

CAPÍTULO 29

TEORIAS DE EVOLUCION

A. E. Spotorno O.

La evolución es una idea biológica o más bien un sistema de ideas que describe los cambios que experimentan los seres vivos a lo largo del tiempo. Su campo de aplicación incluye entonces a todos los caracteres de todos los organismos vivos y extintos. Dobzhansky, uno de los evolucionistas más notables de nuestro siglo anota: "nada tiene sentido en Biología si no es a la luz de la evolución".

Pero las teorías científicas son sistemas conceptuales elaborados por quienes ejercen la investigación para explicar la naturaleza, objeto del conocimiento en las ciencias naturales (Reig OA, 1991). Son sistemas complejos, dinámicos y cambiantes, habitualmente compuestos por varias proposiciones relacionadas unas con las otras. Es natural entonces que las ideas y conceptos evolutivos vayan también experimentado múltiples cambios a medida que pasa el tiempo. Por ejemplo, la noción misma de evolución originalmente designaba las modificaciones de un individuo durante su desarrollo (lo que ahora se llama ontogenia). Pero en nuestros días, la palabra evolución se usa exclusivamente para referirse a los cambios que experimentan las poblaciones a lo largo del tiempo geológico.

Este capítulo está destinado a resumir los hitos principales en el origen y modificación de las diversas teorías evolutivas hasta nuestros días.

PRIMERAS IDEAS DE EVOLUCION

La idea de un mundo viviente dinámico es muy antigua, y la evolución es una idea que los griegos ya manejaban hace más de veinte siglos. Ellos tenían una rica mitología, que describía un mundo ideal de esencias perfectas, y del cual el mundo concreto era sólo un reflejo borroso. Por ejemplo, Aristóteles concebía a los seres vivos dentro de una escala natural que tendía a perfeccionarse progresivamente, y Platón definió el "eidos", una esencia perfecta y trascendental, vagamente imitada por los objetos y seres imperfectos del mundo real. Así, un triángulo particular o un caballo concreto eran las copias imperfectas del Triángulo y del Caballo perfectos que existirían en un mundo trascendente. Las variaciones entre los organismos eran consideradas entonces como imperfecciones, que no pertenecerían a la esencia de los seres vivos. Estas nocio-

nes fueron incorporadas a la Teología natural (Ray J, 1691) y a la Teología cristiana, y predominaron en el pensamiento occidental hasta el siglo XVIII.

La ciencia de la evolución comienza con el naturalista Lamarck (1744-1829). En su *Philosophie Zoologique* plantea que los organismos pueden transmitir a la descendencia sus propias características adquiridas (por ejemplo, las jirafas podrían ir alargando sus cuellos para alcanzar las ramas más altas, y tendrían hijos que nacerían con cuellos más largos). La adaptación y el progreso evolutivo acompañarían inevitablemente a los seres vivos. Tanto el paleontólogo Cuvier (1769-1832) como el geólogo Lyell (1830), que resumen el conocimiento de los fósiles hasta esa época, criticaron duramente estas primeras ideas de evolución, así como el mecanismo pro-



Figura 1. Charles Darwin (1809-1882). Retrato en acuarela del naturalista a la edad de 31 años, (original de: G. Richmond. En: Mayr E, 1978).

puesto por Lamarck. Como veremos, el libro de Lyell, "Principios de Geología", tuvo una influencia importante en la interpretación de los fósiles colectados por Darwin en Sudamérica.

ORIGENES DEL "ORIGEN..."

La teoría más general de la Biología, y la de mayor alcance y poder explicativo, fue formulada por el naturalista inglés Charles Darwin (Figura 1) en su libro "El origen de las especies". El título com-

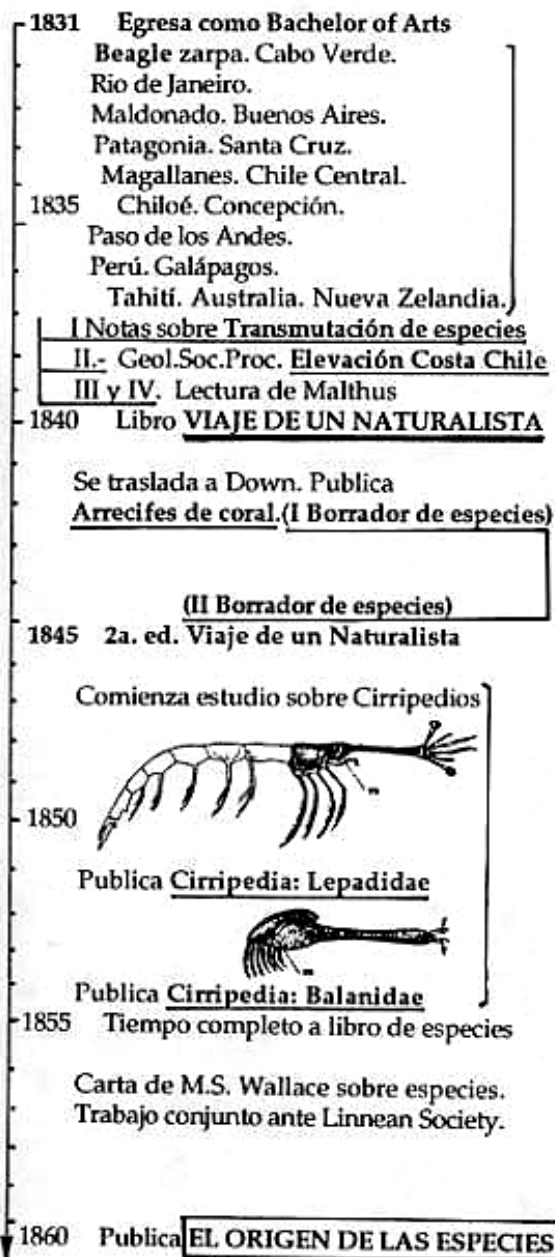


Figura 2. Cronograma de la vida de Darwin entre 1831 y 1860. Se incluyen figuras de larvas de crustáceo (A) y de lepádido (o "picoroco", [B]), ambos con antenas y ojos (que el lepádido pierde durante el desarrollo) (Figuras tomadas de la monografía escrita por Darwin).

pleto de esta obra, considerada como el libro más importante después de la Biblia, ya contiene el enunciado de sus ideas principales: "El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida".

Darwin establece muy claramente sus propósitos al escribirlo: "Tuve en cuenta dos objetivos distintos: primero, mostrar que las especies no habían sido creadas separadamente, y segundo, que la selección natural ha sido el principal agente de cambio". Históricamente, consiguió plenamente su primer objetivo casi de inmediato. Respecto del segundo, el papel de la selección natural sólo fue reconocido plenamente con el desarrollo del neo-darwinismo en el siglo XX, y como veremos al final, incluso hoy se debate la naturaleza exacta de los diferentes mecanismos evolutivos.

Las ideas de Darwin se basaron en las cuidadosas observaciones acumuladas durante su viaje a bordo del buque cartográfico "Beagle", que el mismo Darwin describe como "el más importante evento de mi vida" (Figura 2). Además de convertirlo en el naturalista mejor calificado de su época, ese viaje desarrolló en él "los hábitos del trabajo más enérgico y de la atención mas concentrada". Frente a la novedosa diversidad y variabilidad de las floras y faunas del Nuevo Mundo, tan rica en especies sucesivas de distribución restringida, llega a la convicción de que muchas de sus observaciones "solamente pueden ser explicadas aceptando que las especies gradualmente llegan a modificarse".

Colector infatigable (Figura 3) y agudo observador, Darwin anota en su libro "Viaje de un naturalista": "Flanco oriental de los Andes (23 de marzo de 1835): La diferencia considerable que existe entre la vegetación de estos valles orientales y la de Chile, no deja de extrañar, ya que el clima y la naturaleza del suelo son casi idénticos, y la diferencia de longitud (geográfica) es insignificante. La misma observación puede aplicarse a los cuadrúpedos, y en grado algo menor, a las aves e insectos. Puedo citar como ejemplo los roedores; en efecto, encontré trece especies en las costas del Atlántico, y tan sólo cinco en las del Pacífico; y ni una sola de éstas se parecen. (Este) hecho concuerda perfectamente con la historia geológica de los Andes; esas montañas, en efecto, siempre han constituido una infranqueable barrera desde la aparición de las razas actuales de animales" (Primera edición, 1839).

Pero en la segunda edición del mismo libro (1845), agrega aquí la siguiente nota al pie de la página: "Este es un ejemplo de las admirables leyes que han sido indicadas por primera vez por mister Lyell, acerca de la influencia de los cambios geológicos sobre la distribución geográfica de los animales. Todo este razonamiento se

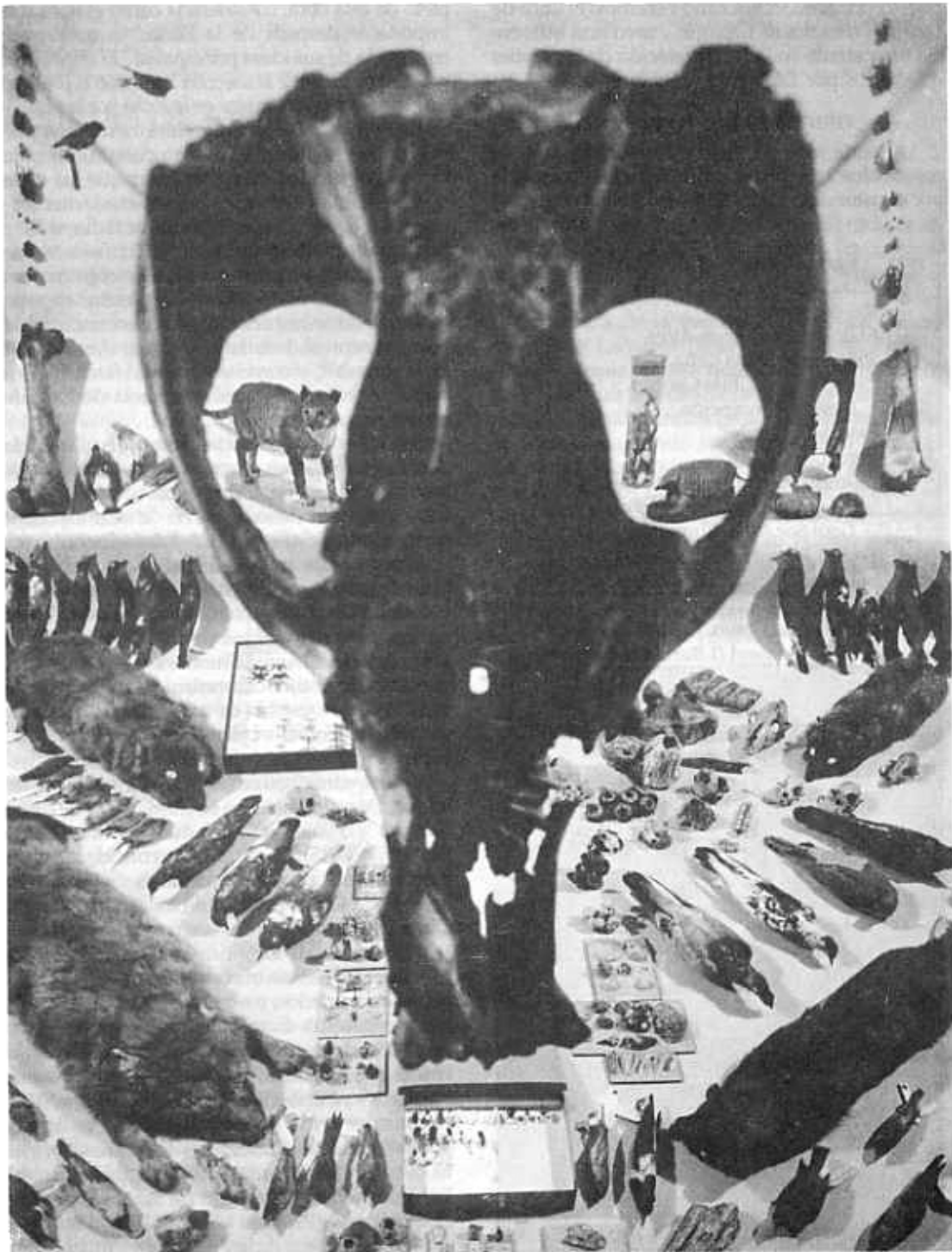


Figura 3. Parte del material colectado por Darwin a bordo del "Beagle", ordenado en el British Museum. Destacan el cráneo de un mastodonte (al centro), los holotipos del zorro de Chiloé (centro derecha), de varias especies de balánidos "picorocos" (hacia el centro) y del lauchón orejudo de Chile Central *Phyllotis darwini* (segundo a la derecha del quirquincho).

apoya, entiéndase bien, en el principio de la inmutabilidad de las especies; pero la diferencia entre las especies de las dos regiones también podría explicarse por los cambios que ocurrieron en el transcurso de los siglos".

Podemos notar que Darwin ha agregado un punto importante de la gran teoría que mantendrá en secreto durante largos años. Hoy se conocen los borradores de sus "Notas sobre la transmutación de las especies", que comienza a escribir apenas regresa de su largo viaje (Figura 1), y también los "Borradores sobre las especies", uno de los cuales contiene párrafos completos iguales a los de "El origen...". Pero en vez de publicar rápidamente su magna obra, inexplicablemente la guarda; comienza en cambio, un largo estudio taxonómico de 10 años sobre los Cirripedia, esos extraños y sabrosos animales calcáreos llamados en nuestro país "picorocos". Nadie sabía entonces cómo ni dónde clasificarlos, pero examinando sus larvas segmentadas, concluye que son en realidad, crustáceos muy modificados (ver Figura 2).

Finalmente, escribe en "El origen...": "Un tercer gran hecho es la afinidad de los productos del mismo continente o mar, aunque las especies mismas sean distintas en diferentes puntos. Es

ésta una ley general, y cada continente ofrece numerosos ejemplos. Un naturalista viajando de Sur a Norte nunca deja de admirarse de cómo grupos sucesivos de seres, específicamente distintos, pero claramente relacionados, se van reemplazando unos a otros. En las llanuras de la Plata vemos al agutí y a la vizcacha, que tienen las mismas costumbres que nuestras liebres y conejos, y que pertenecen a los roedores; pero aquéllos muestran claramente estructuras exclusivamente americanas. Cruzamos los macizos de la Cordillera y encontramos una especie de vizcacha montañosa; miramos a las aguas, y no encontramos castores o ratas almizcleras, sino al coipo chileno y a la capibara, roedores también de tipo americano. Si miramos a las islas de las costas americanas, por más que difieren en su estructura geológica, sus habitantes... todos son esencialmente americanos. Podemos mirar a las épocas pasadas y encontraremos tipos americanos que prevalecían en el continente americano y en los mares americanos. Nosotros vemos en estos hechos un enlace orgánico profundo, prevaleciendo a través del espacio y del tiempo, en las mismas áreas de tierras y aguas, e independientemente de sus condiciones físicas".

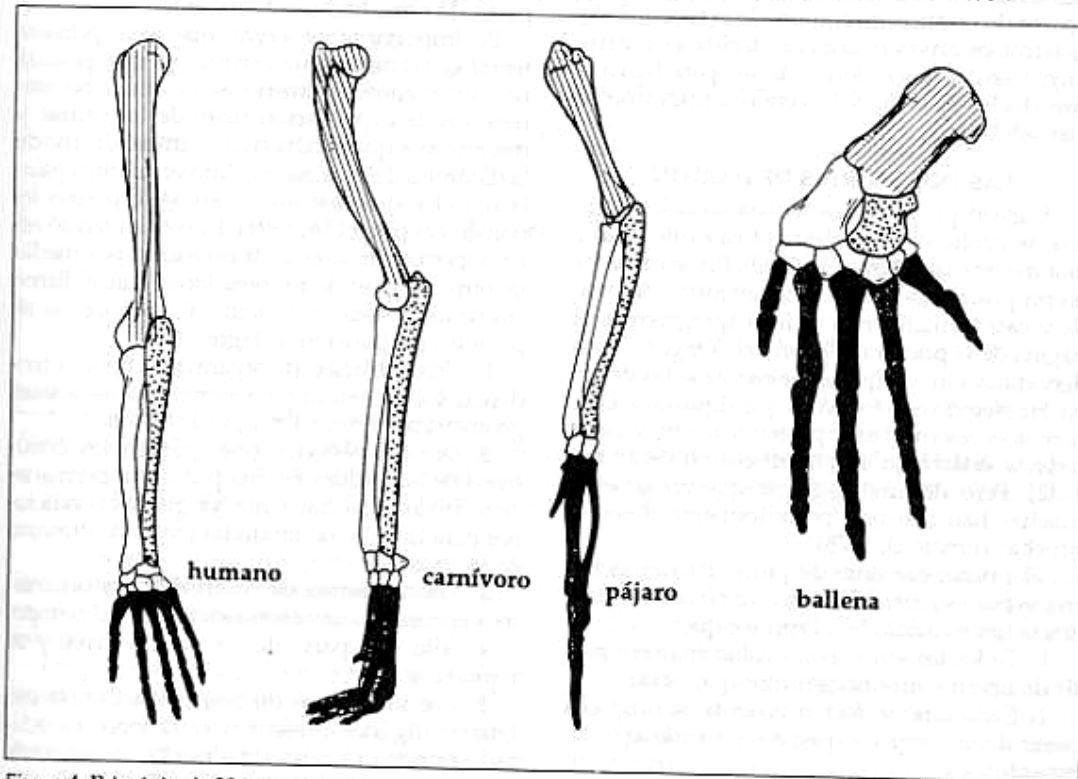


Figura 4. Principio de HOMOLOGÍA en la comparación del brazo anterior de algunos Vertebrados. La derivación de estructuras similares a partir de un ancestro común se denomina HOMOLOGÍA. En contraste, las similitudes funcionales entre estructuras no presentes en un ancestro común se llaman ANALOGÍAS (por ejemplo, entre alas de pájaro y alas de mariposa).

"Este enlace, en mi teoría, es simplemente hereditario, aquella causa que por sí sola produce organismos semejantes, o como lo vemos en el caso de las variedades, organismos casi iguales... Sobre la base de este principio de herencia con modificación, podemos entender cómo (grupos de especies), géneros completos y aún familias, pueden estar confinados a las mismas áreas, como es efectivamente el caso, y que notoriamente abunda". Este argumento de similitud debido a una herencia común a partir de un ancestro común (llamada *homología*, Figura 4), fue uno de los más importantes que Darwin elaboró en favor de la evolución que va modificando los caracteres.

Puede concluirse que en su largo estudio sobre los *Cirripedia*, en realidad Darwin estaba poniendo a prueba sus teorías. En efecto, los segmentos y apéndices de las larvas de los *Cirripedios* son las homologías que revelan su parentesco y afinidad con los crustáceos, una continuidad heredada desde el ancestro común de ambos.

Cabe anotar también que Darwin tomó el término descriptivo de *homología*, acuñado por el anatomista Owen en 1840 para designar similitud estructural entre órganos, y le da una connotación nueva, la de "similitud a causa de herencia a partir de un ancestro común". Esta redefinición de términos claves es una característica muy frecuente en las transiciones de un paradigma a otro (Kuhn T, 1968), y la veremos nuevamente más adelante.

LAS DOS TEORÍAS DE DARWIN

Darwin propuso dos teorías complementarias de evolución: una descriptiva explicativa y una mecanicista (Lewis R, 1980). Presentaremos las proposiciones darwinianas en forma ordenada y casi textualmente; incluso agregaremos la página de la primera edición del "*Origen...*" y la denominación con que actualmente se las designa. He elegido esta forma ya que algunas de ellas han sido reformuladas posteriormente, y otras todavía están bajo amplia discusión (Stebbins, 1982). Pero debemos agregar que en general, muchas han resistido posteriormente diversas pruebas (Brcic D, 1978).

El primer conjunto de proposiciones es llamado por el mismo Darwin "*teoría de la descendencia con modificación*". Propone que:

1. Todos los seres vivos evolucionaron a partir de uno o varios organismos (pág. 484).
2. Cada especie, fósil o viviente, se originó a partir de otra especie (pág. 6) (*Principio de continuidad*).
3. En tiempos prolongados, nuevos géneros, familias, órdenes, clases y *phyla* se originan como continuación de la evolución que produjo las especies (pág. 126) (Figura 5).

4. Los cambios evolutivos fueron graduales y de larga duración (págs. 84 y 430) (*Principio de gradualismo*).

5. A mayor similitud entre dos grupos de organismos, más cercana es su relación genética, y más cerca está su ancestro común (págs. 321, 412 y ss). (Criterio o regla de *Parentesco por ascendencia común*).

6. La extinción de formas (especies, géneros) es consecuencia de la producción de nuevas formas, o de cambios ambientales (págs. 126 y 344).

7. Una vez que una especie (o grupo) se extingue, nunca reaparece (pág. 313) (*Postulado de Irreversibilidad*, llamado también ley de Dollo).

8. La evolución continúa hoy, generalmente en la misma forma como en eras geológicas pasadas (*Principio de Uniformismo*, propuesto en 1788 por el naturalista J. Hutton y difundido por Lyell en su obra "*Principios de Geología*").

Esta teoría de la descendencia con modificación es la más aceptada, y su validez alcanza a todos los organismos conocidos. Se acostumbra a resumirla con la frase "la evolución es un hecho", pero esto es una exageración. En efecto, en casi todos los casos, la evolución no ha sido observada directamente, y sólo puede inferirse a partir de otros hechos observados.

Es importante observar que esta primera teoría es relativamente estática, ya que postula relaciones entre fenómenos sin requerir necesariamente la explicitación tanto de las causas y mecanismos que producen los cambios, como de la dinámica del proceso evolutivo. En otras palabras, es básicamente un sistema de hipótesis fenoménicas (Reig OA, 1991). Darwin enfrentó estos aspectos causales de la evolución por medio de otro conjunto de proposiciones, que él llamó "*teoría de la selección natural*". Consta de las siguientes proposiciones (Figura 6):

1. Una población de organismos tiene la tendencia y el potencial para incrementarse a tasas geométricas (*Primer Principio de Malthus*).
2. Durante períodos geológicos cortos, el número de individuos en una población permanece relativamente constante, ya que las condiciones para la vida son limitadas (*Segundo Principio de Malthus*).
3. Los ambientes de muchos de los organismos han estado cambiando a través del tiempo.
4. Sólo una parte de los nacidos vive y se reproduce.
5. Los individuos de una población no son iguales: algunos presentan variaciones heredables (*Principio de variación; Principio de herencia*).
6. Las actividades vitales ("lucha por la existencia") determinan cuáles rasgos son favorables, por medio del éxito de aquellos individuos que los presentan. (*Postulado de sobrevivencia del más apto*).

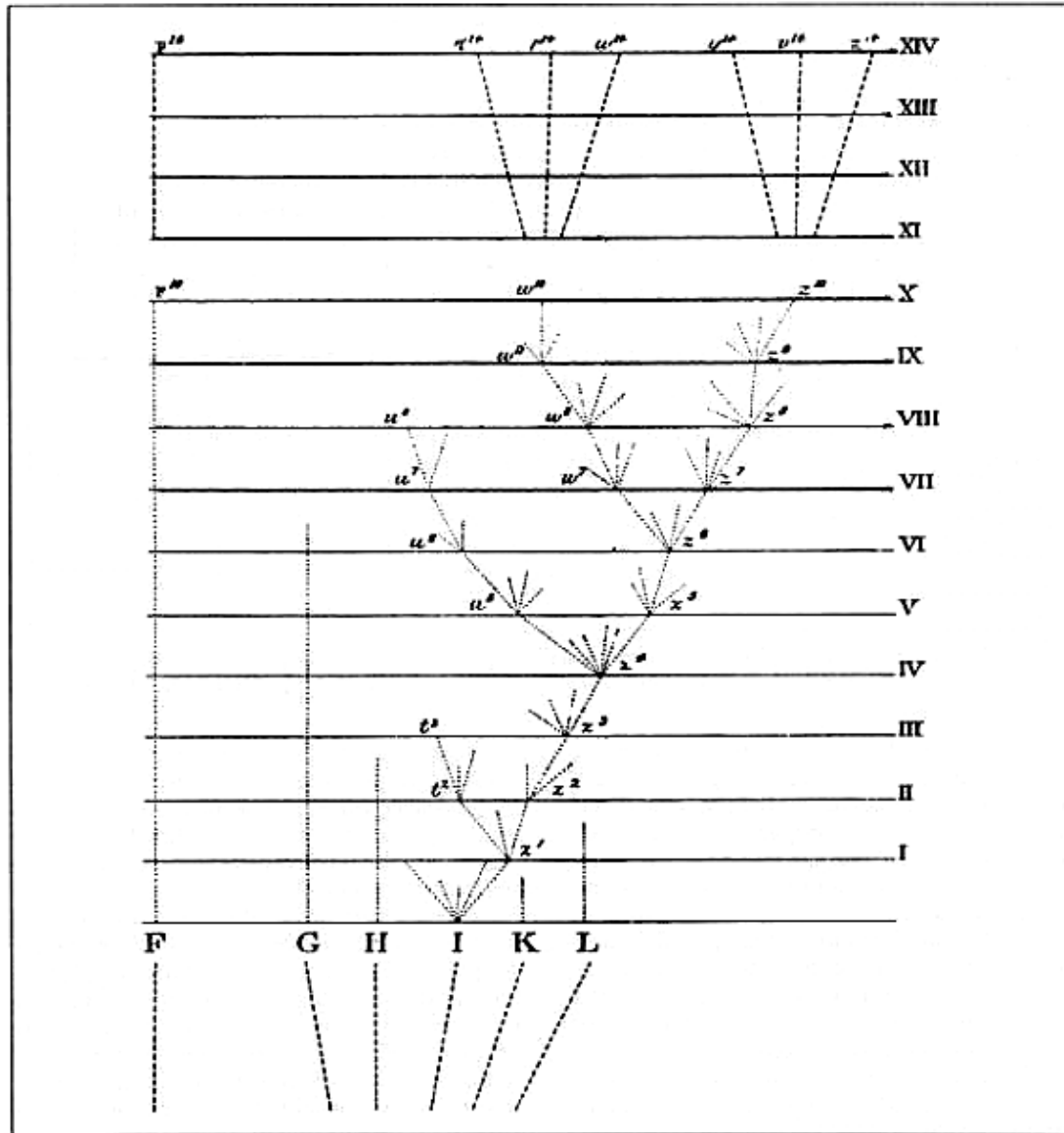


Figura 5. Diagrama hipotético de la evolución de un grupo de especies emparentadas (F, G, H, I, K, L) que se modifican a lo largo del tiempo (desde I hasta XIV; cada período representaría mil generaciones). (Este es la única figura que aparece en "El origen de las especies" de Darwin, 1865).

7. Los individuos que presentan los rasgos favorables producirán mas descendencia en promedio que los que presentan rasgos menos favorables.

Las proposiciones o hipótesis 6 y 7 se describen usualmente con el término de "selección natural" (o Principio de selección). Puede ser definida como el éxito reproductivo diferencial entre los individuos de una población (ver Figura 6). El resultado es el predominio de la alternativa seleccionada. El genetista-matemático inglés Fisher describirá más tarde la selección como "el proceso de hacer probable

lo improbable": al comienzo, el individuo seleccionado es escaso en la población (improbable); pero al cabo de cierto tiempo, será el más abundante (el más probable).

Darwin presentó claramente su argumento: "Como nacen muchos más individuos que los que pueden sobrevivir, y como consecuentemente, hay una lucha por la existencia frecuente y recurrente, se desprende que cualquier ser (vivo), si varía de cualquier manera que sea provechosa para sí mismo, aunque sea levemente, bajo las complejas condiciones de vida, tendrá una

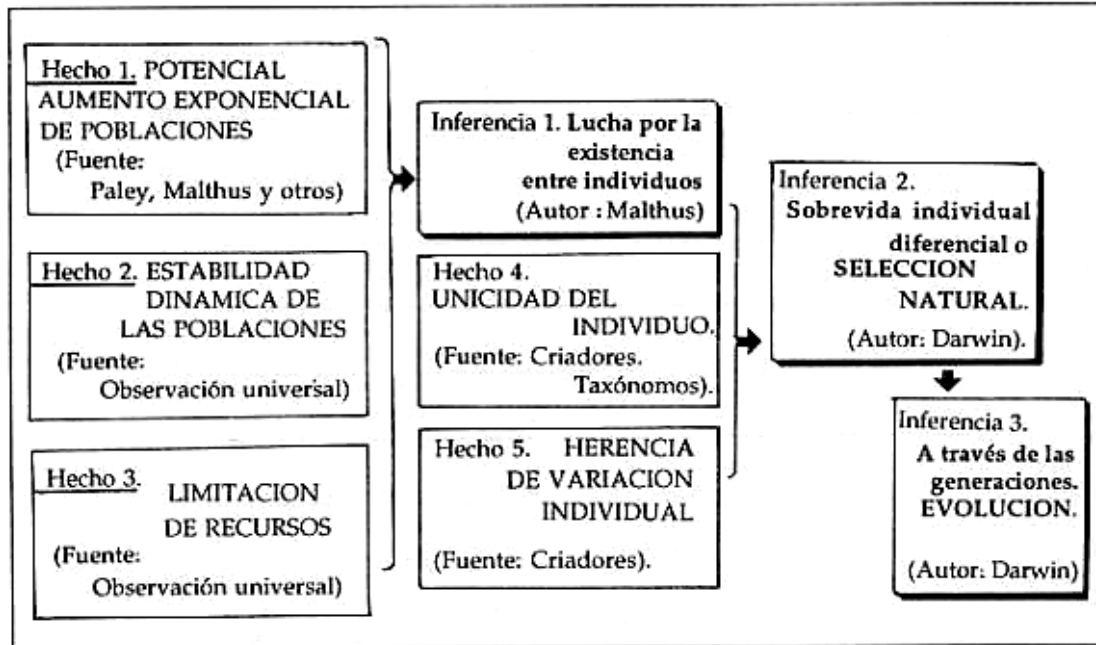


Figura 6. Estructura y secuencia lógica de las proposiciones que forman la hipótesis de evolución por selección natural. (En paréntesis se anota la fuente o el autor de cada proposición) (Modificado de: Mayr E, 1978).

mejor posibilidad de sobrevivencia y será entonces naturalmente seleccionado. A partir del fuerte principio de herencia, cualquiera variedad seleccionada tenderá a propagar su forma modificada nueva". Nótese que la variación ocupa una parte central del argumento, y se la acepta como una característica natural entre los seres vivos. Más aún, Darwin postula que tales variaciones deben ser heredables, de manera que las diferencias pueden traspasarse a los descendientes, particularmente cuando son ventajosas para los individuos que las poseen.

El resultado de la selección natural es la diversidad entre los individuos y las especies, con un progresivo ajuste en las características de los or-

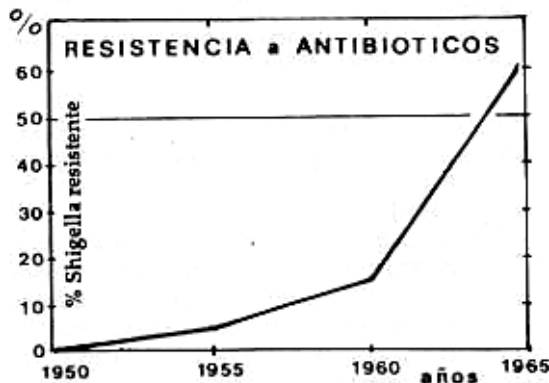


Figura 7. Efecto de la administración de antibióticos sobre cepas de *Shigella* en hospitales japoneses.

ganismos a su medio ambiente particular. La selección aún sigue actuando hoy en los lugares mas insospechados; por ejemplo en los hospitales, la aplicación masiva de antibióticos puede causar la selección de cepas extraordinariamente resistentes (Figura 7).

El mencionado ajuste de los organismos a su medio ambiente recibe el nombre general de adaptación. Este concepto de adaptación es diferente al de aclimatación, que es el proceso de modificación en las características somáticas de un individuo a un determinado ambiente; por ejemplo, la aclimatación a la altura. Por supuesto que la capacidad de aclimatación forma parte de la adaptabilidad de un organismo.

Sin embargo, el éxito no acompaña inevitablemente a la evolución de los seres vivos. Muchos no logran sobrevivir y adaptarse a un medio que ha cambiado, y se produce entonces la extinción (que Darwin también considera en su esquema de evolución de las especies; ver Figura 5). Este es un fenómeno habitual, como lo muestra dramáticamente el registro fósil, particularmente en las extinciones masivas (la más importante ocurrió hace 220 millones de años, a finales del Pérmico, con extinción del 95% de las especies. Figura 8).

TEORIA SINTETICA (NEODARWINISMO)

El desarrollo de la genética entre 1936 y 1947, en especial de la genética de poblaciones, permi-

tió redefinir y unificar las teorías evolutivas con las de la genética y la taxonomía. La mayoría de los autores anteriores daban más importancia a algún factor particular, con la clara excepción de Darwin (Tabla 1).

Este proceso de unificación e integración teórica culminó con la llamada "síntesis evolutiva", término introducido por J. Huxley en 1942. En este nuevo paradigma destacan los aportes de los ingleses Haldane y Fisher, y de los norteamericanos Dobzhansky, Simpson y Mayr.

Una de las tesis principales de esta síntesis fue que la evolución de géneros, familias y grupos superiores (lo que se denomina macroevolución) podía ser explicada también en términos de los factores de la microevolución (la de poblaciones y especies): mutación, recombinación, deriva y selección natural. En otras palabras, no era necesario recurrir a explicaciones especiales para la macro-evolución. Cada una de esas variables fue redefinida en precisos términos genéticos y biológicos, y combinados en elegantes ecuaciones matemáticas (ver capítulo 28: *Genética de poblaciones*).

Las principales proposiciones de la teoría sintética son:

1. Evolución es el cambio en frecuencias génicas del acervo genético de una población específica o subespecífica (microevolución).
2. Cada especie es un acervo aislado de genes, que posee complejos génicos particulares conectados por flujo génico. (Esta es la definición "biológica" de especie que veremos más adelante).
3. Un individuo contiene sólo una porción de los genes del acervo génico de la especie a la que pertenece, y las porciones son diferentes en cada individuo.
4. Las clases de genes y combinaciones génicas en un individuo de una especie de reproducción sexual se deben a las mitades transmisibles

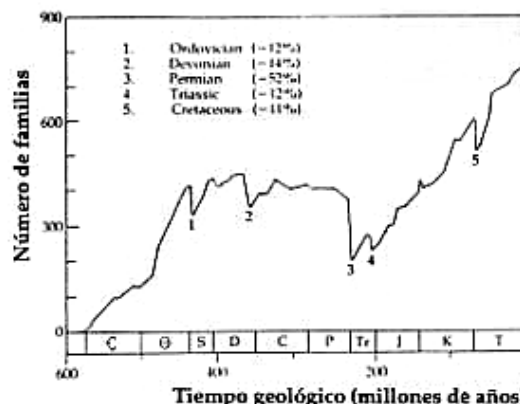


Figura 8. Extinciones mayores según el registro fósil, medida en números de familias de vertebrados e invertebrados marinos. A cada extinción masiva sigue un rápido aumento de la diversidad. (original de: D. Raup. En: Lewin R, 1989)

de genomas parentales, a la recombinación y a la mutación.

5. Un individuo con un fenotipo que favorece la producción de más progeñie, contribuirá con una proporción mayor de genes y de combinaciones genéticas al nuevo acervo genético (*Selección natural*. Figura 9).
6. El aislamiento, al restringir el flujo génico entre una subpoblación y su población parental, es esencial para que la subpoblación evolucione en una nueva especie. (ver Tabla 2).
7. Los cambios en las frecuencias génicas se producen por selección, migración, flujo génico, mutación y otros cambios genéticos (que pueden ser simplemente azarosos, como la deriva génica). La selección natural es la causa más importante del cambio en las frecuencias génicas.
8. La evolución de una especie puede resultar en una secuencia cronológica de especies, sin aumento en el número de éstas (*Evolución filética*), en un grupo de especies nuevas (*Radiación adaptativa*), o en variantes de estas dos posibilidades.

Tabla 1. COMPOSICION DE LAS TEORIAS EVOLUTIVAS EN VARIOS AUTORES. TODOS ACEPTAN UN QUINTO COMPONENTE: EVOLUCION, EN OPOSICION CON UN MUNDO CONSTANTE Y SIN CAMBIO (modificada de: Mayr E, 1985).

	Descendencia común	Gradualidad	Especiación poblacional	Selección natural
Lamarck	No	Sí	No	No
Darwin	Sí	Sí	Sí	Sí
Haeckel	Sí	Sí	?	en parte
Neo-Lamarckistas	Sí	Sí	Sí	No
T. H. Huxley	Sí	No	No	No
de Vries	Sí	No	No	No
T. H. Morgan	Sí	No	No	no importante
Dobzhansky	Sí	Sí	Sí	Sí

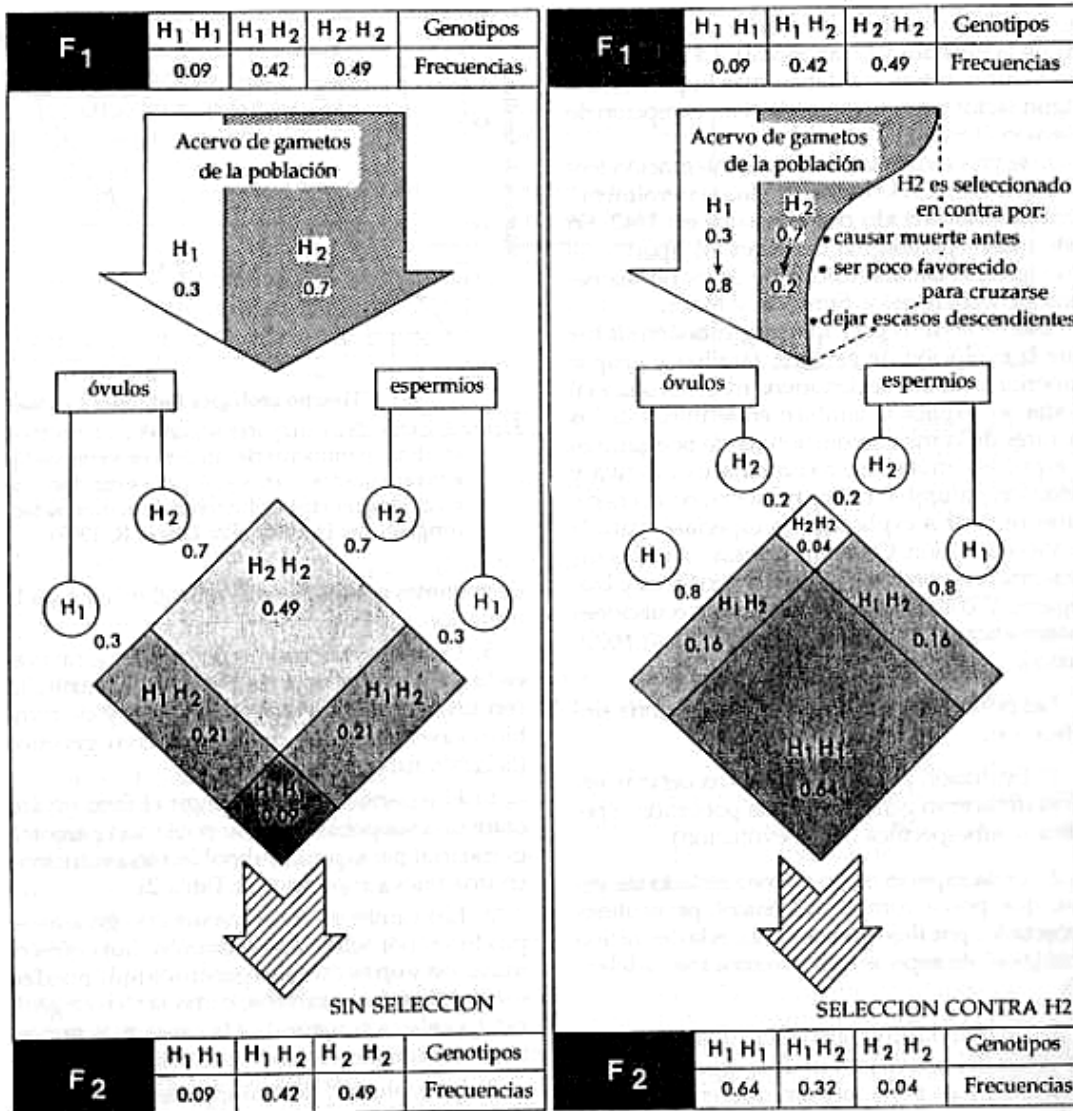


Figura 9. Diagrama que ilustra el efecto de la selección sobre las frecuencias génicas de una población (derecha) comparado con una población similar donde no actúa la selección (izquierda). (tomado de: Simpson GG, 1953).

9. La especiación es completa cuando las variaciones acumuladas en una subpoblación son tales, que el intercambio genético con la población parental o la "hermana" no es posible, incluso cuando las dos poblaciones se encuentren.

10. La mutación es la fuente última de nuevos genes en un acervo genético.

Nuevamente nótese cómo la idea misma de evolución es redefinida y restringida a cambios en las frecuencias génicas. Este es otro ejemplo de las redefiniciones que habitualmente se producen cuando ocurren cambios en un paradigma.

LA ESPECIE: UNIDAD NATURAL DE EVOLUCION

Uno de los resultados de la síntesis fue una moderna concepción de las unidades de evolución, en particular de la que habitualmente se considera más natural: la especie. Hasta entonces, y por influencia de la filosofía esencialista acuñada por los griegos, la biología operaba con una noción tipológica de especie. Los individuos reales debían ser referidos a un tipo ideal abstracto, y había un ejemplar tipo depositado en un museo que representaba a ese tipo ideal. Las variaciones de los individuos eran consideradas entonces como simples imperfecciones.

Tabla 2. MECANISMOS DE AISLAMIENTO (Templeton A, 1989).

1. *Mecanismos precópula* que impiden cruza interpoblaciones.
 - a. aislamiento ecológico o de habitat.
 - b. aislamiento estacional
 - c. aislamiento etológico
2. *Aislamiento postcópula precigótico*.
 - a. aislamiento mecánico: ocurren apareamientos interpoblacionales sin transferencia de espermios.
 - b. mortalidad o incompatibilidad de gametos.
3. *Aislamiento postcigótico*
 - a. Inviabilidad de F_1 .
 - b. Esterilidad de F_1 .
 - c. Crisis en híbridos: F_2 o retrocruzas presentan viabilidad o fertilidad reducidas.
 - d. Interacciones coevolutivas o citoplasmáticas: individuos de una población infectada con endoparásito o con cierto elemento citoplasmático, son fértiles entre sí, pero fertilidad o viabilidad están disminuidas cuando se cruzan individuos infectados con no infectados.

La síntesis en cambio, define a una especie biológica como "la comunidad más grande e incluyente de individuos que comparten un acervo genético común" (Dobzhansky, 1970). Cada individuo posee entonces solamente una parte del conjunto de genes; por lo tanto, es natural que un organismo sea diferente de otro de la misma especie. Igualmente, una población particular también contiene sólo una parte del acervo genético de la especie. El ejemplar tipo es sólo un portador del nombre para designar las poblaciones de las que proviene, y la especie se define sobre ciertos caracteres, considerando un amplio margen para las variaciones individuales.

La unidad de la especie se expresa materialmente en la estructura corporal y la morfología de los individuos, entre otros aspectos. Los rasgos anatómicos son particularmente útiles, porque a veces persisten en el tiempo al fosilizarse algunos individuos. Eventualmente, éstos podrán ser descubiertos y comparados, no sólo entre sí, sino también con respecto a muestras de las actuales poblaciones.

El estudio morfológico permite estimar también las relaciones genéticas entre individuos o poblaciones, su cercanía filogenética, e incluso las relaciones de un individuo con su medio ambiente; por ejemplo, los dientes de un individuo pueden indicar el tipo de alimento que consume.

La especie también es concebida como una unidad reproductiva: "grupos de poblaciones naturales, potencial o realmente interfértiles, que están aislados reproductivamente de otros de tales grupos" (Mayr E, 1957). Toda especie tiene asimismo una dimensión ecológica, que puede ser imaginada como: "un linaje (conjunto de descendientes) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente a la de cualquier otro linaje, y que evoluciona separadamente de todos los otros linajes" (Van Valen, 1976). Estas tres defini-

ciones generales tienen una gran capacidad explicativa, ya que cualquiera característica biológica podría ser comprendida entonces en términos de causas genéticas, reproductivas, ecológicas o evolutivas.

Cada especie, por ser una unidad material evidentemente ubicada en un determinado tiempo y espacio geográfico, tiene una cierta identidad. Esto permite también su denominación como un ente particular. En efecto, cada especie es también un *taxón*, o sea, "un grupo concreto de organismos, de cualquier rango, que es lo suficientemente distinto de otros como para que merezca ser designado con un nombre diferente y ubicado en una categoría definida" (para profundizar en los conceptos de especies, ver Brncic D, 1978).

LA ESPECIACION

En el origen de nuevas especies en organismos de reproducción sexual, el elemento clave es la aparición de mecanismos de aislamiento reproductivo, los que separan el acervo genético de una población con respecto a otra (Tabla 2). Se han descrito casos en que tales mecanismos no se han completado, persistiendo algún grado de flujo genético entre las dos poblaciones en divergencia; en tal caso, se habla de semiespecies, una categoría sistemática no taxonómica.

La situación más común es la aparición de mecanismos de aislamiento durante el aislamiento espacial de dos o más poblaciones, incluso con la presencia de barreras geográficas (montañas, ríos, etc.). Tales barreras impiden el flujo genético y permiten la divergencia genética o ecológica de las poblaciones. Este es el modo de especiación "alopátrida".

Una variante especial de la especiación alopátrida es la especiación por el aislamiento de una colonia periférica. Un pequeño número de individuos invade un nuevo territorio (o queda

Tabla 3. CARACTERÍSTICAS EVOLUTIVAS DE DIFERENTES GENOMAS Y LINAJES (de: Dowling, Moritz, Palmer. En: Hillies DM, Moritz C, 1990)

Genoma	Linaje	Herencia	Tasa de mutación relativa o de variación		
			Mutaciones p.	Tamaño (kb)	Resreglos
mtDNA	animales	materna	alta	14-26	muy raros
mtDNA	plantas	materna	muy baja	200-2500	muy frecuente
mtDNA	hongos	todas	baja	20-200	frecuente
cpDNA	plantas	todas	baja	120-217	raros
nDNA	animales	biparental	variable	1-1000 x 10 ⁵	frecuente
nDNA	plantas	biparental	variable	1-1000 x 10 ⁵	frecuente
nDNA	hongos	biparental	?	0,1-10 x 10 ⁵	frecuente

mtDNA = DNA mitocondrial; cpDNA = DNA del cloroplasto; nDNA = DNA nuclear.

aislado), manteniendo una parte de la variación genética original. Por acción de endocruza o deriva, entra en una rápida transformación divergente, y la población con un nuevo reservorio génico se expande posteriormente.

Otro modo de especiación es parapátrida, en que la diferenciación local en un gradiente ambiental (*cline*) restringe el flujo y produce especies a partir de fragmentos de la población original, que posteriormente se expanden y perfeccionan. Una variante ocurre si la diferenciación local es favorecida por mecanismos cromosómicos de incompatibilidad, y se habla de especiación estasiopátrida. Finalmente, si en una población polimórfica se produce el aislamiento y fijación de ciertas variantes dentro de la misma área geográfica (incluso, dentro de un mismo árbol por ejemplo), se habla de especiación simpátrida.

TEORIAS CONTEMPORANEAS

En los últimos veinte años, las diversas teorías de la evolución han ido integrando datos y conceptos provenientes de distintas ramas de la biología, en especial los aportes entregados por la nuevas técnicas de la biología molecular; éstas permiten estudiar directamente el material genético y su variación a lo largo del tiempo (ver Tabla 3). Esta riqueza de nuevos fenómenos ha ido obligando a afinar, mejorar y madurar los conceptos y paradigmas originales, en medio de intensos debates y controversias. Esto parece ser propio de la sociología de las ciencias y de los científicos (ver Kuhn T, 1968). No es que las teorías originales sean completamente erróneas o fundamentalmente equivocadas, como frecuentemente sostienen los disidentes; de hecho, aquéllas han servido para explicar una multitud de observaciones y han sido sometidas a múlti-

Tabla 4. MECANISMOS DE COHESION EN UNA ESPECIE (Templeton A, 1989).

1. *Intercambiabilidad genética*: los factores que definen los límites a la difusión de las nuevas variantes genéticas a través del FLUJO GÉNICO.
 - A. Mecanismos que promueven la identidad genética a través de flujo génico.
 1. Sistema de fertilización: los organismos son capaces de intercambiar gametos que conducen a fertilización exitosa.
 2. Sistema de desarrollo: los productos de la fertilización son capaces de originar adultos viables y fértiles.
 - B. Mecanismos de aislamiento: la identidad genética es preservada por la ausencia de flujo génico con otros grupos.
2. *Intercambiabilidad demográfica*: los factores que definen el nicho fundamental (tolerancias intrínsecas al ambiente) y los límites a la difusión de nuevas variantes genéticas a través de SELECCIÓN NATURAL y DERIVA GÉNICA.
 - A. Habilidad de sustitución: la deriva génica (descendencia de ancestro común) promueve la identidad genética.
 - B. Habilidad de reemplazo
 1. Fijación selectiva: la selección natural promueve la identidad genética al favorecer la fijación de una variante genética.
 2. Transiciones adaptativas: la selección natural favorece las adaptaciones que alteran directamente la intercambiabilidad demográfica. La transición está limitada por:
 - a. Sesgos mutacionales en el origen de la variación fenotípica heredable.
 - b. sesgos en el destino de la variación heredable: ecológicos, embriológicos, históricos, genético-poblacionales.

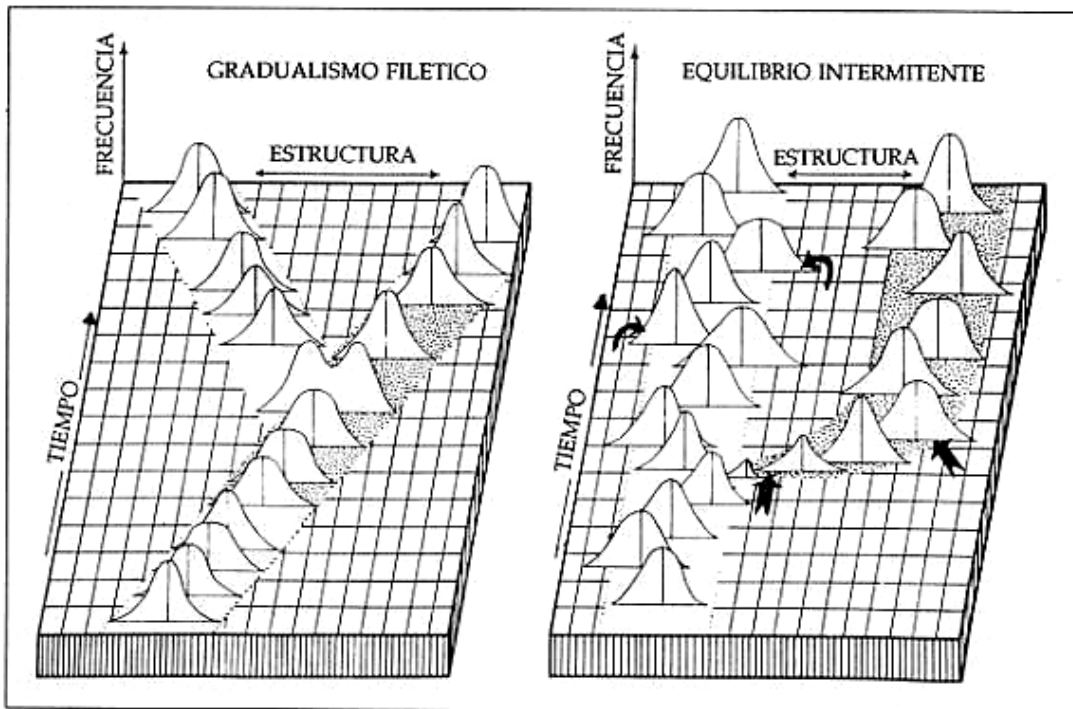


Figura 10. Modelos alternativos de cambio evolutivo. Sólo se considera aquí un aspecto fenotípico (el morfológico). Las diferentes especies se señalan con el sombreado. (modificado de: Vrba E, 1980).

ples pruebas. Lo que ocurre es que las viejas teorías no están completas, y admiten revisión, complementación y perfeccionamiento. Mencionaremos brevemente algunas de estas nuevas proposiciones.

Nuevas definiciones de especie

El concepto "biológico" de especie desarrollado por el neodarwinismo, enfatiza el papel del flujo y el aislamiento genéticos, pero también se pueden enfatizar otras variables. Esto se puede apreciar al comparar las definiciones clásicas con las siguientes propuestas más recientemente:

Definición por aislamiento: "definición biológica": "sistemas de poblaciones: el intercambio genético entre estos sistemas está limitado o impedido por mecanismos de aislamiento reproductivo" (Dobzhansky 1970). También "grupos de poblaciones naturales actual o potencialmente interfértiles que están reproductivamente aislados de otros de tales grupos" (Mayr E, 1963).

Definición por fertilización o reconocimiento: "la población más incluyente de organismos individuales biparentales que comparten un sistema común de fertilización" (Paterson, 1985).

Definición por cohesión: "la población más incluyente de individuos que tienen el potencial de cohesión fenotípica a través de mecanismos

intrínsecos de cohesión" (Templeton A, 1989; ver Tabla 4).

Puede observarse que estas últimas definiciones son más incluyentes, porque pueden aplicarse incluso a organismos de reproducción asexual, que era una de las grandes carencias de las definiciones clásicas.

Evolución con estasis y equilibrio intermitente

Siguiendo el principio de gradualismo de Darwin, el modelo más aceptado de evolución de las especies era el gradualismo filético, lento, y de tasas evolutivas uniformes. Hace una década, el norteamericano J. Gould propuso el modelo de equilibrio intermitente o puntuado (Figura 10), en el que ocurren episodios de brusco cambio en los caracteres durante la especiación, seguidos por prolongados períodos de equilibrio o estasis morfológica. Una nueva interpretación de las tendencias evolutivas sugiere que la evolución ocurre hacia una creciente especialización en los caracteres de las especies (*la hipótesis del efecto*, de E. Vrba).

Teoría no-Darwiniana de evolución molecular

Con el desarrollo de la biología molecular y su amplio espectro de técnicas, se encontró que la mayor parte de las mutaciones que afectaban a las proteínas se acumulaban gradualmente en

Tabla 5. CAMPO DE APLICACION DE VARIAS TECNICAS DE BIOLOGIA MOLECULAR (Hillis DM, Moritz C, 1990)

Problema	Isoenzimas	Inmunología	Citogenética	Hibridización DNA	Análisis restricción	Secuencia DNA/RNA
Sistemas de apareamiento	+	-	M	-	M	\$
Detección clonal	+	-	M	-	+	\$
Heterozigocidad	+	-	-	-	+	M
Prueba paternidad	M	-	-	-	+	+
Parentesco	-	-	-	-	+	\$
Variación geográfica	+	-	M	-	+	+
Hibridización	+	-	+	-	+	M
Bordes de especies	+	-	+	-	+	\$
Filogenia (0-5 mill.a.)	+	M	M	M	+	+
Filogenia (5-50 m.a.)	+	+	+	+	+	+
Filogenia (50-500 m.a.)	M	M	M	M	M	+
Filogenia (>500 mill.a.)	-	-	-	-	-	+

+ = Uso apropiado y efectivo; - = uso inapropiado; M = marginalmente apropiado; \$ = uso apropiado pero costoso.

función del tiempo y eran por tanto, selectivamente neutras, lo que condujo a la teoría neutralista de Kimura y otros. Sin embargo, esta proposición explícitamente reconoció que había sectores funcionales de las proteínas que se mantenían conservados por selección en contra (por ejemplo, sitios activos de enzimas, sitios de anclaje a membranas o los relacionados con las estructuras secundaria o terciaria).

Lo importante de esta proposición fue que permitió una efectiva estimación del tiempo transcurrido desde el último ancestro común (o sea la noción de "relojes moleculares no metronómicos"; ver capítulo 30: *Evolución humana*). Las

nuevas técnicas permiten además estudiar con extrema precisión una multitud de variables genéticas y filogenéticas en las poblaciones naturales, por una parte, y por otra, están permitiendo poner a prueba empírica una serie de proposiciones teóricas elaboradas por el desarrollo matemático y conceptual de la genética de poblaciones (Tabla 5; también léase la lúcida revisión de Reig OA, 1991).

Biología del desarrollo

En el enfoque neodarwinista clásico, la forma de los organismos era considerada como una expresión de los genes en el tiempo. El organis-

Tabla 6. RELACIONES ENTRE SELECCION NATURAL, DERIVA GENICA Y EVOLUCION (modificada de: Endler J, 1986)

	Selección natural	Deriva Génica	Evolución
Propiedades	<u>Condiciones necesarias y suficientes</u>		
Condición: VARIACIÓN	requerida	requerida	requerida
Condición: DIFERENCIAS EN ADECUACIÓN	requerida	ausente (por def.)	no requerida
Condición: HERENCIA	requerida	requerida	requerida
Población pequeña	no requerida	requerida	no requerida
Origen de variantes	no requerida	no requerida	requerida
	<u>Otras propiedades</u>		
Diferencias observadas en el tiempo entre fenotipos o clases de edad (adecuación)	consistente	azarosas	consistente
Posibilidad equilibrio estable	sí	sí	no (por def.)
Medida de diferencias en ADECUACIÓN	adecuación	"adecuación" observada	durabilidad

mo es reducido a sus genes y atomizado para identificar las bases genéticas de la variación. En contraste, el estructuralismo (doctrina derivada de la morfología racional de los siglos XVIII y XIX) enfatiza la búsqueda de las reglas "epigenéticas" que emergen de la estructura y dinámica del propio organismo, independientemente del tiempo. Su objetivo es desarrollar una teoría de organización biológica, y predecir el conjunto finito de formas posibles que los organismos pueden producir a partir de sus materiales constituyentes (Wake y Larson, 1987). El énfasis no está tanto en los genes sino en el análisis causal de los efectos que provienen de los materiales utilizados en la construcción del fenotipo. Existirían ciertos sesgos ("bias") estructurales en la construcción de toda forma biológica, que están naturalmente jerarquizados, y que pueden ser utilizados independientemente por el organismo durante la ontogenia y la evolución.

Este nuevo campo puede dar muchas luces respecto del origen de las novedades evolutivas (Endler J, 1986) y de su integración en la biología del desarrollo, un campo tradicionalmente descuidado en el neodarwinismo clásico y neoclásico (que enfatiza el rol de los accidentes por deriva génica) (Maynard Smith J, 1985). Igualmente, favorecerá la interpretación del origen evolutivo de las adaptaciones en la naturaleza, integrando genética con ecología. Afortunadamente, se están aclarando las condiciones necesarias y suficientes que distinguen los dominios propios y comunes de conceptos habitualmente confundidos y mezclados; por ejemplo, la distinción conceptual entre selección natural, deriva génica y evolución (Tabla 6).

En resumen, las teorías evolutivas continúan siendo el centro interpretativo de muchos fenómenos biológicos y un campo activo de investigación y debate. En efecto, como lo señala Reig (1991): "la teoría sintética es fundamentalmente monística y ectogenética, por el hincapié puesto en la selección natural y en el carácter externalista de la acción del medio sobre los cambios genéticos. Esa versión clásica del proceso evolutivo debe ser cambiada por una alternativa multifactorial que reconozca la capacidad interna del sistema genético y del sistema epigenético de generar sus propias fuerzas evolutivas". Parece que estamos asistiendo a los orígenes de una nueva integración y maduración de las teorías evolutivas. Y puede que sea cierto de que la verdad "se encuentra en la intersección de varias líneas independientes".

BIBLIOGRAFIA

1. Brcic D: Fundamentos de la teoría de la evolución biológica. Fascículos para la Comprensión de la Ciencia, las Humanidades y la Tecnología, N° 14. Santiago, Chile: Editorial Universitaria 1978
2. Darwin C: "Viaje de un Naturalista Alrededor del Mundo. 1842". Buenos Aires: Traducción editada por Editorial El Ateneo SA
3. Darwin C: "El Origen de las Especies. 1865" (fac-simil de la Primera edición, publicado en USA). West Hanover, USA: Harvard University Press 1964
4. Endler J: Natural Selection in the Wild. Princeton, USA: Princeton University Press 1986
5. Futuyma D: Evolutionary Biology. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Assoc Inc 1990
6. Gould SJ: Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, USA: Belknap Press of Harvard University 1977
7. Hillies DM, Moritz C: Molecular Systematics. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Assoc Inc 1990
8. Kuhn T: La Estructura de las Revoluciones Científicas. México DF: Fondo de Cultura Económica 1968
9. Lewin R: Human Evolution: an Illustrated Introduction. Oxford, England: Blackwell Scientific Publications 1989
10. Lewis R: Evolution: a system of theories. *Perspect Biol Med* 1980; 23: 551-72
11. Maynard Smith J. y cols: Developmental constraints and evolution. *Q Rev Biol* 1985; 60: 265-87
12. Mayr E: Especies Animales y Evolución. Barcelona, España: Ediciones Ariel y Ediciones Universidad de Chile 1968
13. Mayr E: Evolution. *Sci Am* 1978; 239: 39-47
14. Mayr E: The Growth of Biological Thought. Cambridge, USA: Belknap Press of Harvard University 1985
15. Moore J: Science as a way of knowing: evolutionary biology. *Am Zool* 1984; 24: 467-534
16. Reig OA: El desafío de la genética del DNA recombinante y de la biología del desarrollo para la teoría sintética de la Evolución. *Arch Biol Med Exp* 1991; 24: 425-36
17. Simpson GC: The Major Features of Evolution. New York: Columbia University Press 1953
18. Spotorno AE: Glosario de Biología Celular y Genética. Santiago de Chile 1991; pp 42
19. Spotorno AE: Origen y evolución de la especie humana. Serie Científica Básica N°4, Centro de Extensión Biomédica, Facultad de Medicina, Universidad de Chile 1991; pp 48
20. Templeton A: The meaning of species and speciation: a genetic perspective. En: Otte D, Endler J. (eds): Speciation and its Consequences. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc Inc 1989
21. Vrba E: Evolution, species and fossils: how does life evolve? *South Afr J Sci* 1980; 76: 61-84
22. Wake D, Larson A: Multidimensional analysis of an evolving lineage. *Science* 1987; 238: 42-8

ELEMENTOS DE BIOLOGIA CELULAR Y GENETICA

2ª edición

