento que dan un proceso dinámico (en el tiempo) sea de su mantención o variación. Se entiende por equilibrio genético de una población si la estructura genotípica no cambia en el tiempo. La pregunta que nos ocupa es ¿son los equilibrios genéticos posibles?

Cuando en una población hay varias formas genéticas se dice que es polimórfica; cuando hay una sola forma se dice que es monomórfica para esa forma (frecuencia 1) y que todas las otras están eliminadas (frecuencia 0). El polimorfismo se ha definido operacionalmente

condicionando a la o las formas con menor frecuencia a no ser esta superior a 1% (0,01) para que no pueda ser producido por simple mutación; pero la definición en categorías absolutas es la dada previamente, sin importar la frecuencia (mayor que 0) del menos frecuente.

Fuentes de la variación de las frecuencias genéticas

La mutación, es la variación de un alelo por alteración en su secuencia de bases que ocurre entre una generación y la siguiente. Ocurre con diferente tasa por generación en procariones (10^{-6} a 10^{-7} por sitio nucleotídico por generación celular) o eucariones (10^{-8} a 10^{-9} en igual dimensión). En cuanto a las bases se tiene que hay mutación de una hacia las otras tres (directa) y de las otras tres hacia ella (reversa). Las mutaciones son recurrentes e inexorables, es decir están ocurriendo siempre en ambos sentidos.

La selección, los individuos pueden dejar un número diferente de descendientes por causas genéticas. Los genotipos son así seleccionados a través de los fenotipos que determinan y las frecuencias génicas se modifican concordantemente. Se define como adecuación biótica o *fitness* absoluto al número de descendientes fértiles que un individuo, genotipo o fenotipo produce. Si es menor a uno es negativo, si es uno es neutro y si es mayor que uno es positivo. El *fitness* relativo es el *fitness* absoluto dividido por algún *fitness* aunque se usa generalmente el mayor *fitness*. Se llama coeficiente de selección absoluto a la diferencia del *fitness* absoluto con 1, así hay selección positiva que no tiene tope numérico, selección negativa que puede llegar hasta -1 y neutralidad selectiva con coeficiente 0. El coeficiente de selección relativo es la diferencia entre el *fitness* relativo y 1; es siempre negativo excepto para el mayor *fitness* en que es 0. Se definen también *fitness* y coeficientes de selección positivos pero el lector no tendrá dificultad en entender que esto es meramente una convención algebraica (cambio de signos algebraicos). En la determinación del *fitness* influyen la fertilidad, la mortalidad, la morbilidad, la nupcialidad y otros procesos que directa o indirectamente condicionan el número de descendientes de un individuo.

La deriva genética, hay fluctuaciones al azar o contingentes en las frecuencias genéticas por simple muestreo o disposición en los procesos de producción de gametos, en la fertilización y en todos los eventos necesarios para la producción y vida de los individuos (ver componentes del *fitness*). Mientras mayor es el número de individuos menos probable es repetir la misma frecuencia genética en la generación siguiente (más probable que varíe), pero mientras menor es el número la variación de las frecuencias entre generaciones puede ser más grande. En el total es esta mayor magnitud la que predomina y por eso en las poblaciones más pequeñas la variación de las frecuencias por simple azar será más grande.

La migración, si se mezclan poblaciones con diferentes frecuencias genéticas la resultante tendrá frecuencias intermedias.

La panmixia, en poblaciones con reproducción sexuada si la elección de la pareja es al azar se habla de cruzamientos panmícticos. Si se eligen preferentemente fenotipos similares se trata de isofenia y anisofenia en caso contrario. Si se eligen individuos emparentados se habla de endogamia y de exogamia si se evitan tales emparejamientos.

Equilibrios genéticos poblacionales

Equilibrio panmíctico o de Hardy-Weinberg

Si en los varones las frecuencias génicas, en la generación 0 de M y N son p_0 y q_0 respectivamente y en las mujeres las frecuencias son las mismas que en los varones, **si el apareamiento es al azar, si no hay mutación, ni selección, ni migración** y si la población es infinitamente grande para que **no haya fluctuaciones por deriva**, se tiene:

		Varones	
		M	N
Mujeres		p_0	q_0
M p_0		MM p_0^2	MN p_0q_0
N q_0		NM q_0p_0	NN q_0^2

$$MM (p_0^2) + MN (2p_0q_0) + NN (q_0^2)$$

$$p_1 = f(MN) + f(MN)/2 = p_0^2 + 2p_0q_0/2 = p_0^2 + p_0q_0 = p_0(p_0 + q_0) = p_0$$

Este resultado se enuncia como que en equilibrio panmíctico:

- i. Las frecuencias fenotípicas, genotípicas y génicas se mantienen ($p_1 = p_0$) entre generaciones;
- ii. Las frecuencias genotípicas están dadas por el cuadrado del binomio de las frecuencias génicas $(pM + qN)^2 = p^2MM + 2pqMN + q^2NN$.

Esto fue demostrado por el matemático Hardy y por el obstetra Weinberg en 1908 que utilizó el desglose de las parejas y de sus respectivas segregaciones (no lo incluiremos aquí). Había sido ya descubierto por Castle en 1904 pero quedó olvidado. Este es un modelo teórico de equilibrio genético inexistente ya que siempre hay mutaciones, selección, la población es finita luego fluctúan sus frecuencias al azar y contingentemente y hay casi siempre apareamientos dirigidos; la migración no es tan generalizada. Este modelo sirve para darse cuenta, al pesquisar sus desviaciones, de los procesos envueltos en su modificación: migración, selección, deriva, mutación, no panmixia.

Equilibrio por mutación directa y reversa.

Si la tasa de mutación directa de M hacia N es u y la tasa de mutación reversa de N hacia M es v , tenemos que al expresar el cambio en frecuencias hay una proporción up_e que pasa de M a N y una vq_e que pasa de N a M. En el equilibrio se tendrá $up_e = vq_e$ que algebraicamente resulta $up_e = v(1 - p_e)$, que implica $p_e(u + v) = v$; y por lo tanto $p_e = v/(u+v)$; y $q_e = u/(u+v)$. Este equilibrio es resiliente es decir si hay fluctuaciones de la frecuencia de equilibrio en más se genera la tendencia para disminuir la frecuencia y si la desviación es en menos se genera la tendencia aumentadora. Las mutaciones entre las bases A, T, G, C se pueden anotar como la matriz:

Base original	Base mutante			
	A	T	G	C
A	u_{AA}	u_{AT}	u_{AG}	u_{AC}
T	u_{TA}	u_{TT}	u_{TG}	u_{TC}
G	u_{GA}	u_{GT}	u_{GG}	u_{GC}
C	u_{CA}	u_{CT}	u_{CG}	u_{CC}

Con tasas iguales el equilibrio es: $(1/4)A$; $(1/4)T$; $(1/4)G$; $(1/4)C$. Si las transiciones (purina a purina y pirimidina a pirimidina) son distintas a las transversiones (purina a pirimidina y viceversa) también se obtiene $1/4$ para todas las frecuencias de bases. Si hay más de dos tasas las frecuencias serán diversas; pero dada la complementariedad de bases habrá tendencia a $fA = fT$ y $fG = fC$, aunque $(fA = fT) \neq (fG = fC)$.

Evolución bajo selección

Tomemos la notación de las frecuencias genotípicas según el modelo de Hardy-Weinberg y agreguemos el fitness relativo y la selección, suponiendo que el heterocigoto tiene el mayor fitness.

Genotipos	MM	MN	NN	Total
Frecuencia	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2	1
Fitness	$1 - s$	1	$1 - t$	$1 - s - t$
Coef. Sel.	s	0	t	

Entonces después de la selección tendremos,

Genotipos	MM	MN	NN	Total
Frecuencia	$p_0^2(1 - s)$	$2p_0q_0$	$q_0^2(1 - t)$	$1 - sp_0^2 - tq_0^2$

Entonces $p_1 = p_0(1 - sp_0)/(1 - sp_0^2 - tq_0^2)$, en el equilibrio $p_1 = p_0 = p_e$. El valor de p_e dependerá de los valores de t y s .

Caso de polimorfismo balanceado, aquí $0 < t, s < 1$; hay ventaja del heterocigoto. Resolviendo la ecuación de segundo grado se tiene que $p_e = t/(s + t)$ y $q_e = s/(s + t)$. Estas son frecuencias resilientes de las que el sistema no puede alejarse, la evolución aquí no es posible (nótese que selección no es sinónimo de evolución). **Caso de selección disruptiva:** $t, s < 0.0$ (selección positiva de ambos homocigotos, note el doble signo negativo que resulta en positivo en la tabla de genotipos), hay desventaja del heterocigoto y como se retira en cada generación la misma cantidad del alelo M y del N desaparecerá el que esté en menor frecuencia al momento de iniciar la selección, se produce un polimorfismo inestable que inexorablemente va a un monomorfismo de uno de los alelos.

Selección parcial contra los homocigotos recesivos, en este caso reemplazamos a M por A y a N por a; $s = 0; 0 < t < 1$

Genotipo	AA	Aa	aa
H-W	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2
Fitness	1	1	$1 - t$
Frec. Correg.	$p_0^2/(1 - tq_0^2)$	$2p_0q_0/(1 - tq_0^2)$	$q_0^2(1 - t)/(1 - tq_0^2)$

Trabajamos con q que es la que se reduce $q_1 = q_0(1 - tq_0)/(1 - tq_0^2)$

El equilibrio solo se alcanza cuando $q_1 = q_0 = q_e = 0$. Es decir se elimina el alelo a.

Selección completa contra aa; entonces $t = 1$ y se tiene:

$$q_1 = q_0(1 - q_0)/(1 - q_0^2)$$

como :

$$(1 - q_0^2) = (1 - q_0)(1 + q_0)$$

$$q_1 = q_0/(1 + q_0).$$

También el equilibrio se alcanza cuando $q_e = 0$, pero la evolución es más rápida; esta fórmula permite calcular la frecuencia q en la generación n, $q_n = q_0/(1+nq_0)$.

Selección contra los genotipos dominantes

Genotipo	AA	Aa	aa
H-W	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2
Fitness	$1 - s$	$1 - s$	1
Post-selección	$p_0^2(1 - s)$	$2p_0q_0(1 - s)$	q_0^2

De donde $p_1 = p_0(1 - s)/(1 - s + sq_0^2)$. No podemos igualar aquí p_1 con p_0 en el equilibrio ya que si en éste p_e es 0 no podríamos dividir. Se realiza en este caso el delta generacional de p que es $\Delta p = -sp_0q_0^2/(1 - s + sq_0^2)$; luego p_e es 0 (cuando $\Delta p = 0$). Si $s = 1$ basta una generación de selección para hacer desaparecer A.

Equilibrio entre mutación y selección

Selección contra el homocigoto recesivo

El delta selectivo entre generaciones es $\Delta q = -tp_0q_0^2/(1 - tq_0^2)$ que debe igualarse al mutacional de sentido opuesto uq , para que haya equilibrio, entonces, $uq_e = -tp_eq_e^2/(1 - tq_e^2)$; $u = tq_e^2/(1 - tq_e^2)$; $u = tq_e^2(1 + u)$; $q_e = \sqrt{[u/t(1+u)]}$; como $1 + u$ es casi 1, $q_e \sim \sqrt{(\mu/t)}$.

Selección contra el alelo dominante

El delta selectivo es $\Delta p = -sp_0q_0^2/(1 - s + sq_0^2)$ y el mutacional es vq (v : mutación de a hacia A); el equilibrio se alcanza si se igualan $vq_e = sp_eq_e^2/(1 - s + sq_e^2)$; entonces $v = sp_eq_e/(1 - s + sq_e^2)$; $v(1 - s + sq_e^2) = sp_eq_e$; que con algunas suposiciones simplificadoras (y sin u mutación de A hacia a) resulta: $p_e \sim v/s$; $q_e \sim (1 - v/s)$.

Cuando v es similar a s las fórmulas no son válidas y se necesita la solución cuadrática exacta.

Todos los sistemas de equilibrio entre mutación y selección son resilientes, más aún si consideramos las mutaciones directas y reversas (no consideradas aquí por simplicidad de los ejemplos).

Comportamiento aleatorio de las frecuencias o deriva genética

Las amplitudes de las fluctuaciones azarosas (y contingentes) de las frecuencias génicas serán mayores mientras más pequeñas sean las poblaciones (tamaño N) pues la varianza y desviación típica de las frecuencias génicas serán iguales a $p(1 - p)/N$ y $\sqrt{[p(1 - p)/N]}$, respectivamente. Sin considerar la mutación recurrente, cuando aparece un nuevo mutante y por simple copias reproductivas, éste irá inexorablemente a la fijación ($p = 1$) o a la eliminación ($p = 0$) por simples fluctuaciones azarosas. Con mutaciones recurrentes la fijación y la eliminación (sentido absoluto) son imposibles pues la menor frecuencia del alelo M será al menos (v) y la mayor será $(1 - u)$ al final de cada generación. Las fluctuaciones azarosas de las frecuencias génicas hacen esperar para poblaciones de igual tamaño todas las frecuencias posibles y el equilibrio entre los diversos factores evolutivos se trata a continuación. El azar es distinto a la contingencia; un volcán no ocurre al azar y su efecto deletéreo sobre los seres vivos en territorios aledaños tampoco es al azar; su acción matará a todos esos seres

vivos independiente de sus genotipos, pero es muy difícil que su acción sea un “muestreo” mortal azaroso. Todas las variaciones contingentes del ambiente han sido confundidas con el azar, lo que es erróneo, aunque muchas de ellas ocurriendo en diversos sentidos pueden simular un efecto azaroso. El azar puede verse en el movimiento Browniano, en las regularidades Mendelianas o en los juegos de azar.

Equilibrio entre mutación y deriva

Dependerá de la relación entre el tamaño poblacional (N) y las tasas de mutación recurrente directa (u) y reversa (v). Se expresa esta condición como la proporción esperada de poblaciones en equilibrio dinámico en estados de fijación, polimorfismo y eliminación. Si $N(u + v) > 1$ las poblaciones se encontrarán preferentemente en estados polimórfico y su distribución será campaniforme con cumbre en el centro de la distribución y la proporción de poblaciones con polimorfismos de frecuencias medias será mayor a medida que aumente N . Si $1 > N(u + v) > \frac{1}{4}$ habrá una distribución de poblaciones casi uniformes en el espectro de frecuencias génicas. Si $N(u + v) < \frac{1}{4}$ las poblaciones con frecuencias 0.0 o 1.0 se irán haciendo más frecuentes (distribución en forma de U) a medida que decrezca N .

Equilibrio entre mutación, deriva y selección

Es igual al anterior pero la selección natural desplaza las frecuencias génicas hacia el gen más favorecido y disminuye las del desfavorecido dependiendo de su magnitud (el modelo de Wright). El estado neutral es el descrito en el párrafo anterior. En el conjunto de estos factores y en la población hay que considerar que la población no puede ser totalmente panmíctica y se constituirán grupos por cercanía física o de origen histórico y de ancestría. Puede también ocurrir que la población se divida en sub-poblaciones y éstas se vayan separando geográficamente. Por el proceso de deriva es muy difícil que todas las sub-poblaciones conserven las mismas frecuencias genéticas y se irán diversificando por simple azar y por contingencias históricas. Al separarse incluso al interior de una población encontrarán ambientes distintos y se producirán las condiciones para instalarse los equilibrios resilientes (cumbres adaptativas de Wright) mutación-selección y la deriva constituirá fluctuaciones en más o en menos de las frecuencias genéticas de equilibrio, pero no podrá alterar indefinidamente la tendencia resiliente, ya que su efecto neto (como en el movimiento Browniano) es cero. Por otra parte las fluctuaciones aleatorias de las frecuencias génicas o de las cuatro bases también constituyen un proceso resiliente azaroso con la entropía máxima, pero este azar total es incompatible con la vida porque en el sistema no hay energía libre para realizar trabajo y la organización biótica es imposible.

Migración

Tomemos un ejemplo que nos simplificará la presentación. Los españoles (europeos caucásicos) colonizaron Chile. Entre ellos el sistema Rh (RHD) era polimórfico y la frecuencia génica de Rh(-) o alelo d era 40% ($q = 0,4$) y el alelo Rh(+) o alelo D era 60% ($q = 0,6$). Los Amerindios chilenos no tenían el alelo Rh(-) y eran 100% D ($p = 1,0$; $q = 0,0$). La mezcla Amerindia – Caucásica en la actualidad es en el estrato socioeconómico bajo (m) = 40% = 0,4 Amerindia y $(1 - m) = 60\% = 0,6$ Caucásica. El sistema RHD está en el cromosoma 1 por lo que se puede calcular la frecuencia génica mixta como:

$$q_{ch} = 0,6 (\text{Cau}) \times 0,4 (q_c) + 0,4 (\text{Amer}) \times 0,0 (q_A) = 0,24 (\text{chilena})$$

que es la que se encuentra en este estrato socioeconómico. Mientras más mezcla Amerindia más cercana a 0 será la frecuencia q ; en el estrato alto la frecuencia es similar a la hispánica. En forma reversa, sabiendo la frecuencia de una población mezclada y la de las ancestrales se puede calcular el porcentaje de mezcla.

Alteraciones de la panmixia

Aquí tenemos que ver cómo afecta al equilibrio de Hardy-Weinberg las variaciones del apareamiento. Debe notarse que las alteraciones de la panmixia sea la endogamia o exogamia y la isofenia o anisofenia no alteran las frecuencias génicas pero si la relación entre las frecuencias de homocigotos y heterocigotos. Así la endogamia y la isofenia aumentan la proporción de homocigotos y la exogamia y anisofenia aumentan la proporción de heterocigotos en relación a las proporciones de Hardy y Weinberg.

Factores direccionales y no-direccionales

Hemos visto que la mutación va de una base a otra o de un alelo a otro bien definidos; la selección es un proceso de reproducción diferencial de los genotipos en donde el fitness (coeficiente de selección) asignado tiene sentido preciso en ese momento generacional; el carácter direccional de la migración se entiende por si sólo; la deriva en cambio implica fluctuaciones de las frecuencias genéticas en más o en menos con igual probabilidad, pero su efecto promedio en las generaciones es cero.

Otros equilibrios

Se pueden producir equilibrios genéticos dado que la selección actúe en sentido opuesto en machos y hembras, o sea distinta en diferentes estados ontogenéticos, o dependa de la frecuencia siendo positiva para bajas frecuencias del gen y negativa para altas frecuencias.

Otros capítulos de la genética de poblaciones

Hemos tratado aquí de la genética de poblaciones de dos genes en un locus de especies diploides. El lector debe saber que hay estudios de genética de poblaciones en procariotes que son haploides, hay genética de poblaciones para alelos múltiples y para casos de caracteres cuantitativos debidos a varios genes. En este último caso se trata los caracteres en la población con las distribuciones correspondientes que generalmente es la distribución normal o Gaussiana. Por ejemplo la selección actuará sobre un fenotipo favoreciendo a los que están sobre o bajo el promedio (selección direccional), favoreciendo a los individuos con fenotipos cercanos al promedio (selección normalizadora) o favoreciendo a los fenotipos extremos (selección disruptiva). Hay citogenética de poblaciones que trata de la mantención y variación de los tamaños, forma (posición del centrómero) y contenido de los cromosomas. El descubrimiento reciente que los genomas han recibido aportes transversalmente de otras especies, preferentemente virus y procariotes requiere de una Genética de Poblaciones que recién empieza a desarrollarse, y en cuanto a evolución el árbol de la vida evolutivo debe cambiarse por el árbol-red de la vida.

CONCLUSIONES

Genética de poblaciones y evolución

Hemos visto como se integró la genética Mendeliana (herencia particulada) con las teorías de Darwin-Wallace en un cuerpo coherente que se denominó la Teoría Sintética de la Evolución (TSE), desde los años 1930 a 1950. En los '60 se elaboró una teoría antagónica especialmente por Kimura, Ohta, King y Jukes que postulaba que la mayor parte del proceso evolutivo era producido y mantenido más bien por deriva que por adaptación selectiva (Teoría Neutral de la Evolución, TNE). El debate aún continúa aunque la TNE pura se hizo insostenible y hubo que agregarle procesos selectivos por una parte letales (selección purificadora) y por otra parte procesos selectivos con coeficientes de selección muy pequeños similares en magnitud a la tasa de mutación (Teoría Casi-Neutral de la Evolución TC-NE). El conocimiento genómico entregó otro desafío a las teorías evolutivas. Los genomas de las especies en su parte codificadora de proteínas son muy similares entre los individuos de esa especie; difieren a lo más en 2% de los sitios nucleotídicos, el 98% de los sitios es monomórfico (una sola base) dentro de la especie. El proceso evolutivo se presenta mayoritariamente como manteniendo los genomas y la excepción es la variación. Para la TSE no se trata de monomorfismos sino que de equilibrios resilientes mutación-selección con una muy baja frecuencia de la base o alelo seleccionado en contra, lo que ocurre incluso con coeficientes de selección que van de -10^{-3} hasta -1.0 . Para la TNE se trata de selección purificadora de tres de las bases dejando a una sola de ellas que puede ser neutral. Pero esto es imposible ya que una base neutral, como alelo en ese sitio, implica que cada individuo deja un solo indi-

viduo como descendiente (en promedio) y no puede compensar las pérdidas de individuos portadores de las otras bases, ni los cataclismos que llevarían a una reducción irreversible del número de individuos. Es necesario que en todos los sitios nucleotídicos del genoma como promedio, alguna de las cuatro bases tenga un coeficiente de selección positivo, sea ventajosa, para que la vida sea posible y esta es la proposición fundamental de la TSE. Puede algún pragmático decir que ambos modelos, selección purificadora y equilibrio resiliente con baja frecuencia son lo mismo en cifras, pero la diferencia es radical, para la TSE el fitness es variable, incluso en tiempos pequeños y puede cambiar con los cambios ambientales y los genómicos, para la TNE y la TC-NE el fitness es fijo. Bajo la TC-NE que agrega coeficientes de selección muy pequeños lo que se espera es un polimorfismo para todos los sitios nucleotídicos donde las cuatro bases estén representadas en poblaciones independientes como las existentes en lagos, mares y océanos con seres vivos pequeños o unicelulares; esto no ha sido visto nunca y se encuentra el monomorfismo indicado. Sin embargo como la TNE y la TC-NE producen modelos predictivos, especialmente para calcular tiempos de evolución (reloj molecular), estas han sido utilizadas para construir y calibrar temporalmente filogenias. La TSE no puede utilizarse con ese objetivo porque la evolución que describe depende de la historia de las contingencias adaptativas y estas no siguen un modelo lineal, a veces es lenta, otras rápida o ultra-rápida. El promedio de eventos evolutivos (aparición de caracteres monomórficos en los grupos) en el tiempo (velocidad de evolución) es indistinguible en las teorías porque es calculado a posteriori; sin embargo, la varianza de esa velocidad debería ser igual al promedio en el caso de la TNE (distribución de Poisson) y superior al promedio en el caso de la TSE. Los datos muestran que mayoritariamente las varianzas son superiores a los promedios.

GLOSARIO

Deriva genética: fluctuación aleatoria de la frecuencias genéticas que junto con la selección natural cambia las frecuencia genéticas de una población (especie) en el tiempo

Equilibrio de Hardy-Weinberg (también principio de H-W): establece que la composición genética de una población permanece en equilibrio mientras no actúe la selección natural ni ningún otro factor, como deriva genética, migración, mutación, cruzamientos no panmícticos; establece que las frecuencias genéticas no varían y las frecuencias genotípicas son iguales a la expansión cuadrática de las frecuencias génicas

Frecuencias génicas: o frecuencias alélicas, es la frecuencia o proporción de cada alelo de un locus dado en un población específica. La suma de las frecuencias génicas en una población es 1 (100 %)

Frecuencias genotípicas: en genética de poblaciones es la frecuencia o proporción (esto es $0 < f < 1$) de genotipos en un una población

Migración: desplazamiento de una población (humana o animal) desde un lugar a otro.

Monomorfismo: Presencia en una población de un solo alelo.

Mutación: génica, molecular o puntual, son cambios en la secuencia de nucleótidos del ADN.

Pangénesis: propuesta por Anaxágoras, Demócrito y los tratados hipocráticos, según la cual cada órgano y estructura del cuerpo producía pequeños sedimentos (partículas) llamadas gémulas, que por vía sanguínea llegaban a los gametos. El individuo se formaría de la fusión de las gémulas de la células

Panmixia: cruzamiento al azar de todos los individuos de una población. Todos los individuos de una población deben tener la misma posibilidad de cruzarse entre sí.

Población mendelianas: grupo de individuos de una misma especie que se cruzan entre si y comparten un mismo acervo genético (pool genético)

Polimorfismo: existencia/presencia en una población de más de un alelo de un gen, cuya frecuencia del alelo menor debe estar presente en un 0.5 a 1.0 % de la población

Selección direccional: los individuos ubicados fenotípicamente en uno de los extremos de una distribución poblacional son seleccionados en contra desplazándose la distribución hacia el o los caracteres en el otro extremo

Selección disruptiva: los individuos ubicados en ambos extremos de una población gaussiana son los favorecidos por la selección en desmedro de los ubicados en el promedio, lleva a un equilibrio inestable.

Selección natural: en el marco de la evolución tiene un carácter de ley general y corresponde a la reproducción diferencial de los diferentes genotipos de una población biológica.

Selección normalizante: (estabilizadora, centripeta), los individuos ubicados en los extremo de una población con distribución gaussiana son los seleccionados en contra, manteniéndose en las generaciones los individuos que se encuentran cercanos al promedio.

Resiliencia: Es la condición por la que un sistema genera desde sí mismo las condiciones de volver al equilibrio una vez que éste ha sido desplazado hacia uno u otro extremo.

BIBLIOGRAFÍA

Este capítulo ha sido escrito de tal modo que una persona con enseñanza media en Chile pueda entenderlo y desarrollarlo. En cuanto a los términos básicos y al glosario el lector puede ir a los buscadores de internet y eso es suficiente. Para las elaboraciones conceptuales puede encontrar un apoyo suficiente en los libros de biología o de genética general de nivel de escuela superior en los textos anglosajones o de *college* estadounidense.

Coevolución

Daniel Frías Lasserre

Instituto de Entomología,
Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Palabras Claves: coevolución, biodiversidad, epimutación, edición de RNAs, barajamiento de exones, coadaptación, comensalismo, protocoperación, mutualismo, simbiosis, amensalismo, parasitismo, competencia, depredación, ecosistemas.

INTRODUCCIÓN

La evolución es un proceso natural y generalizado entre los organismos vivos que explica los cambios espacio-temporales de la materia orgánica y que se traduce en el origen de nuevas especies. Mediante este proceso se puede explicar la gran biodiversidad tanto en las plantas y en los animales. Los principales mecanismos que explican esta biodiversidad son las mutaciones, las epimutaciones, las ediciones de los ARNs, las recombinaciones genéticas, el empalme de exones, los reordenamientos cromosómicos, la deriva genética, las migraciones, el aislamiento reproductivo y la selección natural. Entre los organismos que constituyen los ecosistemas se producen diversos tipos de interacciones donde algunas de ellas son positivas tales como el comensalismo, la protocoperación, el mutualismo, la simbiosis, y otras son negativas como el amensalismo, el parasitismo, la competencia y la depredación. Debido a estas tramas ecológicas se producen presiones de selección entre los individuos que interactúan, variando en intensidad dependiendo de qué interacción se trata y de la comple-

alidad de la misma. Estas presiones de selección pueden modificar la estructura genética de uno o varios de los individuos interactuantes. Cuando estas presiones son recíprocas entre a lo menos un par de especies diferentes, la evolución de una de ellas depende de la evolución de la otra especie y viceversa, produciéndose así coevolución lo que se traduce en la herencia de algunos rasgos producto de la coadaptación genética de las especies interactuantes. Este proceso se produce tanto entre los organismos que constituyen los sistemas ecológicos terrestres (Gilbert & Raven 1973) como en los acuáticos (Vermeij 1983), pero también puede producirse entre los virus y sus huéspedes (Villarreal 1999).

Un trabajo pionero de coevolución es el Ehrlich y Raven quienes en 1964 estudiaron las relaciones evolutivas entre plantas con flores y lepidópteros que las visitan, concluyendo que existía una coevolución entre esas plantas y los lepidópteros que vivían estrechamente asociadas a sus plantas huéspedes. La presencia de espinas y tricomas en las plantas son adaptaciones que han resultado como una respuesta a la herbivoría (Gilbert 1971), de manera similar muchos compuestos químicos de las plantas tales como fenoles, cianógenos y alcaloides se han originado como una defensa frente al ataque de las larvas de los herbívoros y estos últimos han generado defensas o sistemas de detoxificación frente a esas toxinas (Feeny 1973, Levin 1976, Montenegro *et al.* 1981). Una situación similar ocurre con algunos animales que poseen sustancias tóxicas producidas o acumuladas en sus tejidos, generadas por vías metabólicas propias y que les sirven como defensa para evitar la depredación, tal es el caso de algunos anuros, peces y medusas, por mencionar algunos

DESARROLLO

En un sentido amplio, el término Coevolución se refiere a la evolución conjunta de dos o más taxa que tienen estrechas relaciones ecológicas pero no intercambian genes y entre los cuales operan presiones recíprocas de selección, de tal manera la evolución de un taxón depende parcialmente de la evolución del otro (Ehrlich & Raven 1964). Bajo este marco, los insectos, desde el Cretácico, han coevolucionado con las Angiospermas o plantas con flores. El sistema reproductivo de estas plantas con el desarrollo de flores, sufrió una especialización que evolucionó paralelamente con el surgimiento de insectos polinizadores, de tal suerte que las plantas con flores dependen de los insectos para su reproducción. Esto se ha hecho evidente en la actualidad con la alarmante disminución de la población de las abejas, en particular la *Apis mellífera*. Los polinizadores a su vez, en las plantas con flores, encontraron refugio, sitios de reproducción y alimentación, diversificándose conjuntamente con las angiospermas, originándose interacciones ecológicas y coadaptación genética que han facilitado la mutua dependencia. Un modelo ya clásico de coevolución es lo que ocurre con las hormigas *Pseudomyrmex ferruginea* y la planta leguminosa *Acacia cornígera* en México (Janzen 1966, 1967). Entre estas especies se ha desarrollado un mutualismo obligatorio, de tal suerte que las hormigas dependen de las plantas para su sobrevivencia ya que desarrollan todo su ciclo de vida

en las plantas, efectuando orificios en las espinas huecas de *A. cornígera* donde realizan sus nidos, alimentándose de los nectarios que existen en la base de los tallos de las hojas (Fig. 1 a-d) y de los cuerpos de Belt que están en el extremo apical de las pínulas o folíolos de las hojas (Fig.1e y Fig. 2a).



Figura 1. En las espinas de *Acacia cornígera* se observa un orificio por donde entran y salen las hormigas, se observan además los nectarios ubicados en la base de las hojas y una ampliación de ellos, ambos se indican con una flecha (a). Se observa una hormiga alimentándose de los nectarios (b). En el interior de una espina se observa una larva y un adulto de hormiga nodriza (c). Se indican con una flecha los órganos de Belt en el ápice de los meristemas apicales (Fotos obtenidas de una filmación efectuada por el autor el año 1992 en San José de Costa Rica).

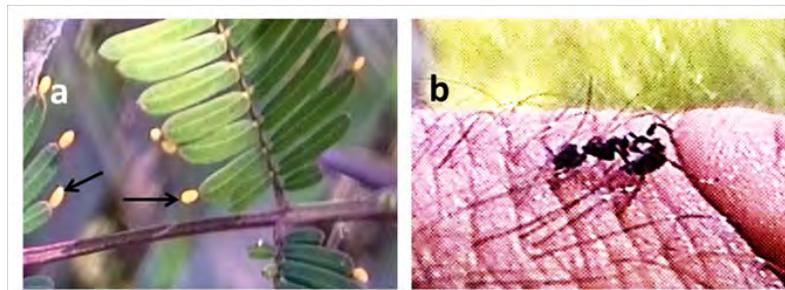


Figura 2. Se indican con flechas los órganos de Belt en la parte apical de las pínulas (a). Se muestra un ejemplar de *Pseudomyrmex ferruginea* picando el dedo índice del autor de este artículo (b) (Fotos obtenidas de una filmación efectuada por el autor el año 1992 en San José de Costa Rica).

Estas estructuras son ricas en lípidos, azúcares y proteínas. A su vez las hormigas son muy agresivas y mediante un patrullaje constante, defienden a las plantas de los herbívoros para que estos no devoren su follaje propinando picaduras muy dolorosas a cualquier herbívoro que intente alimentarse de las plantas lo que incluye a grandes vertebrados (Fig. 2b). Janzen demostró experimentalmente esta estrecha relación mutualística, eliminando a las

hormigas de algunas plantas, observando que al cabo de un tiempo fueron desfoliadas por los herbívoros. Las especies de acacias mirmecófilas, como es el caso de *A. cornifera* no contienen en su follaje químicos asociados a la defensa en plantas como lo son los glucósidos cianogénicos, por lo tanto son aceptables por los herbívoros (Heil *et al.* 2005).

Se ha estimado que el origen de la relación mermecófila se inició en el mioceno tardío (hace 20 millones de años) y en el plioceno medio (4 millones de años). Además, se ha postulado que el centro de diversificación fue Mesoamérica en un ambiente tropical húmedo, a ambos lados del Trópico de Cáncer (Janzen 1966; Rico-Arce 2007; Gómez-Acevedo *et al.* 2010). Esta prolongada relación ecológica es una consecuencia de la coevolución. Otro buen ejemplo que ilustra esta prolongada y persistente interacción coevolutiva está dada por el registro fósil (Stanley *et al.* 1983). Opler (1973) estudió especies fósiles de lepidópteros minadoras de hojas de robles de diferentes géneros y las comparó con especies vivientes equivalentes de lepidópteros y sus huéspedes actuales. Debido a que el cuerpo de las larvas de lepidópteros corresponde a estructuras blandas y no fosilizan, Opler analizó las mandíbulas fósiles que fosilizan mejor debido a que son altamente esclerosadas. Además, debido a que cada especie de lepidóptero tiene una conducta muy particular en minar las hojas, Opler utilizó también esa conducta de depredación de las hojas de las especies extinguidas de robles y las comparó con el modo de devorar las hojas con las actuales. Concluyendo que las especies de lepidópteros y sus plantas huéspedes han coevolucionado desde el mioceno hasta la actualidad, desde hace unos 20 millones de años.

Otro ejemplo de estrecha coevolución es aquella que se ha originado entre las especies de orquídeas y sus polinizadores (Dodson 1967). Un caso extremo ha sido descrito por Nieremberg (1972) donde poblaciones simpátricas compatibles de *Oncidium bahamense* y *Oncidium lucayanum* en la isla Gran Bahama son reproductivamente aisladas porque *O. bahamense* atrae a los machos de la abeja *Centris versicolor* y son polinizadas por estos, en cambio *O. lucayanum* son polinizadas por las hembras de *C. versicolor*. Las flores de *O. bahamense* poseen figuras que imitan a los insectos enemigos de *C. versicolor* los que intentan ser expulsados por las abejas macho para defender su territorio. Mientras las flores de *O. lucayanum* se asemejan a flores productoras de néctar de *Malpighia glabra* (Malpighiaceae), las que son atractivas para las abejas hembras de *C. versicolor*. Ambas especies simpátricas de Orquídeas son interfértiles cuando se polinizan en el laboratorio, pero híbridos naturales entre ambas especies no han sido reportados lo que demuestra que el aislamiento reproductivo se debe a las diferencias de preferencia en la polinización de machos y hembras de *C. versicolor*.

Hay innumerables ejemplos de coevolución entre dos o más organismos, pero las más drásticas se derivan de las interacciones entre huésped-parásito. La coevolución se ve altamente beneficiada cuando los organismos interactuantes son especialistas, ya que de este modo aumenta la eficacia de los mecanismos de defensa de las especies interactuantes

tendiéndose a la coadaptación genética entre ellos.

Se ha postulado que las defensas morfológicas de algunas plantas, tales como espinas y también algunas adaptaciones bioquímicas como lo son las toxinas que ellas poseen en sus estructuras, especialmente en los tallos y en las hojas se han originado durante la evolución como una respuesta a la herbívora (Levin 1976). Adaptaciones bioquímicas similares pueden surgir en los vertebrados. Por ejemplo, las poblaciones en la serpiente *Thamnophis sirtalis* endémica de México, USA y Canadá han desarrollado una resistencia a las toxinas de su presa, las salamandras del género *Taricha*. Como las salamandras, en respuesta a la depredación, producen toxinas más potentes, en las serpientes aumenta la resistencia a esas toxinas (Geffeney *et al.* 2002). Cuando una de las dos especies tiene una ventaja, la selección favorece a aquellos individuos que pueden igualar esa ventaja. La fuerza de la selección es geográficamente variable, dependiendo de una serie de factores ecológicos, incluyendo la disponibilidad de recursos y la estructura geográfica (Brodie *et al.* 2002). Este es un proceso llamado “teoría del mosaico geográfico de la evolución” (Thompson 1994).

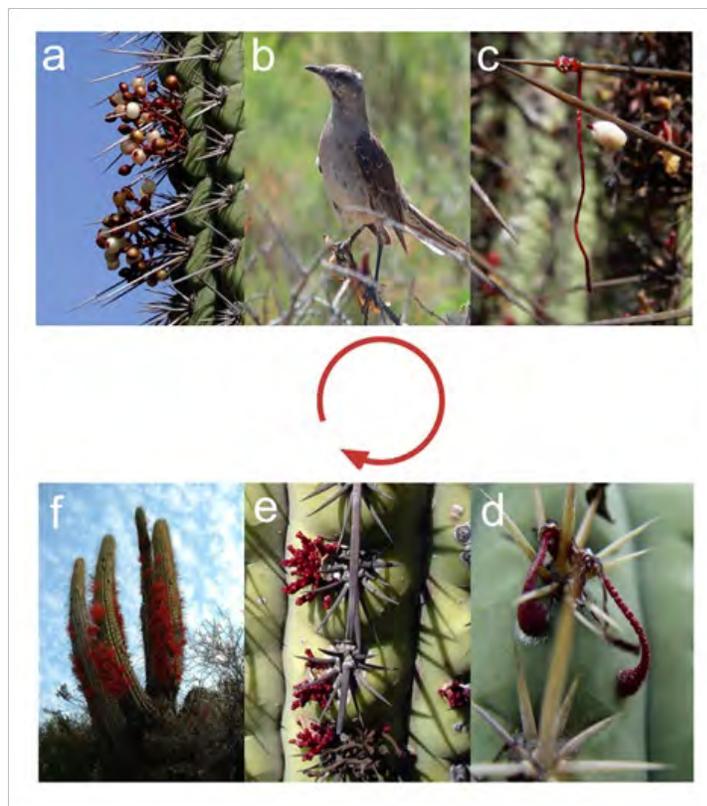


Figura 3. Se observan frutos de *Tristerix aphyllus* (a) que son devorados por el ave *Mimus thenca* las que se posan en el ápice de los cactus (b) defecando luego en las espinas laterales del cactus. Luego de un tiempo, de los frutos emerge una radícula (c) que se pone en contacto con los tejidos del cactus penetrando a su interior (d) posteriormente aflora la parte aérea de la planta (e) y se completa un nuevo ciclo vital de la planta parásita (f) (La Figura 3 cuenta con la autorización del Dr. Rodrigo Medel et al. publicada en [Evolution Education and Outreach](#)).

Este modelo de coevolución en mosaico ha sido bien estudiado en Chile en la relación coevolutiva existen entre los cactus columnares, sus plantas parásitas y una especie de ave, las tencas, *Mimus thenca* que se posan en la parte superior de los cactus. Las largas espinas de cactus han sido seleccionadas como una defensa a la planta parásita *Tristerix aphyllus*. La planta parásita a su vez, en respuesta ha desarrollado una larga estructura radicular para poder alcanzar la cutícula del cactus y poder así crecer y reproducirse. Los frutos de *T. aphyllus* sirven de alimento al pájaro endémico de Chile. Después de comer los frutos, las tencas se posan sobre la parte superior del cactus y defecan las semillas las que se adhieren a las espinas laterales del cactus. Mientras más largas son las espinas, menor es la probabilidad que el parásito prospere en los cactus. Luego de algunos días, las semillas han alargado su radícula contactando con la epidermis del cactus formando una estructura (disco haustorial) y las células del parásito se ponen en contacto con el floema de la planta huésped permitiendo así el crecimiento de *Tristerix aphyllus*, aflorando luego de un tiempo la parte reproductiva del parásito a la superficie del cactus, repitiendo el ciclo (Fig. 3) (Medel *et al.* 2010).

Otro ejemplo clásico de coevolución es lo ocurrido en Australia entre los conejos europeos *Oryctolagus cuniculus* y el *Myxoma virus* (Best & Kerr 2000). En 1859, en Australia se importaron 24 parejas de conejos Europeos desde Inglaterra. Debido a la falta de controladores naturales y enfermedades, al cabo de treinta años había millones de conejos en Australia, especialmente en la Ciudad de Victoria donde se habían introducido inicialmente los conejos, causando serios daños en la agricultura. Con la finalidad de controlar las poblaciones de conejos, se introdujo a Australia un virus que en Brasil provocaba una enfermedad atenuada en los conejos *Sylvilagus brasiliensis*, pero en los conejos europeos producían una enfermedad letal, la mixomatosis. La naturaleza letal de la mixomatosis en los conejos europeos sugirió que el virus del mixoma se podría utilizar como un agente biológico de control de los conejos en Australia. Varios ensayos fueron llevado a cabo en la década de 1930, tanto en Australia y Europa utilizando la “cepa brasilera de laboratorio” o “SLS”. Sin embargo, al comienzo, el virus no pudo ser establecido, porque en Australia no había insectos vectores suficientes para su dispersión. Sin embargo, en el verano de 1950-1951, el virus del mixoma se extendió explosivamente gracias a los mosquitos, vectores del virus, *Culex annulirostris* y también *Anopheles annulipes* (Kerr & Best 1998). El virus fue inicialmente altamente letal en los conejos de Australia, matando a más del 99% de los conejos infectados. De esta gran mortalidad resultó una rápida selección de las cepas menos virulentas del virus ya que las cepas más virulentas de los virus quedaron en los cadáveres de las cepas menos resistentes de los conejos, sobreviviendo los conejos que tenían una resistencia mayor al ataque de los virus. En relación al mecanismo de acción de los virus, se ha descrito que provocan un bloqueo del sistema inmune de los conejos. La replicación del virus se produce predominantemente en los linfocitos T provocando apoptosis o muerte de estas células en los ganglios linfáticos. La virulencia fue menor en los conejos silvestres que habían adquirido resistencia que en aquel-

los ejemplares de laboratorio (Best *et al.* 2000), tendiéndose así a la coadaptación genética entre los virus y los conejos.

La coevolución de virus con sus huéspedes es más común a lo que se pensaba. Una de las grandes sorpresas la secuenciación del genoma humano indica que hay miles de retrovirus endógenos (RVE) (virus embebidos en el genoma del huésped) que pertenecen a 24 familias diferentes y que corresponde aproximadamente al 5% del genoma. Los humanos tienen versiones antiguas y otras adquiridas recientemente de esos virus que permiten distinguirlos de los primates más cercanos evolutivamente. Muchos mamíferos expresan sus correspondientes RVE en la placenta y también en los tejidos embrionarios, formando parte de una barrera placentaria inmunosupresora entre la madre y el feto previniendo el rechazo del feto por parte del sistema inmune materno. Esto ha resuelto un problema importante en los mamíferos placentados en relación a la viviparidad (nacimiento de crías vivas). También podría desempeñar un papel en el origen de los sistemas inmunes adaptativos de animales (Venable *et al.* 1995; Villarreal 1997, 1999, 2003; Villarreal & Witzany 2010), lo que demuestra una relación simbiótica de los RVE y sus huéspedes. Situaciones similares de simbiosis se han descrito entre adenovirus endógenos (AVE) y en especies de dos familia de avispas parasíticas de larvas de lepidópteros: Braconidae e Ichneumonidae. El ADN del AVE está integrado en el genoma de la avispa parasitoide y es transmitido a su descendencia verticalmente como un provirus (Fleming & Sammers 1991). Los AVE son activados sólo en las células del cáliz del ovario de las avispas (Wyder *et al.* 2003) y cuando la hembra de la avispa implanta sus huevos en el interior de la oruga, el AVE es liberado en el interior del cuerpo de la larva huésped cumpliendo el rol de una nodriza ya que rodean a los huevos y a las larvas bloqueando las respuestas anti parasíticas del huésped (Villareal 2001). Estos ejemplos indican que no todos los virus son patogénicos, presentando relaciones simbióticas producto de coevolución, remodelando el genoma de sus huéspedes (Villareal 2001, 2003). La secuenciación nucleotídica de los AVE han revelado una organización compleja pareciéndose más a regiones genómicas de eucariontes que al genoma vírico (Espagne *et al.* 2004). Los RVE y los AVE se han adquirido por transferencias horizontales y han coevolucionado con el genoma de sus huéspedes. Los genes de esos virus, con roles tan específicos pueden ser considerados como propios del genoma del huésped tal como son considerados los genomas de los cloroplastos y las mitocondrias en los eucariontes. En conclusión, la coevolución es un proceso generalizado que conduce a la coespeciación conjunta de las especies interactuantes explicando la enorme biodiversidad en los ecosistemas.

CONCLUSIONES

La coevolución es un proceso que posee etapas y requiere de un largo periodo de tiempo para que pueda ocurrir. Por ejemplo, muchas de las interacciones coevolutivas estrechas que ocurren entre insectos y plantas y, que en este artículo se han descrito, comenzaron a

finis el Cretácico, último periodo de la era Mesozoica, hace unos 60.000-65.000 años con el surgimiento de la plantas con flores o Angiospermas. De manera laxa podemos decir entonces que los insectos han coevolucionado con las Angiospermas. Sin embargo, para poder abordar más científicamente el estudio de la Coevolución debemos distinguir cuales son los requisitos y etapas más importantes de este proceso. Para ello, lo primero que debemos tener presente es que la coevolución, en una primera etapa, el proceso se inicia cuando se establecen relaciones ecológicas estrechas entre a lo menos dos de las especies que interactúan, siendo esta un requisito muy importante. Otro requisito, que correspondería a una segunda etapa, es que operen presiones recíprocas de selección entre las especies interactuantes, de tal manera que, como producto de estas interacciones ocurran cambios en la estructura genética en las especies que interactúan (tercera etapa). Como requisito para la cuarta etapa, como producto de esos cambios genéticos, debe ocurrir una coadaptación genética entre los taxones que interactúan surgiendo relaciones evolutivas de mutua dependencia. Finalmente, como producto de esa coadaptación pueden originarse nuevas especies (coespeciación), para ello la interacción debe ocurrir en un largo periodo de tiempo, esto se ha comprobado en los registros fósiles (Opler 1973). Si consideramos que los virus son vectores naturales que, mediante transferencias genéticas horizontales, pueden transportar genes de un organismo a otro e incorporarlos en el genoma de huésped (virus endógenos), entonces la coevolución es un proceso coevolutivo más generalizado al que se pensaba. Haciendo una analogía, no sólo las plantas han coevolucinado con sus polinizadores, sino también los virus con sus huéspedes. Probablemente, en el mundo inicial del ARN que antecedió al origen de la vida los virus ARN fueron los pioneros y han contribuido , como vectores naturales en el proceso de diversificación de las formas vivientes y se han constituido en un cuarto dominio en las manifestaciones vitales junto a los Archea, Bacterias y Eukaria (Frías 2012) (Fig.4).

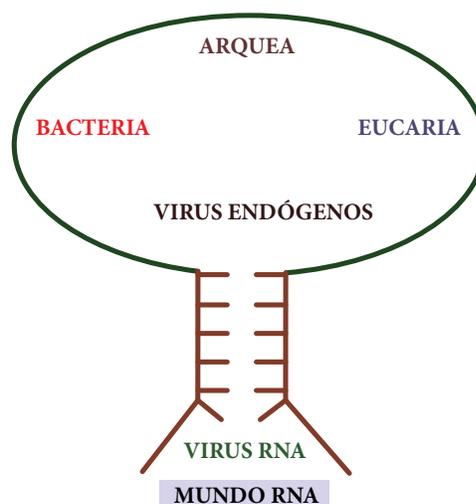


Figura 4. El árbol de la vida según Frías-Lasserre 2012, in abstract of I. J. M. Sc., con la autorización del autor.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Marco Méndez y José Navarro por invitarme a escribir este capítulo que me obligó a releer artículos antiguos pero siempre vigentes que leí durante mi estadía en la Universidad de Sao Paulo donde efectué mi Tesis de Doctorado entre 1979-1980. A Rodrigo Medel por la autorización de incorporar en este artículo la Figura 3 publicada en *Evolution Education and Outreach* 3:26–31 (DOI 10.1007/s12052-009-0191-7). Al Proyecto de Extensión y Vinculación con el Medio, UMCE, Código B-14-1, 2014.

GLOSARIO

Adenovirus: Virus cuyo material genético es ADN.

Aislamiento reproductivo: Interrupción del flujo genético entre poblaciones de especies diferentes.

Biodiversidad: Describe la enorme variedad de los animales y plantas de nuestro planeta, en cuanto a número, variabilidad y aquellos ya extintos así como los lugares en los que se han encontrado, en resumen describe la vida en la tierra.

Coadaptación genética: Proceso de adaptación conjunta con cambios en la estructura genética en los organismos que coevolucionan.

Coespeciación: Proceso de especiación que se produce como producto de la coevolución.

Coevolución: Evolución conjunta de dos o más taxa que tienen estrechas relaciones ecológicas pero no intercambian genes y entre los cuales operan presiones recíprocas. de selección, de tal manera la evolución de un taxón depende parcialmente de la evolución del otro.

Deriva genética: Cambios al azar en la estructura genética de las poblaciones. Se produce generalmente en poblaciones pequeñas.

Edición de RNAs: Son mutaciones en los RNA recién transcritos que fueron descritas y acuñadas como tales en las mitocondrias de *Trypanosoma brucei*, se refiere a inserciones o deleciones de Uridina. Ocurren no sólo en los mRNA sino también en los tRNA, rRNA y ncRNAs. Se han descrito en eucariontes pero no en procariontes. En los mamíferos se ha detectado otro tipo de ediciones de RNA consistentes en cambios de citosina por uridina y en los humanos adeninosina por inosina.

Empalme de exones: Se refiere a la eliminación de los intrones de un transcrito primario de ARN y la unión posterior (corte y empalme) de los exones para la producción de una molécula de ARN maduro. Dentro de un gen pueden existir diferentes posibilidades de corte y empalme (splicing alternativo, barajamiento de exones) lo que implica que un mismo gen produzca proteínas diferentes.

Epimutaciones: Mutaciones que no ocurren en los pares de bases el ADN sino que ocurren en los ARNs y pueden ser heredables.

Ecosistemas: Conjunto de organismos vivos que se relacionan entre sí y con el medio abiótico donde

viven.

Mutualismo: Es una interacción ecológica, entre pares de especies diferentes, en donde ambas se benefician y dependen de esa relación para su sobrevivencia, es decir la interacción es obligatoria (mutualismo obligatorio). Esta relación puede ser facultativa, es decir las especies pueden vivir independientemente (mutualismo facultativo).

Parasitismo: Es un tipo de interacción ecológica en la cual una de las especies obtiene un beneficio al vivir a expensas de otra especie que es perjudicada.

Amensalismo: Interacción ecológica que se origina cuando una especie se ve perjudicada y la otra no experimenta ninguna alteración.

Comensalismo: Es una relación ecológica en la cual una especie se beneficia de otra sin causarle perjuicio ni beneficio alguno.

Competencia: Es un tipo de interacción ecológica en la cual ambas especies se perjudican.

Depredación: Interacción ecológica donde una especie para sobrevivir, (el depredador) caza y se alimenta de otra especie (presa) que es perjudicada.

Protocooperación: Es una interacción ecológica en la cual dos organismos se benefician mutuamente, sin embargo esta interacción no es esencial para la vida de ambos, ya que pueden vivir de forma separada.

Presiones recíprocas de selección: Factores evolutivos recíprocos que se producen entre las especies que coevolucionan y que inciden en la reproducción de las especies que están interactuando.

Recombinaciones genéticas: Proceso de intercambio genético entre los cromosomas de ambos progenitores que ocurre durante el crossing-over en el paquiteno de la profase I de la meiosis.

Reordenamientos cromosómicos: Cambios en la estructura de los cromosomas producto de deleciones, duplicaciones, inversiones y translocaciones

Retrovirus: Virus cuyo material genético es ARN

Selección natural: Fuerza evolutiva que ejerce sistemáticamente el ambiente biótico y abiótico sobre las poblaciones de organismos vivos y que altera su estructura genética, su reproducción, adecuación y sobrevivencia.

Simbiosis: Es un tipo particular de mutualismo obligatorio donde las especies que interactúan están en una íntima asociación, ambas especies dependen estrictamente de la otra.

Taxón: Grupo de organismos emparentados que constituyen una unidad sistemática que designa a un nivel jerárquico en la clasificación Linneana de los organismos relacionados, como una especie, un género, una familia, un orden y una clase.

Transferencias horizontales de genes: Integración de genes foráneos al genoma de un organismo receptor (huésped) mediadas por vectores naturales (virus y bacterias). Si estos genes llegan a las células germinales, pueden transmitirse verticalmente a la descendencia.

Virus endógenos: Virus que están embebidos o integrados en el genoma de un organismo huésped.

BIBLIOGRAFÍA

- Best S.M., V. Collins & P.J. Kerr.** 2000. Coevolution of host and virus: cellular localization of virus in mixoma virus infection of resistant and susceptible European rabbits. *Virology* 277: 76-91.
- Best S.M. & P.J. Kerr.** 2000. Coevolution of host and virus: the pathogenesis of virulent and attenuated strains of mixoma virus in resistant and susceptible European rabbits. *Virology* 267: 36-48.
- Dodson C.H.** 1967. Relationships between pollinators and orchids flowers. *Atlas do Simposio sobre a Biota Amazonica* 5: 1-72.
- Ehrlich P.R. & P.H. Raven.** 1964. Butterflies and plants: a study in Coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Espagne E., C. Dupuy, E. Huguet, L. Cattolico, B. Provost, N. Martins, M. Poirié, G. Periquet & J.M. Drezen.** 2004. Genome Sequence of a Polydnavirus: Insights into Symbiotic Virus Evolution. *Science* 306: 286-289.
- Feeny P.** 1973. Biochemical coevolution between plants and their insects herbivores. In: *Coevolution of animals and plants*. Lawrence E. Gilbert & Peter H. Raven (Eds). University of Texas , Austin and London. 246 pp.
- Fleming J.G. & M.D. Summers.** 1991. Polydnavirus DNA is integrated in the DNA of its parasitoid wasp host. *Proceedings of National Academy of Sciences* 88: 9770-9774.
- Frías-Lasserre D.** 2012. Non Coding RNAs and Viruses in the Framework of the Phylogeny of the Genes, Epigenesis and Heredity. *International Journal of Molecular Sciences* 13: 477-490
- Geffeney S., E.D. Brodie Jr. , P.C. Ruben & E.D. Brodie.** 2002. Mechanisms of adaptation in a predator-prey arms race: TTX-resistant sodium channels. *Science* 297:1336-9.
- Gilbert L.E.** 1971. Butterfly-Plant Coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science* 172: 585-586
- Gilbert L.E. & P.H. Raven.** 1973. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas , Austin and London. 246 pp.
- Gomez-Acevedo S., L.D. Rico-Arce, A. Salinas, S. Magallón & L.E. Eguiarte.** 2010. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomermex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogeny & Evolution* 56: 393-408.
- Heil M., J. Rattke & W. Boland.** 2005. Post secretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science* 308: 560-563.
- Janzen D.H.** 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen D.H.** 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornígera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mexico. *The University of Kansas Sciences Bulletin* 67: 315-558.
- Kerr P.J. & S.M. Best.** 1998. *Myxoma* virus in rabbits. Revue scientifique et technique. *Office International of*

Epizootics 17(1): 256-268.

- Levin D.A.** 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annual Review Ecology & Systematic* 7: 121-159.
- Medel R., M.A. Méndez, C.G. Ossa & C. Botto-Mahan.** 2010. Arms Race Coevolution: The Local and Geographical Structure of a Host-Parasite Interaction. *Evolution Education and Outreach* 3: 26-31.
- Montenegro G., M. Jordan & M.E. Aljaro.** 1980. Interaction between Chilean Matorral Shrubs and Phytophagous insects. *Oecología* 45: 346-349.
- Nieremberg L.** 1972. The mechanism for the maintenance of species integrity in sympatrically occurring equitant *Oncidium*s in the Caribbean. *American Orchid Society Bulletin* 41: 873-882.
- Opler P.A.** 1973. Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate the age of some insect-plant relationships. *Science* 179: 1321-1322.
- Rico-Arce M.** 2007. A checklist and synopsis of American Species of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). Conabio, Mexico, 207 pp.
- Thompson J.N.** 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Stanley S.M., B. van Valkenburgh & R.S. Steneck.** 1983. Coevolution and the fossil record. En: *Coevolution*. Douglas J. Futuyama & Montgomery Slatkin (eds). Sinauer Associates Inc. Publisher, Sunderland, Massachusetts 555 pp.
- Venables P.J., S.M. Brookes, D. Griffiths, R.A. Weiss & M.T. Boyd.** 1995. Abundance of an endogenous retroviral envelope protein in placental trophoblasts suggests a biological function. *Virology* 211: 589-592.
- Vermeij G.J.** 1983. Intimate associations and coevolution in the sea. En: *Coevolution*. Douglas J. Futuyama & Montgomery Slatkin (eds). Sinauer Associates Inc. Publisher, Sunderland, Massachusetts 555 pp.
- Villarreal L.P. & G. Witzany.** 2010. Viruses are essential agents within the roots and stem of the tree of life. *Journal of Theoretical Biology* 262: 698-710.
- Villarreal L.P.** 1997. On viruses, sex, and motherhood. *Journal of Virology* 71: 859-865.
- Villarreal L.P.** 1999. DNA virus contribution to host evolution. En: *Origin and Evolution of viruses*. Domingo E, R Webster & J Holland (eds). Academic Press, New York.
- Villarreal L.P.** 2001. Persisting viruses could play role in driving host evolution. *American Society Advances of Sciences News* 67(10): 501-507.
- Villarreal L.P.** 2003. Can viruses make us human? *American Philosophical Society* 148(3): 296-323.
- Wyders S., F. Blank & B. Lanzrein.** 2003. Fate of polydnavirus DNA of the egg-larval parasitoid *Chelonusinanitus* in the host *Spodoptera littoralis*. *Journal of Insect Physiology* 49: 491-500.