

EVOLUCIÓN

VOLUMEN 7(1) 2012



PENSANDO DESDE LA EVOLUCIÓN, por A. MOYA — 3

ENTREVISTA A NICK LANE, por T. GABALDÓN — 6

ARTÍCULOS:

ALEMAÑ BERENGUER, R. A.

Dinámica evolutiva y significado estadístico de la selección natural — 11

MORENO, J.

Sobre mastines, pekineses, ponis y caballos percherones: Esperando a la transmutación de las esencias — 25

GÓMEZ CASTANEDO, A.

La paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo* (2): La Epoca Contemporánea — 31

PÉREZ RAMOS, H.

Mistic River, los robot y los insectos eusociales — 45

NOTICIAS:

Se celebró el III Congreso de la SESBE, por **J. MARTÍNEZ DE LA PUENTE**— 52

Se ha celebrado el I Curso Nacional de Evolución, por **J. RIVERO, E. PÉREZ** y **R. MEGÍA**— 55

FE DE ERRATAS — 56

NORMAS DE PUBLICACIÓN — 57



Editores de eVOLUCIÓN

José Martín y Pilar López

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: Andrés Moya
Vicepresidente: Santiago Merino
Secretario: Toni Gabaldón
Tesorera: Rosario Gil
Vocales: Inés Álvarez
Jose Enrique Campillo
Camilo José Cela Conde
Jordi García
Arcadi Navarro
Antonio Rosas

eVOLUCIÓN es la revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

eVOLUCIÓN no tiene necesariamente que compartir todas las ideas y opiniones vertidas por los autores en sus artículos.

© 2012 SESBE

ISSN 1989-046X

Quedan reservados los derechos de la propiedad intelectual.

Cualquier utilización de los contenidos de esta revista deberá ser solicitada previamente a la SESBE.



Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Facultad de Ciencias
Universidad de Granada
18071 Granada

<http://www.sesbe.org>

e-mail: sesbe@sesbe.org

Para enviar artículos a eVOLUCIÓN:

José Martín y Pilar López
Dep. Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
CSIC
José Gutiérrez Abascal 2
28006 Madrid

jose.martin@mncn.csic.es
pilar.lopez@mncn.csic.es

¡¡LA eVOLUCIÓN SIN RECORTES!!

En esta época triste de grandes recortes y pobres expectativas, no hemos querido sumarnos a la tendencia catastrofista y de resignación que quieren imponernos. Por eso, hemos vuelto a sacar un número de la revista lleno de contenidos y sin ningún recorte, y gratis. Pero no como un despilfarro innecesario más, sino con la sana intención de que no se pare la actividad científica y se siga avanzando en el estudio de la Teoría evolutiva. Estamos convencidos de que sólo se podrá salir de la crisis si aprovechamos el conocimiento generado por la ciencia y la razón, y nos olvidamos de las especulaciones supersticiosas.

Empezamos este número con un nuevo comunicado del presidente de la SESBE (*Andrés Moya*) a los socios donde nos habla precisamente de las expectativas recortadas de la ciencia en España y de cómo la SESBE, con sus múltiples actividades, puede contribuir a la promoción social de la ciencia y la evolución. Además, presentamos, aprovechando su visita al congreso de Madrid, una interesante entrevista a Nick Lane, uno de los más destacados investigadores y divulgadores de la evolución de la vida y su complejidad.

Y como es habitual presentamos varios artículos que tratan sobre: 1) el significado estadístico de la selección natural; 2) la explicación de por qué la selección artificial tiene problemas "para crear nuevas especies"; 3) la segunda parte de un repaso de la historia de las ideas en relación con el origen de los seres humanos que complementa la publicada en el número anterior; y 4) una explicación de la función que desempeñan las emociones y sentimientos en el mecanismo de toma de decisiones del cerebro.

Incluimos también dos resúmenes del III Congreso de la SESBE y del I Curso Nacional de Evolución que se celebraron en Madrid en el mes de noviembre pasado, para los que no tuvisteis ocasión de venir. Los siguientes (congreso y curso) ya están en marcha y tendrán lugar en Barcelona, en el 2013, y esperamos que estos resúmenes os animen a acudir a las próximas citas.

Acabamos dando las gracias una vez más a los autores y lectores de eVOLUCIÓN por mantener activa la discusión y el avance sobre la Teoría evolutiva. Un abrazo y paciencia con los recortes, que no conseguirán recortar la eVOLUCIÓN.

José Martín y Pilar López

Editores de eVOLUCIÓN

Pensando desde la evolución

Estimados lectores:

Que vivimos en tiempos inciertos creo que no es menester comentarlo. Tanto es así, que el ciudadano medio del país se queda atónito ante el hecho de estar recibiendo mensajes por parte de los medios de comunicación en el sentido de vivir en una sociedad del bienestar y, casi sin solución de continuidad, indicarnos que hemos estado por encima de nuestras posibilidades y debemos renunciar a tal estado. No obstante, parece existir un indicador diferencial de nuestro país con respecto a esos otros de la Unión Europea que siempre hemos utilizado como referente a seguir: es el de la consideración de la ciencia. Frente a una crisis esos otros países no solo mantienen, sino que, en términos relativos, invierten más en ciencia que cuando no la padecían. Y esa convicción no les viene, en exclusiva, del hecho de que su propia historia les ha mostrado el valor que a medio y largo plazo tiene el adoptar medidas favorables a la ciencia, sino que la clase política dirigente sabe que cuenta con el respaldo de la ciudadanía cuando adopta tales medidas. Esas dos circunstancias son diferenciales en nuestro país con respecto a esos otros a los que hago referencia. En el nuestro, las medidas anticrisis aplican a la baja con la ciencia, en primer lugar, y la ciudadanía, salvo muy honrosas excepciones, parece mostrarse impasible frente a tales medidas. La razón para esta actitud tiene unas raíces profundas que tendremos que buscar en la todavía escasa percepción social que se tiene del valor de la ciencia, algo que sólo puede arreglarse a través de una adecuada educación fundamental en ella, haciendo partícipe al ciudadano de que la ciencia es un valor cultural de primer magnitud, además de un poderoso agente generador de riqueza y bienestar. Las sociedades científicas, al igual que otras muchas otras instancias del tejido educativo y científico del país, hemos de



Andrés Moya, Presidente de la SESBE

seguir trabajando en esta tarea de educación en ciencia a la sociedad. Solamente de esta manera es cómo podremos aspirar a medio plazo a lograr que la clase política vaya más allá de la retórica que se deriva al contrastar la referencia a la que hace cuando usa el término 'el valor social de la ciencia' en sus grandes declaraciones a cuando tiene que aprobar los presupuestos nacionales, o autonómicos, en ciencia, particularmente en tiempos de crisis.

Desde la academia, desde los centros de investigación y docencia superiores, desde cualquier otra instancia cultural y formadora de nuestro país, hemos de perseverar y trabajar sistemáticamente en pro de la ciencia para entronizarla en la sociedad, tal y como ha ocurrido a lo largo de su historia en esos otros país de nuestro entorno a los que miramos como referencia a seguir.

La SESBE quiere ser un foro de investigación sobre la Biología Evolutiva y de promoción social de la ciencia. No solo pretende ser una sociedad científica que sirva para el intercambio de ideas y resultados de los muchos grupos de investigación en nuestra geografía que llevan a cabo investigación en Biología Evolutiva. Es crítico que la SESBE sea un foro de

discusión interdisciplinar, integrativo, de ideas sobre la evolución biológica, que trascienda áreas, métodos, conceptos, organismos, poblaciones, comunidades o ecosistemas. Es una sociedad única, o que puede llegar a serlo, donde se puede llevar a cabo tal objetivo, con independencia de la existencia de otras sociedades que promocionan la investigación más focalizada. Deseo mencionar al respecto que, durante los días 17 al 19 de Enero de 2012, se ha celebrado en Madrid el I Congreso Ibérico de Sistemática Animal. La Prof. Maite Aguado, de la Universidad Autónoma de Madrid, tuvo la gentileza de invitarme a dar la conferencia de clausura de un congreso que rebasó las expectativas de los organizadores. Se necesitan más foros nacionales como este para que los grupos de investigación en Sistemática tengan la oportunidad de presentar y discutir sus resultados. Desde la SESBE animamos estas iniciativas y esperamos que la nuestra sea un lugar de encuentro natural de todos ellos.

En el último congreso de la SESBE se renovó parcialmente **la junta directiva** y continuamos con la voluntad de que en ella quede reflejada buena parte de toda esa heterogeneidad de grupos e instituciones en nuestro país que se dedican al amplio y variado estudio de la Evolución. A los miembros salientes os doy mi más cordial agradecimiento por todo el esfuerzo que habéis llevado a cabo y a los entrantes que recojáis la ilusión con la que estamos trabajando para seguir adelante con esta bonita realidad que es la SESBE. Nuestra **página web** parece ser una fuente de información sobre las actividades relacionadas con la Biología Evolutiva y que es seguida por un número importante de personas por todo el mundo, particularmente Latinoamérica. Y nuestra **colección de libros sobre divulgación de la Evolución** tiene previsto su cuarto título en este 2012 a cargo del Dr. Santiago Merino sobre 'Parasitismo y Evolución'. Se tienen cerrados con los autores, por otro lado, dos libros más para los próximos años, uno sobre 'Introducción a la Evolución', por los Profesores

Antonio Fontdevila y Lluís Serra, y otro de 'Introducción a la Paleontología' a cargo del Prof. José Luis Sanz. La actividad de la **revista eVOLUCION** sigue en auge. Recoge muy particularmente un segmento de trabajo generalista en Evolución que pretende recibir originales y llegar a un amplio sector de la población interesada en ella, tanto en su dimensión científica como en la educativa, la social, la histórica o la filosófica. La SESBE, en su última asamblea ordinaria, acordó la creación de los **Premios Nacionales sobre Evolución Biológica**. Una comisión de expertos se encargará de recibir las candidaturas y proponer las concesiones, que se librarán con los congresos regulares de la SESBE. Así mismo se acordó que el próximo **congreso y escuela nacional de Evolución** se llevaría a cabo en Barcelona, en 2013, organizado por el Instituto de Biología Evolutiva del CSIC-Universitat Pompeu Fabra.

Recibid un cordial saludo

Andrés Moya
Presidente de la SESBE



Cómo hacerse miembro de la SESBE...

Para hacerse miembro de la Sociedad Española de Biología Evolutiva hay que realizar 3 trámites muy sencillos

- Crear una cuenta nueva en la base de datos de la web de la SESBE (www.sesbe.org) completando los datos personales (como mínimo los campos obligatorios).
- Realizar el pago de la cuota anual de 10 ó 20 euros (según sea miembro estudiante u ordinario) en la siguiente cuenta corriente de **Bancaja**:

Número de cuenta: 2077 2009 21 1100743151
 Código IBAN: IBAN ES32 2077 2009 2111 0074 3151
 Código BIC (SWIFT): CVALESVVXXX

- Remitir el comprobante de pago bancario junto con los datos personales por fax, correo postal o electrónico (escaneado-pdf) a la tesorería de la SESBE:

Prof. María Rosario Gil García
 Profesora Titular de Genètica
 Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biología Evolutiva,
 Parc Científic de la Universitat de València
 C/ Catedrático Agustín Escardino, 9
 46980 Paterna (València)

Dirección Postal: Apartat Oficial 22085. 46071 València
 e-mail: tesoreria@sesbe.org
 Fax: +34 96 354 3670

- Una vez completados los tres trámites, la tesorera se pondrá en contacto con el nuevo socio para comunicarle que el proceso se ha realizado con éxito, activará su cuenta y le dará la bienvenida en nombre de la Junta Directiva.

Entrevista a Nick Lane

por Toni Gabaldon

CRG-Centre for Genomic Regulation, Barcelona.

<<A Darwin le encantaría saber todo lo que está ocurriendo en el campo de la genómica microbiana>>



Con motivo del III congreso de la SESBE recibimos la visita de Nick Lane como ponente invitado. Nick Lane es bioquímico y escritor y actualmente tiene un grupo de investigación en el University Collage de Londres. Sus investigaciones se centran en la evolución de la vida y su complejidad, y en particular en el papel que jugó en la bioenergética y su evolución la endosimbiosis que dio origen a la mitocondria. Los resultados de sus investigaciones se han publicado en prestigiosas revistas internacionales. Como divulgador científico ha escrito varios libros de éxito, que incluyen, "Life Ascending: The Ten Great Inventions of Evolution" (traducido al español como "Los Diez Grandes Inventos de la Evolución") donde repasa diez transiciones clave en la evolución de la vida en la tierra que van desde el mismo origen de la vida hasta el origen de la consciencia. Es difícil encontrar personas que aúnen la faceta de escritor y la de investi-

gador de forma tan sobresaliente. En la siguiente entrevista conversamos con él sobre su trabajo, su carrera y, sobre todo, sobre evolución.

TG - Tras tu reciente visita a España como ponente invitado del III congreso de la SESBE (Madrid, Noviembre de 2011). ¿Cual es tú opinión sobre el estado de la Biología Evolutiva en nuestro país?

NL - Bueno, disfruté de las pocas charlas que pude ver, pero mi español no es bueno y no podría valorar muchas de ellas. Además, desgraciadamente no pude asistir a la mayor parte del congreso. En cualquier caso, me gustó el gran abanico de temas que se trataron y, en general, estoy impresionado por la gran cantidad de investigación en Biología Evolutiva que se lleva a cabo en España. En comparación con Inglaterra, aquí hay una mayor tendencia a considerar fisiología comparada en evolución. Algo que he venido observando durante años es que los investigadores Españoles no son citados tan a menudo como debieran. Esto no refleja la calidad de la investigación, sino más bien un sesgo hacia la investigación en Estados Unidos y en lengua inglesa.

TG - Tu trayectoria ha sido bastante poco convencional. ¿Podrías resumir para nuestros lectores cuales han sido los pasos más importantes en tu carrera?

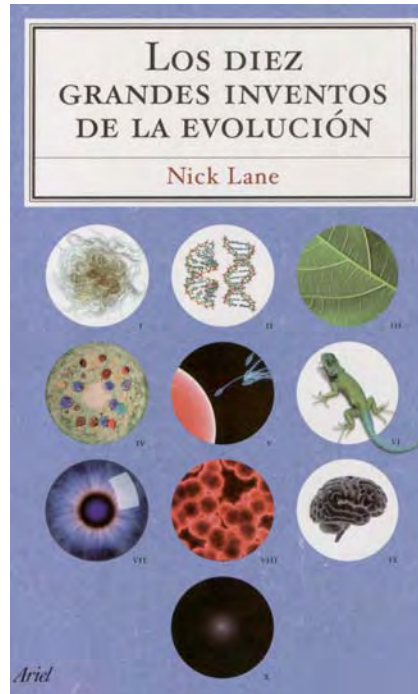
NL - ¡Ciertamente ha sido poco convencional! Tenía una formación en investigación médica y mi doctorado era sobre el papel de la mitocondria y los radicales libres en órganos trasplantados. Pero aquello no me llevaba a ninguna parte, y yo no veía la manera de cambiar a aquello que realmente me interesaba: la Biología Evolutiva. Así que me pasé a la escritura, trabajando para varias agencias independientes dedicadas a la formación médica en empresas

farmacéuticas. Esa experiencia me abrió los ojos y gracias a ella aprendí a escribir rápido y claro, pero también tenía algo de frustración. Después de mucho trabajo, finalmente obtuve un contrato para escribir mi libro "Oxygen", que inicialmente fue concebido para ser un libro sobre radicales libres, mitocondrias y medicina, pero que al final reflejó bastante más mi propio interés en biología evolutiva. Aquello fue el comienzo de una década dedicada a escribir libros sobre bioquímica evolutiva, centrados sobre todo en mi formación en bioenergética pero tocando también temas diversos relacionados con cualquier materia que me interesara. Aquello era muy divertido pero no podía vivir de ello. Además era también frustrante en última instancia ya que uno no podía evitar tener ideas originales. Era como obtener una síntesis incompleta, cuyas ausencias rellenaba con especulaciones, que a su vez daban lugar a hipótesis contrastables. Aquel deseo frustrado de contrastar algunas de esas hipótesis fue lo que me trajo de vuelta a la investigación.

TG - Así que has estado activo como investigador y divulgador en el pasado, y ahora mismo combinas ambas facetas. ¿Crees que estos dos tipos de actividades se refuerzan mutuamente, o más bien interfieren entre sí?

NL - Ambas cosas. Creo que como investigador me he beneficiado enormemente de esos diez años dedicados a pensar y a escribir. Gracias a ello ahora tengo un conjunto coherente de hipótesis que se pueden contrastar de una u otra manera, bien experimentalmente, mediante modelización matemática, o simplemente analizando empíricamente los datos existentes. Así que ahora me baso mucho en ese legado. Al mismo tiempo es difícil sintetizar o escribir libros mientras uno hace investigación, ya que debes dedicar tu tiempo a otras muchas cosas. Así que en el día a día la investigación y la divulgación sí que se interfieren. Pero creo que si eres capaz de centrarte en una otra cosa por periodos de tiempo ambas actividades pueden, y deben, reforzarse mutuamente.

TG - En tu opinión donde reside la mayor responsabilidad de divulgar la ciencia a la sociedad en general. ¿En los científicos?, ¿Las agencias de financiación?, ¿Sociedades científicas?, ¿Periodistas científicos?



NL - Buena pregunta. Ciertamente hay una responsabilidad, pero ser responsable no vale para nada si nadie escucha lo que tienes que decir: como divulgador tienes que interesar para llegar a ser escuchado. Y la sociedad no suele estar interesada en puntos de vista responsables pero aburridos. Así que hay un equilibrio entre interés y exactitud por el que has de luchar en cada frase. Esta es otra de las razones por las que me alegro de haber vuelto a la investigación: escribir de manera exacta (en un lenguaje científico preciso) me gusta tanto como escribir de manera interesante. De hecho, lo que realmente me interesa son las preguntas en sí mismas. Creo que el verdadero reto de la divulgación reside en encontrar la manera de formular las preguntas de forma interesante, para atraer la atención al problema, sin sacrificar la exactitud. Este es el ideal: ser responsable (aburrido) pero interesante al mismo tiempo.

Respecto a quien debería ocuparse de esto, no creo que un solo grupo deba ser considerado como el responsable de comunicar la ciencia a la sociedad. Cada uno de los grupos que mencionas puede ocuparse de diferentes necesidades, y en ese aspecto todos deberían sentirse responsables. Los científicos son los responsables de generar nuevas ideas, de transmitir la excitación y la motivación intelectual de la ciencia. Las mejores ideas en ciencia siguen estando lideradas por individuos que sienten pasión, tienen visión e ingenio. Nadie mejor que estas personas para transmitir esta intensidad a la sociedad, aunque es algo raro de encontrar. Los periodistas son responsables de informar neutralmente, de explicar las ideas de forma clara y fácil de entender, dando el contexto que necesita el lector, de forma ideal incluyendo algún comentario de otros investigadores. No es habitual que los periodistas determinen la agenda

científica, pero algunos periodistas serios tienen perspectivas más amplias y a veces pueden ver cosas que se escapan a los científicos. Las sociedades científicas pueden servir para aportar textos de consenso en cuestiones difíciles, desde el cambio climático hasta la eficiencia de la quimioterapia. No es realmente su tarea la de dar un sentido a lo último que se mueve en ciencia sino más bien dar una idea de la fuerza que tienen las conclusiones que emergen entre la incertidumbre. Finalmente, los organismos financiadores tienen, en mi opinión, la obligación de explicar a los políticos y al público en general que la investigación es impredecible y con resultados abiertos. Investigaciones que puede parecer que vayan a tener un impacto inmediato muy limitado en la sociedad pueden proporcionar beneficios inmensos e impredecibles en el futuro. Los mayores descubrimientos científicos, y aquellos con mayores beneficios económicos provienen de resultados inesperados que no pudieron ser anticipados por los científicos o quien financiaba esta investigación. Esta perspectiva se está perdiendo en un interés político de justificar los gastos mediante un previsible impacto social. De la misma manera, ciclos políticos cortos dificultan la visión a largo plazo. Las agencias que financian la ciencia deberían explicar a la sociedad el por qué la ciencia merece financiarse por meritos propios, sin necesidad de recurrir constantemente a un impacto deseado y probablemente ilusorio.

TG - En uno de tus artículos, para conmemorar el 150 aniversario de "El Origen de las especies", hablas de lo que a Darwin le hubiese gustado saber sobre el origen del ojo si todavía estuviese vivo. Darwin es mencionado como el primero en usar un "árbol de la vida" para describir las relaciones evolutivas entre las especies y sus ancestros. ¿Qué crees que le gustaría saber sobre este tema, en el caso de que siguiera vivo?

NL - Creo que le encantaría saber todo lo que está ocurriendo en el campo de la genómica microbiana. La visión actual que se ha formado tras dos décadas de investigación y que incluye transferencia horizontal de genes y endosimbiosis es radicalmente diferente a la idea de la divergencia a nivel de secuencia entre poblaciones. Dicho esto, he de añadir que yo veo estos mecanismos como una yuxtaposición a la genética de poblaciones

Neodarwiniana estándar. Esta también le hubiese encantado a Darwin. Aunque para nosotros sea algo ya asumido, Darwin desconocía por completo los genes y hubiese quedado asombrado por la síntesis neodarwiniana y sus implicaciones en cuanto a que dio una base genética al árbol de la vida. Todo esto implica que la variación es más compleja que ninguno de nosotros hubiese imaginado y, en este sentido, las reservas de Darwin sobre los mecanismos de variación eran muy apropiadas: realmente la variación es salvaje y fascinante.

TG - En uno de tus últimos libros, mencionas diez grandes transiciones en la evolución de la vida en la tierra. ¿Cuál de ellas, en tu opinión, es la más enigmática o difícil de explicar?

NL - La consciencia, sin lugar a dudas. A menudo el origen de la vida y el de la consciencia se nombran como dos problemas parejos, las dos preguntas sin respuesta más grandes de la biología. En mi opinión, nos encontramos bastante cerca de entender el origen de la vida en términos conceptuales, sin embargo personalmente no puedo entender casi nada de la consciencia. Leo mucho sobre el tema y he llegado a la conclusión de que nadie entiende realmente cómo funciona la consciencia. Seguimos sin poder responder la pregunta simple de cómo se origina una sensación o sentimiento a partir de una despolarización de una neurona. Son dos lenguajes diferentes y no parece que tengamos una piedra de Roseta por el momento.



TG - Algunas de estas transiciones parecen haber ocurrido una única vez en la historia de la vida. Si fueron tan ventajosas, ¿por qué se restringieron a un solo linaje?

NL - Creo que cada transición ha de considerarse por separado. Son preguntas extremadamente difíciles y encontrarás respuestas diametralmente opuestas de investigadores brillantes. Dichas respuestas reflejan temperamento más que otra cosa. De hecho, Christian de Duve escribió un libro llamado "Singularidades" y mi interpretación del mismo es que no hay una única respuesta que pueda aplicarse al origen de la vida, de la fotosíntesis, de la célula eucariótica, de los animales, y de la consciencia. Obviamente por alguna razón, cada una de ellas era improbable o hubiera ocurrido más de una vez (como el origen de los ojos). Pero las razones de esa improbabilidad difieren y dependen mucho del contexto. En el caso de los eucariotas, diría que la unicidad de su origen deriva de una improbable endosimbiosis entre procariotas, seguida de una problemática reconciliación de intereses egoístas entre dos entidades que debían vivir íntimamente unidas. No hubo ningún tipo de ventaja hasta que pudieron salir de ese estrecho cuello de botella, sin embargo todo eran ventajas para las bacterias que simplemente siguieron haciendo de bacterias. Bajo este punto de vista, la pregunta difícil sería, simplemente: ¿Cómo es que pudo ocurrir?

TG - Algunos de tus temas de investigación están relacionados con eventos muy antiguos como el origen de la vida, o de los eucariotas. Este es un campo donde las diferentes hipótesis son difíciles de probar o falsear debido a la dificultad de hacer una experimentación directa. ¿Cuáles son los criterios que usan los científicos de tu campo para alcanzar consensos sobre cuál es el soporte recibido por cada escenario?

NL - Hay un consenso sobre bastantes cosas: estructura celular, comportamiento (fagocitosis o sexo), secuencias genómicas (aunque con ciertas disputas sobre la metodología), la existencia de intrones en ciertas posiciones, etc. Cuando el consenso se rompe es cuando diferentes métodos proporcionan respuestas diferentes, y esto ocurre continuamente. De hecho ahora mismo estoy centrando mi atención en el origen de la vida, ya que me parece que es

un problema que se puede tratar experimentalmente: podemos hacer preguntas experimentales relacionadas con la química y la termodinámica, que son más fiables que las que atañen la biología y los genes. Así que aunque este evento sea el más antiguo de todos, no es necesariamente el más inaccesible. Creo que estamos progresando en bastantes aspectos, pero en el caso concreto del origen de los eucariotas muchas de las evidencias son indirectas y cuestionables. A menudo el razonamiento es similar a la reconstrucción histórica, en el sentido en que debes sopesar las pruebas. No hay duda de que ocurrió y hay muchas pruebas, solo que algunas no son fiables y otras son irrelevantes, de modo que sigue habiendo mucho campo para la discusión.

TG - En este sentido. ¿Cuál es el impacto que está teniendo en tu campo el aumento en el número de proyectos de secuenciación de genomas? Qué especies o ambientes te gustaría que se muestrean para ayudar a resolver preguntas importantes sobre la evolución y complejidad de la vida.

NL - Las secuencias genómicas han significado un cambio tremendo, aunque sigue siendo problemático que los proyectos genómicos tiendan a interesarse por organismos patógenos o de importancia industrial y no por aquellos que pudieran ser importantes para la resolución de problemas como el del origen de los eucariotas. Me encantaría ver más genomas de ambientes anóxicos o anaeróbicos de los ambientes oceánicos profundos, o de la biosfera profunda y de altas temperaturas. Personalmente, me interesan dos preguntas en particular: la variación de los genomas eucarióticos y la variación de los genomas mitocondriales. Hay una hipótesis clara y brillante que dice que el origen de los eucariotas surgió de la simbiosis de dos procariotas: una arquea hospedadora y un endosimbionte alfa-proteobacteriano. La predicción es que todos los eucariotas deberían poseer mitocondrias u organelos derivados de estas, como los hidrogenosomas o los mitosomas. En este contexto, deberíamos encontrar similitudes entre las capacidades metabólicas bacterianas y las mitocondrias más diversas metabólicamente. Esta una buena predicción porque en principio sería fácil de falsificar, pero hasta el momento ningún genoma secuenciado la ha contradicho. Sin embargo los genomas que más ayudarían a contrastar

está hipótesis son precisamente los de aquellas especies de ambientes anaeróbicos que permanecen poco muestreados.

TG - El Carbono ha sido siempre considerado un elemento fundamental de la vida, pero se ha especulado sobre la posibilidad teórica de vida basada en otras moléculas como el Silicio. Tú defiendes la idea de que el Oxígeno fue la molécula que permitió la aparición de la vida compleja en nuestro planeta. ¿Podrías especular sobre la posibilidad teórica de que otras moléculas hubiesen jugado un papel similar en otras formas de vida?

NL - Soy de la opinión de que lo más probable es que de existir la vida en otros planetas presentaría limitaciones fundamentales similares a las que encuentra aquí. Dudo mucho de la existencia de vida basada en Silicio. El Carbono presenta dos propiedades importantes: Por un lado su química orgánica es mejor que la del Silicio, y por otro lado puede existir en forma de óxido gaseoso que funciona como una pieza de Lego. No hay formas gaseosas de óxido de Silicio, solo arenas, que es en comparación algo enorme e inmanejable. No se puede construir una casa con arena de la misma manera que no se puede construir un organismo con ese material. Además, el Carbono no es simplemente más útil que el Silicio sino que además es más abundante que el Silicio. De la misma manera, el agua es más abundante que el metano y mucho mejor solvente (no se puede ni disolver

cadenas de Carbono de más de cinco átomos de Carbono en metano). Así, que basándome en sus propiedades y abundancia diría que la vida habría de ser sobre todo basada en el Carbono. Iría algo más lejos para decir que es probable que la vida requiera, por razones termodinámicas, la existencia de gradientes de protones creados a través de membranas. Cuando digo que el oxígeno es necesario para la vida compleja me refiero a animales activos y de cierto tamaño. No creo que otra molécula pueda sustituir al oxígeno en este papel, ninguna otra molécula se podría acumular hasta niveles apropiados en la atmósfera y al mismo tiempo ser lo suficientemente reactiva para proporcionar la energía requerida. Así que yo diría que en las propiedades bioquímicas generales la vida en otros planetas no sería tan diferente. Por supuesto, en términos de la morfología o de las particularidades de la bioquímica, podrían ser muy diferentes.

TG - ¿Estás ya trabajando en tu próximo libro? ¿Podrías adelantarnos algo sobre su temática?

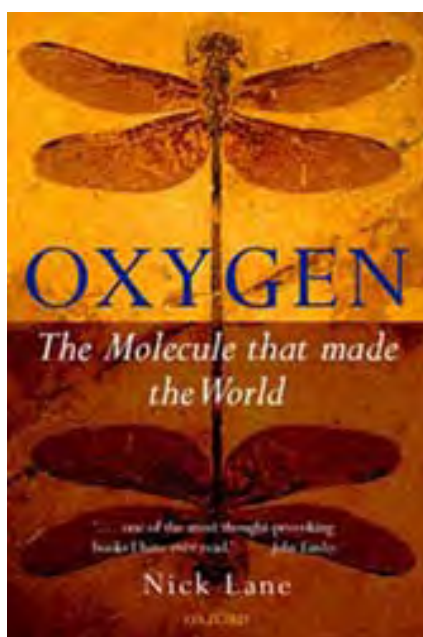
NL - Todavía no estoy escribiendo, pero tengo un contrato para un libro... será sobre todo lo que hemos hablado en esta entrevista. El origen de la vida compleja, y por qué fue un único evento en nuestro planeta.

Bibliografía seleccionada del Entrevistado

- Lane, N. 2002. *Oxygen: The Molecule that made the World*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Fuller, B.J., Lane, N., Benson, E.E. (Eds.). 2004. *Life in the Frozen State*. CRC Press, Boca Raton.
- Lane, N. 2005. *Power, Sex, Suicide: Mitochondria and the Meaning of Life*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Lane, N. 2009. *Life Ascending: The Ten Great Inventions of Evolution*. W.W. Norton/Profile.

Más información en:

www.nick-lane.net



Dinámica evolutiva y significado estadístico de la selección natural

Rafael Andrés Alemañ Berenguer

Departamento de Ciencia de Materiales, Óptica y Tecnología Electrónica, División de Óptica, Universidad Miguel Hernández, Grupo de Biomateriales, Avda. Universidad, s/n. Edif. Torrevaillo 03202-Elche (Alicante). E-mail: raalbe.autor@gmail.com

RESUMEN

La diversidad de las disciplinas físico-químicas que desde finales del siglo XX vienen abordando el problema de la complejidad biológica y sus implicaciones en el proceso evolutivo, sugieren la necesidad de acuñar un término más amplio que el de biología del desarrollo (“evo-devo”) para abarcar sus múltiples repercusiones. Gracias a ellas, resulta posible en la actualidad plantear el papel de la selección natural desde una perspectiva básicamente estadística sin perder la posibilidad de apelar en el nivel individual a la existencia de mecanismos responsables de la variabilidad fenotípica que más tarde será puesta a prueba en interacción con el entorno ofreciendo resultados que sólo adquieren pleno sentido cuando se interpretan en un nivel colectivo, es decir, poblacional. *eVOLUCIÓN* 7(1): 11-23 (2012).

Palabras Clave: Evolución; selección natural; desarrollo; ontogenia; estadística; genética de poblaciones.

Debido al gran prestigio de Karl Popper (1902-1994) como filósofo de la ciencia, causó un profundo estupor la publicación en 1974 su opinión según la cual el darwinismo no era una genuina teoría científica sino un ideario metafísico que podía servir como marco de ulteriores investigaciones –esas sí– verdaderamente científicas. A su juicio, la evolución de las especies por selección natural era una idea inverificable, en tanto que cualquier especie existente se supone, en principio, producto del mismo proceso evolutivo que se pretende contrastar. De ese modo, toda especie animal viva se convierte automáticamente en una confirmación de la teoría evolutiva, la cual se haría por ello irrefutable.

Los creacionistas, desde luego, se apoderaron con prontitud del comentario de Popper para utilizarlo sin ambages ni rodeos en su propio beneficio. A partir de aquel momento, esta ha sido una de las armas de más grueso calibre que los adversarios de la evolución han acostumbrado a emplear en sus polémicas. De nada sirvió que Popper matizase su postura (Popper 1978), explicando que aquella crítica se ceñía a ciertas interpretaciones rigoristas del darwinismo evolutivo, y no al conjunto de la teoría evolucionista, la cual poseía sin duda numerosos aspectos de gran valor científico. Todavía hay quienes no dudan en traer a colación las palabras del filósofo austriaco con el propósito declarado de expulsar a la biología evolucionista del círculo de las teorías científicas.

Uno de los argumentos sobre los cuales se elevaba a desconfianza de Popper acerca de la índole científica de la evolución, consistía en la presunta circularidad semántica existente en la

propia idea darviniana de selección natural. En efecto, el concepto mismo de "selección natural" como supervivencia del más apto parece implicar un razonamiento circular, puesto que precisamente se define al "más apto" como aquel que sobrevive a la acción selectiva de la naturaleza. Sin embargo, más adelante Popper admitió el carácter verificable de la selección natural.

El argumento de que la evolución encierra un razonamiento vacío, admite una réplica igualmente contundente. Es cierto que si entendemos por selección natural "la supervivencia del más apto", y a continuación añadimos que "el más apto es el que sobrevive", nada con sentido estamos diciendo en realidad. Pero sucede que esta es una formulación incorrecta del problema. La mayoría de los expertos en que un análisis cuidadoso del término "aptitud" revela un panorama mucho más complejo que la mera identificación con "tasa de reproducción o de supervivencia".

La cuestión de perfilar el significado de la noción de aptitud biológica sobrepasa los límites y la finalidad de este artículo. Sin embargo, por ahora bástenos con subrayar que la "aptitud" de los individuos puede definirse relativamente a su adaptación al medio (capacidad de luchar contra los depredadores, de recolectar alimentos, de atraer al sexo opuesto, etc.) y no al revés.

A muchos les puede parecer que la frase "la

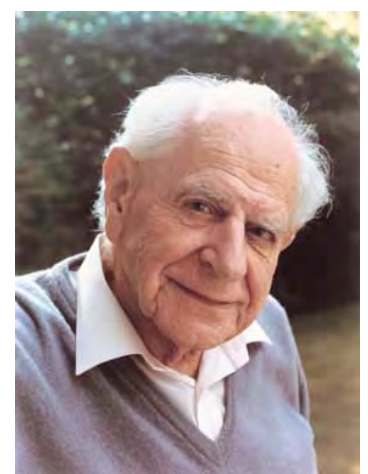


Fig. 1. Karl Popper.

supervivencia del más apto" sigue siendo una tautología vacía. Se diría que es lógico e indiscutible el hecho de que siempre sobreviva el más apto; ¿cómo podría ser de otro modo? La fuerza casi irresistible de esta argumentación descansa más que en otra cosa sobre el mero hábito psicológico. Dado que vivimos en un mundo regido y modelado por la selección natural, nos resulta terriblemente difícil imaginar que la naturaleza operase de otra manera. Pero algo así no resulta del todo inconcebible.

Si estudiásemos una población salvaje de aves y descubriésemos que la supervivencia de los individuos es puramente aleatoria, sin importar los caracteres morfológicos (tipo de pico, solidez de las garras, etc.), la fertilidad diferencial de cada individuo, su capacidad de respuesta a los estímulos del ambiente u otras características, tendríamos derecho a afirmar entonces que allí está actuando un principio distinto a la selección natural.

De hecho, la selección natural es uno más entre los diversos mecanismos responsables de la evolución de los seres vivos. Hay procesos evolutivos no darwinianos, si es que identificamos "darwinismo" con "selección natural", cual es la práctica al uso. En estos procesos, especialmente obvios en el nivel molecular, la supervivencia es en gran medida aleatoria, y no atribuible a aptitud alguna (Montero y Morán 1992).

En los hiperciclos moleculares –por ejemplo– utilizados en los estudios sobre el origen químico de las moléculas biológicas, una cierta configuración molecular resulta victoriosa de modo fortuito en su competencia con las demás, sin que por ello posea una superioridad reconocible en algún sentido (Montero y Sanz 1993). A continuación esa estructura ganadora actúa como molde que condiciona la restante secuencia de reacciones químicas, y el sello de un acontecimiento azaroso –no seleccionado– queda impreso en el curso evolutivo posterior.

La postura que ocupa el extremo opuesto es la de los adaptacionistas. El adaptacionismo se distingue por su énfasis casi exclusivo en la selección natural como motor evolutivo. A su juicio, cada rasgo individual de un organismo ha llegado a ser como es por efecto de la selección natural, el factor determinante más poderoso de la evolución. Por ello, los adaptacionistas sostendrían que la mayoría de las características en la mayoría de las poblaciones (repetimos "la mayoría" para permitir un cierto margen de matización y no resultar demasiado categóricos) se explican sin necesidad de más que la selección natural. En consecuencia, los procesos no selectivos, si los hay, pueden ignorarse con toda tranquilidad.

El desarrollo de la biología, sin embargo, tiende a descalificar esta línea de pensamiento tan estricta. Casi nadie discute ya que en los seres vivos cada rasgo está inmerso en una complicada red de relaciones con el resto que hace imposible

modificar una parte sin alterar correlativamente, siquiera mínimamente, el conjunto del organismo. Parece prudente, pues, adoptar una posición más pluralista, en el sentido de admitir que la evolución opera mediante un conjunto de mecanismos cuya importancia relativa varía en cada caso.

¿Hay alternativa?

Es curioso que ya en vida del propio Darwin se alzasen voces contra una interpretación rígidamente adaptacionista de los caracteres fisiológicos en los seres vivos. El más influyente de sus críticos fue su compatriota el biólogo George Jackson Mivart (1827-1900), quien llegó a abrazar el evolucionismo por influencia personal de Huxley. A ambos les unía una buena amistad hasta que sus diferencias de opinión en asuntos biológicos y religiosos, les distanciaron definitivamente. También Darwin respetaba grandemente la erudición de Mivart, y en la sexta edición de *El Origen de las Especies*, dedica un buen número de páginas a contrarrestar sus argumentos.

Convertido al catolicismo en su temprana juventud, Mivart acabó siendo reprobado por las jerarquías eclesiásticas cuando intentó reconciliar la ciencia y la fe adoptando una visión religiosa más abierta y tolerante de lo que muchos estaban dispuestos a permitir.

Mivart nunca dudó de la evolución, como tampoco lo hizo de sus convicciones católicas; simplemente creía que la deidad había intervenido en ciertas etapas del proceso evolutivo, encauzándolo por los derroteros adecuados de modo que desembocase en las criaturas que el plan divino tenía previstas. Tales injertos teológicos en la teoría evolucionista enfurecían a Huxley y amargaban a Darwin, quien opinaba que con ello solo se conseguía adulterar el verdadero significado de sus descubrimientos.



Fig. 2. George Jackson Mivart.

Pero Mivart atacaba donde más dolía a los evolucionistas, insistiendo en la irregularidad del registro fósil. Si Darwin se zafaba de la cuestión

recordando el camino que quedaba por recorrer a la paleontología, su compatriota le recordaba que las discontinuidades en la evidencia fósil eran demasiado graves para deberse tan solo a su carácter incompleto.

En su más conocido libro, *La Génesis de las Especies* (1871), Mivart argüía que las minúsculas variaciones ocasionadas por la selección natural, por sí solas, jamás explicarían los tremendos cambios involucrados en la aparición de nuevas especies. Los títulos de los capítulos de este libro – magnífico por su despliegue expositivo y la persuasiva elocuencia que lo acompaña – manifiestan bien a las claras las opiniones de su autor. El capítulo segundo, por ejemplo, lleva por nombre “La incompetencia de la “Selección Natural” para justificar los estados incipientes de las estructuras útiles”. O el tercero, no menos explícito, “La coexistencia de estructuras estrechamente similares de diverso origen”.

Como aval de sus opiniones, Mivart reunió en esta obra un impresionante abanico de casos en los cuales, a su juicio, la adaptación al ambiente por medio de la selección natural no bastaba para justificar la peculiar morfología de las especies. El razonamiento básico consistía en señalar que ciertos grupos de organismos, aun habiendo pasado por medios ambientales muy distintos, mostraban en el curso de la evolución formas estructurales muy semejantes.

Un ejemplo de extraordinaria claridad es el de los mamíferos marsupiales australianos. Estos animales evolucionaron con independencia de sus parientes en Europa, los mamíferos placentarios, y se desarrollaron en ambientes tan diferentes de los europeos como los que ofrece Australia. Pese a ello, encontramos especies placentarias extremadamente semejantes a los felinos y roedores comunes en el Viejo Continente. Incluso existe una rata canguro de tipo placentario con la misma dentición que los canguros australianos propiamente dichos. Además de la selección natural darwiniana –que él no negaba– en opinión de Mivart era indispensable también “...la acción concurrente de otras leyes naturales todavía no descubiertas”.

Así lo vislumbró a comienzos del siglo XX el escocés D’Arcy Thompson (1860-1948), cuando exploró las reglas matemáticas subyacentes en el desarrollo y forma final de los seres vivos.

Thompson publicó en 1917 el libro *Sobre el Crecimiento y la Forma* (ver Thompson 2003), donde aventuraba que las formas de los seres vivos y la geometría de numerosos fenómenos naturales hallan su origen en las fuerzas



Fig. 3. D’Arcy Thompson.

físicas que intervienen en ellos, y por ende en las pautas matemáticas que gobiernan tales fuerzas. Las leyes físicas operan así favoreciendo la aparición de las estructuras más simples que resulten posibles. Las formas geométricas engendradas por la actuación de las fuerzas físicas logran solucionar con gran eficiencia los problemas morfológicos del desarrollo en los seres vivos.

La manera más eficaz de agrupar una colección de elementos, por ejemplo, manteniendo la misma forma a medida que el tamaño aumenta, es una espiral; esa es la razón de que la naturaleza nos obsequie con hermosas variantes de esa figura en moluscos, cuernos de mamíferos y semillas de flores. Lejos de deberse al capricho del azar, las estructuras geométricas de la naturaleza suponen la respuesta de los sistemas vivos a los problemas de eficiencia biológica que su medio ambiente le plantea. Las estrategias evolutivas de las especies, se han basado por ello en la adopción o preferencia de algunas formas funcionales de entre aquellas permitidas por la geometría de las fuerzas físicas presentes. Algunas de esas formas, así pues, son más eficaces que otras para ciertas funciones.

El nacimiento de la teoría sintética de la evolución

Mientras a comienzos del siglo XX la investigación en citogenética y mutaciones tenía a los individuos como objeto de estudio, las poblaciones ocupaban un lugar central en los estudios dirigidos a explicar, partiendo de las leyes de Mendel, el cambio evolutivo de las comunidades de apareamiento. En el año 1908 se anunció un importante descubrimiento, realizado simultánea e independientemente por el matemático británico G.H. Hardy (1877-1947) y el antropólogo alemán W. Weinberg (1862-1937). Estos dos científicos coincidieron en señalar que la composición genética de una población permanece en equilibrio en ausencia de selección y mutación. A pesar de la mezcla de genes que tiene lugar durante la reproducción sexual, la continua reorganización dinámica de dichos genes en este tipo de reproducción no cambia su frecuencia en las sucesivas generaciones. Es decir, la herencia mendeliana, al no alterar las frecuencias de los genes en las poblaciones, no engendra cambio evolutivo por sí misma. Este resultado se conoce como equilibrio Hardy-Weinberg. Este modelo matemático sólo se aplica en poblaciones aisladas, sin mutación ni selección natural, que por su tamaño sean susceptibles de obedecer los teoremas de la estadística, y cuyos componentes sean todos organismos diploides con un cruzamiento entre ellos completamente aleatorio (panmixia). Con esta idea quedaron instalados los cimientos de la genética de poblaciones, que no sería desarrollada hasta comienzos de la década de 1930.



Fig. 4. Godfrey Hardy y Wilhelm Weinberg.

Uno de los más destacados procesos con implicaciones genéticas es la migración. El desplazamiento migratorio implica que los organismos (o sus gametos o semillas) que van de un lugar a otro se entrecruzan con los individuos de la población a la que llegan. Por eso la migración también se llama flujo genético. En este caso, lo que cambian son las frecuencias génicas en una localidad dada, si es el caso que las frecuencias de los emigrantes y de los residentes no son iguales.

Las frecuencias génicas pueden cambiar por razones puramente fortuitas, lo que se llama deriva genética, debido a que cualquier población consta de un número finito de individuos. La frecuencia de un gen puede por ello cambiar de una generación a otra, pues sólo una pequeñísima parte del acervo genético total de la población se legará a los descendientes.

Cuanto mayor sea el número de individuos de la población, menor será la diferencia entre las frecuencias de una generación y otra, aunque lo que cuenta no es el número real de individuos sino el tamaño eficaz. Se define el tamaño eficaz de una población dada como el conjunto de aquellos individuos que dejan descendientes. En la práctica real de casi todos los organismos, este número resulta mucho menor que el total de individuos potencialmente fértiles.

Si no hubiera otros procesos de cambio evolutivo, tales como la mutación y la selección natural, con el tiempo las poblaciones llegarían finalmente a tener un solo alelo de cada gen, no importa ahora cuántas generaciones se tardase en llegar a ello. La razón es que, tarde o temprano, todos los alelos salvo uno, serían eliminados por la deriva genética sin posibilidad de que reapareciera mediante mutaciones o migraciones (excluidas de principio en este caso ideal). Los alelos desaparecidos de una población sí pueden reaparecer de nuevo debido a la mutación, y gracias a la selección natural, la deriva genética no tiene consecuencias importantes en la evolución de las especies, excepto en poblaciones de pocos individuos.

Un modelo con dos etapas

Así pues, desde que la biología del desarrollo reclamó un puesto entre los factores clave en la comprensión de los procesos evolutivos, la interpretación moderna de la evolución biológica se consolidó en el que podríamos llamar “modelo de los dos filtros”. En una primera etapa las restricciones filogenéticas dilucidadas por la biología del desarrollo reduce la variabilidad de las formas que puede adoptar un determinado individuo en su ontogénesis, lo que constituiría el primer filtro. La segunda etapa vendría dada por la selección natural, que operaría sobre el repertorio de características biológicas previamente permitidas –filtradas– por la biología del desarrollo. Ese sería el segundo y más célebre filtro evolutivo.

Con mayor propiedad que el nombre usual de “biología del desarrollo”, el conjunto de procesos concertados que sometidos a ciertas condiciones físico-químicas conducen al desarrollo de un organismo individual, podría denominarse –parafraseando un famoso lema de Ernst Haeckel– “dinámica ontogénica”. Esta expresión capta mejor la plasticidad y la complejidad interactiva que dan lugar al desarrollo final de un ser vivo.

Pues bien, en el modelo de los dos filtros la dinámica ontogénica juega un papel meramente pasivo, constriñendo de hecho las posibilidades de desarrollo de un organismo a un conjunto admisible de formas. La selección natural, por el contrario, se entiende como el verdadero motor del cambio evolutivo, el agente causal responsable de “esas exquisitas adaptaciones de una parte de la organización a otra, y a las condiciones de vida” (Darwin 1996).

Las formas biológicas se materializan finalmente en los organismos individuales, y cada organismo individual se enfrenta a la lucha por la vida (entendida como supervivencia y reproducción, algo equivalente a “juicio del entorno” o “veredicto del medio ambiente”) como una entidad unitaria, no como un agregado inconexo de rasgos independientes. Para que cada rasgo fenotípico surja en un ser vivo en un determinado momento, su aparición debe ser compatible con los materiales y procesos asequibles al organismo en ese instante. Estos requisitos de integración, las restricciones mecánicas y bioquímicas que deben satisfacer, junto con los procesos de desarrollo que los generan, constituyen lo que hemos llamado dinámica ontogénica.

Una de las claves en este campo consiste en desentrañar el paso desde el genotipo al fenotipo, un vínculo que gráficamente podemos llamar el mapa “genotipo-fenotipo”, por cuanto a cada punto del espacio de los genotipos (el conjunto de todas las dotaciones génicas biológicamente posibles) asigna un punto en otro espacio

abstracto, el de los fenotipos. Si a pequeños cambios en el genotipo corresponden pequeños cambios de la misma dirección y magnitud en el fenotipo, diremos que el mapa genotipo-fenotipo es transparente (Hodge 1992; Morrison 2002); en caso contrario, se dirá que es opaco.

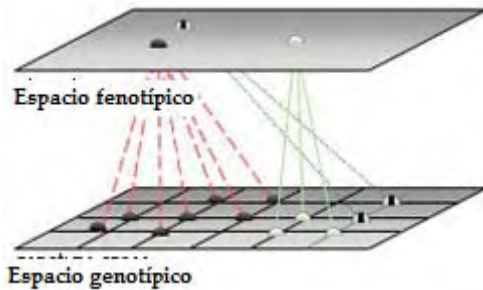


Fig. 5. Representación del espacio fenotípico y el genotípico.

Traducido esto a un lenguaje matemático, diríamos que los mapas transparentes conectan el espacio genotípico con el fenotípico mediante transformaciones lineales, mientras que los mapas opacos vienen expresados con transformaciones no lineales. En este último caso grandes cambios en el genotipo pueden corresponder a pequeños cambios –o ninguno en absoluto– en el fenotipo (Oster et al. 1980).

Sea como fuere, de acuerdo con la interpretación más extendida en la teoría sintética, sólo los cambios fenotípicos que se consideran consecuencia de la selección natural son admitidos como adaptaciones. Y a la inversa, cualquier rasgo adaptativo se considera consecuencia causal de la selección natural (Williams 1966; Sober 1993; Futuyma 1997). La idea subyacente es que la selección natural imprime características fisiológicas dependientes de su valor adaptativo, en tanto las restricciones introducidas por la biología del desarrollo se ocupan de justificar la presencia de rasgos no adaptativos.

Así se expone en las definiciones al uso (Maynard Smith et al. 1985): “Una restricción al desarrollo [*developmental constraint*] es una tendencia en la producción de variantes fenotípicas o un límite en la variabilidad fenotípica causado por la estructura, el carácter, la composición o la dinámica del sistema en desarrollo”. Sin embargo, diversos autores (Amundson 1994, 2002; Gould 2002; Schwenk y Wagner 2003) han señalado la curiosa circunstancia de que estas restricciones al desarrollo se definen como límites en la variación fenotípica, aunque en la práctica son tomados como límites en la eficacia de la selección natural.

Paisaje adaptativo y paisaje epigenético

Las influencias relativas de la selección natural y de las restricciones al desarrollo en el cambio evolutivo, suelen expresarse mediante dos representaciones gráficas bien conocidas. Una de

ellas es el *paisaje adaptativo*, un espacio abstracto multidimensional en el que cada punto representa una cierta distribución de genotipos en una población dada. Por comodidad el paisaje adaptativo se dibuja como un plano en el que cada genotipo adopta la forma de una protuberancia con una determinada altitud, más elevada cuanto mayor sea la aptitud biológica de dicho genotipo. Con ello se pretende indicar que la selección natural, modificando la composición genética de los grupos de organismos, produce poblaciones que en promedio se hallan mejor adaptadas, divergiendo hacia cumbres adaptativas separadas a consecuencia de distintas presiones selectivas.

Por su parte, las restricciones al desarrollo disponen de su propia manifestación gráfica a través de los *paisajes epigenéticos*, también multidimensionales (Waddington 1957, 1960). En ellos, el proceso de desarrollo del fenotipo se visualiza como el cauce de un río que discurre por una pendiente, con sus afluentes y ramificaciones. Así, la trayectoria de desarrollo de un cierto rasgo fenotípico –también llamada *creodo*– se extiende sobre una superficie construida a partir de las condiciones físicas, químicas y estructurales que genéricamente llamamos “restricciones al desarrollo”. Conforme dicho desarrollo tiene lugar, el creodo se desvía por una ramificación u otra de entre todas las que configuran el cauce hasta desembocar en la forma adulta del individuo.

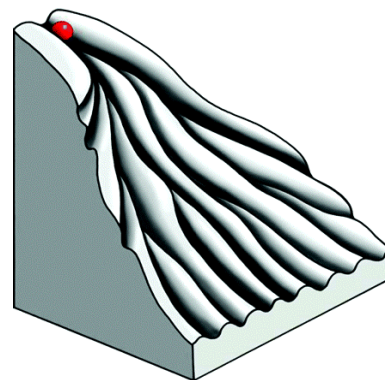


Fig. 6. Paisaje epigenético.

Los organismos vivos contienen en sí mismos una enorme variabilidad genética, a pesar de la cual nos encontramos con una asombrosa constancia en los resultados finales de la ontogenia. Además, los procesos de desarrollo conducen a sus productos finales sin apenas alteración incluso a través de un rango notablemente amplio de perturbaciones ambientales. A estas características de constancia y estabilidad se suele aludir con el nombre de “canalización”.

La canalización deja fuera de juego un cierto abanico de fenotipos que de otro modo podrían manifestar su valor adaptativo. Sería como si el fenómeno de la canalización estableciese una serie de barreras en torno a determinadas regiones del

paisaje epigenético convirtiéndose en inaccesibles – es decir, inexpresables– algunos fenotipos.

En su mayor parte, el perfil del paisaje epigenético se debe a la interacción epistática entre genes. La epistasis, como sabemos, es el fenómeno por el cual el funcionamiento de unos genes tiene efectos sobre los productos de otros genes (Wade 1992). Waddington opinaba que esta regulación epistática entre los genes podía ejercer un control significativo sobre los procesos de desarrollo y por ende sobre la forma de los paisajes epigenéticos.

De un modo u otro, en la interpretación más extendida de la teoría sintética se distingue taxativamente entre el papel de la selección natural, que asegura el ajuste adaptativo de los individuos, y el de la biología del desarrollo, que restringiría la variabilidad fenotípica sobre la que actuaría la selección natural (Wagner y Altenberg 1996): “Por ejemplo las restricciones al desarrollo frustran la selección constriñendo la variación fenotípica sobre la cual actúa la selección. Las adaptaciones sólo podrían evolucionar hasta su óptimo dentro del espacio restringido de la variabilidad”.



Fig. 7. Conrad Hal Waddington.

Como consecuencia de ello, la retención diferencial en una población de características fenotípicas asociadas con una mayor aptitud biológica, conduce a una nueva distribución de fenotipos que es en sí misma adaptativa. La conservación diferencial de ciertos rasgos en una población, implicaría directamente un aumento en el ajuste adaptativo de los individuos de dicha población (Ayala 1970; Neander 1995).

Dinámica ontogénica y cambio adaptativo

El aumento en la aptitud media de los genes en una población dada, no obstante, sólo bajo ciertas condiciones puede ligarse de modo directo con el incremento en la adaptación media de los individuos. Una de ellas exige que el efecto de los

genes sobre la aptitud biológica individual sea independiente y aditivo; o dicho de otra forma, que el mapa genotipo-fenotipo sea transparente (Greene 1961; Morrison 2002). Pero cuando no sucede así – en la gran mayoría de los casos– resulta muy problemático vincular, para una determinada población, la evolución adaptativa de su fenotipo con la variabilidad heredable en la aptitud de sus características fenotípicas. Entonces hemos de tomar en cuenta algunos otros factores de suma importancia:

Epistasis. La importancia de la epistasis a este respecto, ha sido puesta de relieve por los investigadores que han tratado de profundizar en busca de una visión más integrada de la complejidad en los sistemas biológicos (Kauffman 1993; Depew y Weber 1995; Burian y Burian 1996). Los modelos de funcionamiento génico realizados mediante redes booleanas, por ejemplo, demuestran que donde las interacciones epistáticas son intensas las redes devienen inestables y caóticas. Ahora bien, donde la epistasis resulta pequeña sin ser despreciable tienen lugar acontecimientos destacables, entre ellos la aparición de dos importantes propiedades: (a) el mantenimiento frente a modificaciones ambientales de configuraciones homeostáticas estables, y (b) la aparición de configuraciones novedosas estables ante algunas perturbaciones.

En otras palabras, en un cierto intervalo de epistasis débil tendremos una combinación de lo que podríamos llamar “estabilidad” y “mutabilidad”. A nivel individual, parece que la capacidad de un organismo para mantener una configuración estable frente a algunas perturbaciones, y generar fenotipos nuevos ante otras perturbaciones, vienen determinadas en gran medida por una característica particular del mapa genotipo-fenotipo, es decir, el grado de epistasis.

Las redes booleanas antes mencionadas demuestran también que el grado de epistasis determina el perfil del paisaje –adaptativo o epigenético– que describe la trayectoria ontogénica de un individuo. Donde la epistasis es pequeña, aunque no nula, los individuos y las poblaciones ocupan figurativamente paisajes suaves, altamente correlacionados y con múltiples elevaciones. La epistasis es entonces uno de los factores que más afectan la canalización genética en los mapas genotípicos (Wagner et al. 1997).

Genes reguladores. Los organismos parecen poseer en su genoma un conjunto de genes reguladores que controlan el desarrollo modulando la secuencia temporal o la intensidad de expresión de otros genes. Y se trata de un asunto crucial por la diversidad de sus actuaciones y la relevancia de éstas (Carroll et al. 2001): “Primero los circuitos reguladores conservados pueden ser recabados para nuevos desempeños durante el desarrollo de nuevas morfologías. (...). De este modo, un gran número

de genes pueden desplegarse en nuevas estructuras con sólo un pequeño número de cambios regulatorios. Segundo, cambios evolutivos en los genes reguladores pueden facilitar una diversificación morfológica de carácter novedoso. Conforme la evolución regulatoria modifica las interacciones genéticas dentro de un programa de desarrollo, pueden emerger nuevos patrones tanto dentro como fuera de las especies”.

Modularidad. Otra de las interesantes propiedades del genoma, en parte estructural y en parte funcional, viene dada por su capacidad para organizarse jerárquicamente en subunidades mutuamente interdependientes, esto es, su “modularidad”. En el sentido de la biología del desarrollo, uno de estos módulos constituye una colección de procesos que controlan el desarrollo de algún rasgo fenotípico. Las características claves en el desarrollo modular son el alto grado de integración entre los elementos del módulo, así como la relativa disociación de unos módulos con respecto a otros (Bolker 2000; Gass y Bolker 2003).

En todo caso, la modularidad estabiliza los procesos de desarrollo, compensando o suavizando efectos mutacionales y otras influencias epigenéticas (Von Dassow y Munro 1999; Gilbert 2001). Además, la relativa desconexión entre módulos de desarrollo permite que las características fenotípicas se desarrollen, hasta cierto punto, con mutua independencia. La modularidad del genoma, en suma, propicia por sí misma la aparición de novedades fenotípicas que posteriormente actuarán como materia prima para la evolución adaptativa.

Lo cierto es que la evolución adaptativa requiere una sutil combinación de “continuidad” y “cuasi-independencia” (Lewontin 1978). La continuidad es la condición por la cual los genotipos vecinos en el mapa genotípico se ven correlacionados en su aptitud biológica. La cuasi-independencia, por otra parte, asegura que en una proporción razonable de casos los cambios adaptativos en una estructura no afectan a otras.

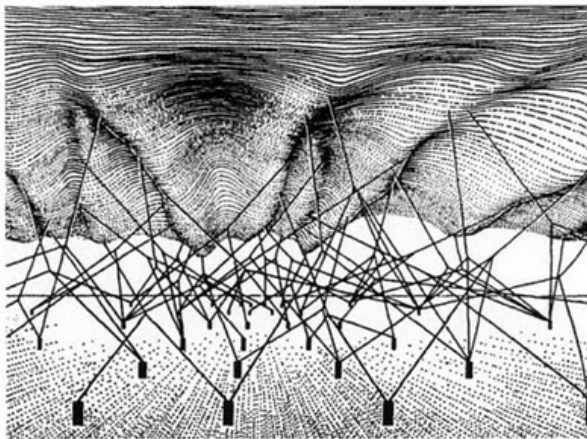


Fig. 8. Representación gráfica de las interacciones epistáticas como fundamento del paisaje epigenético.

De todo cuanto se ha expuesto se deduce que el nombre de dinámica ontogénica parece más adecuado que meramente el de restricciones al desarrollo. Porque el conjunto de estos procesos se revela mucho más rico y polifacético que tan solo una serie de restricciones sobre la variabilidad fenotípica. La dinámica ontogénica, manifestada por ejemplo en la acción de los genes reguladores y la modularidad del desarrollo, promueve la estabilidad de los fenotipos adaptativos, y propicia en los sistemas de desarrollo la generación de novedades adaptativas estables. Por eso, si buscamos las causas del ajuste adaptativo de los organismos, debemos esclarecer los caminos por los cuales la dinámica ontogénica modela el fenotipo. Las causas primarias del ajuste adaptativo de los individuos, por tanto, han de buscarse en la dinámica ontogénica.

El valor de la complejidad

La delicada interdependencia de los procesos genéticos, celulares y embriológicos nos conduce hacia la integración de sistemas complejos, la interacción de unidades funcionales en distintos niveles de estructura. Esa es la tesis mantenida por el catedrático de biología británico, Brian Goodwin, quien considera que los organismos son sistemas dinámicos con entidad propia (Goodwin 1998), en los cuales el genoma no determina de forma unívoca la morfología. Su verdadera función consiste en proporcionar condiciones de contorno que regulen los procesos dinámicos físicos y químicos, verdaderos responsables de la estructura final del organismo.

Parece obvio que el ADN no puede calificarse de molécula autorreplicante en ausencia del entorno celular. Esto quedó perfectamente demostrado tras las experiencias llevadas a cabo por Sol Spiegelman en 1967, donde se ponían a prueba las propiedades replicantes de un ADN desnudo, sin entorno celular, en un tubo de ensayo. El resultado fue que la evolución no conducía a estructuras más complejas sino más simples: los filamentos de ADN se hacían cada vez más cortos –y aumentaban correlativamente su velocidad de autocopiado– hasta alcanzar la longitud mínima que les permitía seguir replicándose (Spiegelman 1967).

Goodwin juzga evidente que el reduccionismo centrado en los genes de la biología molecular tradicional está llevando a las ciencias de la vida a una vía muerta de la cual sólo podrán salir cuando contemplen los organismos como sistemas dinámicos con patrones estructurales propios, cuya raíz matemática reside en las propiedades de las fuerzas físicas que rigen todos los ámbitos de la naturaleza. Recurriendo a una jerga descaradamente físico-química, el catedrático británico apela a la moderna teoría del caos, la geometría fractal – descrita por primera vez por el matemático Benoit Mandelbrot, en sus libros *Les Objets Fractals: Forme, Hasard, et Dimension* (1973) y *Les*

Objets Fractals, Survol du Langage Fractal (1975)– y los atractores asociados a ellas (En un espacio abstracto donde se representan todas las trayectorias posibles que puede seguir un sistema dinámico a lo largo del tiempo, se llama "atractor" a cierta región donde convergen dichas trayectorias según unas reglas matemáticas especiales).

Con semejante arsenal, identifica muchas propiedades biológicas como propiedades dinámicas de medios excitables, es decir, características que surgen en un sistema complejo cuando sus componentes interaccionan entre sí y la influencia del entorno (aportando materia o energía, por ejemplo) lo conducen fuera del equilibrio. En esos casos se produce una transición abrupta desde una cierta organización estructural estable a otra diferente pero también estable –una "ruptura de simetría", se denomina– y el orden organizativo cambia.

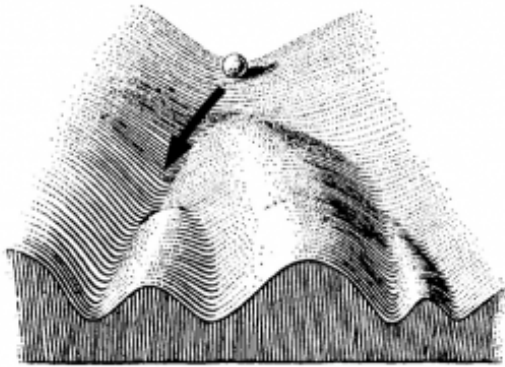


Fig. 9. Recorrido simbólico de un sistema biológico en un paisaje epigenético.

Desde este punto de vista, la selección natural se entendería como un proceso de interacción de ciclos vitales completos –desde la composición del genoma de un individuo en la fecundación hasta su completo desarrollo del embrión al adulto– con el entorno. Una interacción que conduciría finalmente a situaciones de equilibrio dinámico mientras el medio ambiente no cambiase. En palabras del científico británico (*Ibid.*, pp. 74-75): “... Lo cual deja claro que *no hay nada especialmente biológico en la selección natural*: no es más que un término usado por los biólogos para describir el modo en que una forma es reemplazada por otra como resultado de sus diferentes propiedades dinámicas. No es más que una manera de hablar sobre estabilidad dinámica, un concepto empleado desde hace largo tiempo en física y química. Si quisiéramos podríamos reemplazar el término *selección natural* por el de *estabilización dinámica*, la emergencia de los estados estables en un sistema dinámico. Esto podría evitar algunas confusiones sobre lo que la selección natural implica.”

Esta visión de la biología concede al científico británico la oportunidad de comprender la vida en términos estructurales (organización, sistemas dinámicos, estabilización de ciclos, rupturas de simetría) más bien que adaptativos (utilidad

funcional, competencia, supervivencia, eficacia). Recogiendo una sugerencia de su colega S.J. Gould, *morfoespacio* es el nombre escogido por Goodwin para el conjunto de todas las estructuras permitidas por las restricciones físicas sobre los sistemas biológicos.



Fig. 10. Brian Goodwin.

Así, una trayectoria específica en el morfoespacio –una trayectoria ontogenética– representa un curso concreto de desarrollo para un ser vivo (*Ibid.*, pp. 139-140): “... La secuencia histórica de la evolución de las diferentes especies es de considerable interés, porque nos puede decir algo sobre las relaciones de vecindad en el espacio de parámetros (genes) que definen los dominios conducentes a las diferentes formas. Pero estas historias sólo adquieren sentido en el contexto de una teoría morfogenética que describa cómo se generan las diferentes formas. Esta es una teoría de lo que Stephen Jay Gould denomina «morfoespacio», el espacio de las morfologías posibles de especies organizadas. De acuerdo con ciertos principios. (...). En nuestra descripción simplificada es el espacio de genes e influencias ambientales el que determinará la trayectoria morfogenética que seguirán los organismos. [El] *conjunto invariante*, representa una región donde todos los valores paramétricos producen trayectorias que conducen a una forma genérica, (...). Esta forma representa una estructura que es típica de un grupo entero de especies, definiendo así un rasgo taxonómico de alto nivel que comparten todos los miembros de dicho grupo. (...).”

Ciertamente, este modelo abarca tanto una nueva explicación de la formación de las especies, como una reinterpretación de las clasificaciones taxonómicas, basadas ahora sobre principios generadores de las estructuras comunes a los diferentes agrupamientos de organismos (*Ibid.*, pp. 140-142.): “Durante la reproducción cada especie produce gametos cuyos genes definen los parámetros que especifican qué trayectoria morfogenética seguirá el cigoto. (...). Cada especie describe un bucle cerrado con un intervalo de tolerancia para la variación genética que define los límites de viabilidad de la especie. El grupo entero

queda incluido en un conjunto de parámetros de tolerancia llamado *invariante* porque se traduce en ciclos vitales viables que retornan, vía gametogénesis, al conjunto de partida. Naturalmente, las variaciones aleatorias pueden dar como resultado trayectorias que se salen del conjunto, originando o bien organismos inviables o bien formas de transición hacia otros conjuntos invariantes (otros grupos taxonómicos)..."

Los cambios evolutivos, y en especial la aparición de nuevas especies, vendrían dados por una alteración en las condiciones de contorno –una "mutación génica", en el lenguaje tradicional– que restringen el conjunto de las trayectorias admisibles. De esta manera pasaríamos abruptamente de un curso de desarrollo a otro relativamente próximo, cuya estabilidad final dependería del acoplamiento de interacciones con el medio ambiente (*Ibid.*, pp. 192-193): "... Esta es una progresión natural en cualquier sistema dinámico cuyos parámetros estén sometidos a variación cada vez que se mezcla la baraja genética. Cualquier sistema inicialmente simple tenderá a hacerse más complejo. No hay otro sitio adonde ir. La selección natural tiene poco que hacer aquí, excepto servir de filtro contra los fiascos. De esta manera obtenemos una descripción de la evolución en términos de dinámica y estabilidad. (...)"

La dinámica no lineal aplicada a los sistemas biológicos abre ante nosotros un vasto universo de posibilidades que sólo ahora, dotados con las modernas técnicas matemáticas de las teorías de la complejidad, el caos, la autoorganización o la computación algorítmica, comienzan a desplegarse ante nosotros.

Estadística de poblaciones y selección natural

¿Cuál es entonces el papel de la selección natural, en relación con la nueva importancia evolutiva adquirida por fenómenos como la dinámica ontogénica? Siempre se ha afirmado que más allá de la mera supervivencia diferencial de los individuos favorecidos por su mejor adaptación al medio, la selección natural es la causa genuina de la evolución adaptativa. Gracias a ella se retienen las combinaciones génicas que mejor se "acoplan" al medio ambiente, e incluso aparecen otras con un acoplamiento superior. Y esta concepción suele juzgarse consecuencia de un cambio de perspectiva muy sencillo, que ha venido a conocerse como la transición desde el pensamiento tipológico al pensamiento poblacional (Mayr 1976). La idea básica es que la población constituye la unidad de cambio evolutivo, de forma que la selección natural proporciona la explicación de los cambios en la estructura poblacional, apelando a una característica específica de las poblaciones, su variabilidad (Lewontin 1974, p. 5): "[Darwin] llamó la atención sobre la variación real entre organismos reales como el hecho más esencial y esclarecedor de la naturaleza. Más que considerar la variación entre

los miembros de la misma especie como una enojosa distracción, (...) hizo de esa variación la piedra angular de su teoría".

Vemos, pues, que a la selección natural se atribuyen dos características fundamentales en el proceso evolutivo: (1º) es un agente causal que explica dinámicamente la evolución, y (2º) posee un carácter estadístico, pues recurre a propiedades generales de grandes colectivos, como la variabilidad entre los miembros de una población. El problema surge cuando advertimos que ambas características no acaban de encajar del todo bien, puesto que tradicionalmente las explicaciones causales no son a la vez de tipo estadístico, y viceversa, las justificaciones estadísticas no se consideran dinámicamente causales.

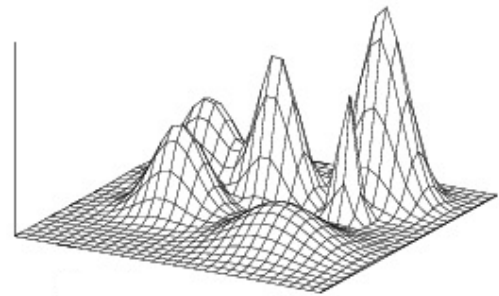


Fig. 11. Paisaje adaptativo con múltiples máximos locales.

La mecánica clásica, por ejemplo, explica los cambios en el estado de movimiento de un objeto a través de la fuerza neta que actúa sobre él. Esa es la causa dinámica, y para llegar a ella no se precisan propiedades de nivel colectivo. Al contrario sucede en la termodinámica estadística, que explica los cambios en un agregado de elementos como resultado de las variaciones estadísticas dentro de ese mismo agregado.

De hecho, la presentación de Fisher en 1930 de la teoría genética de la selección natural, se halla inspirada por los métodos y el espíritu de la termodinámica estadística (Hodge 1992). Tal como se explica la evolución temporal de una cierta cantidad de gas, –bajo condiciones de contorno determinadas (presión, volumen, temperatura, etc.)– como función de la estructura estadística del conjunto de sus moléculas, así se explica el cambio en una población –sometida a la selección natural– en función de su propia estructura estadística. No es extraño que Fisher, tras enunciar su Teorema Fundamental (i.e., La velocidad de incremento de la aptitud biológica en una población cualquiera en cualquier instante, es igual a la varianza genética aditiva en ese instante), se percatase inmediatamente de los paralelismos existentes con la segunda ley de la termodinámica (Fisher 1930, p. 36): "Debe notarse que el Teorema Fundamental (...) descansa sobre semejanzas destacables con la Segunda Ley de la Termodinámica. Ambas son

propiedades de las poblaciones, o de los agregados, con independencia de la naturaleza de sus componentes; ambas son leyes estadísticas; cada una requiere en un sistema físico el incremento constante de una cantidad medible, en un caso la entropía (...) y en otro la aptitud biológica”.

La comparación establecida por Fisher resulta extremadamente apropiada, toda vez que apunta al nudo de la cuestión. Imaginamos una cantidad arbitraria de moléculas de un gas en un recipiente cuyo volumen se ve aumentado de súbito. Inicialmente las moléculas se hallarán concentradas en el espacio correspondiente al volumen inicial, más reducido. Pero de inmediato se difundirán por todo el volumen disponible pasando desde un estado de baja entropía a otro de entropía máxima relativamente a sus condiciones de contorno. Y todo este proceso puede explicarse en términos puramente estadísticos, sin recurrir a agente causal alguno; es decir, no existe una “fuerza entrópica” que empuje a las moléculas a diseminarse por el nuevo volumen.

Del mismo modo, la selección natural explica los cambios en la estructura de la población apelando a las diferencias en la aptitud de los diversos rasgos fenotípicos de los individuos. La aptitud de dichos rasgos –una propiedad estadística de cada clase de rasgo fenotípico– se relaciona con la media y la varianza en la aptitud de los individuos dentro de un cierto grupo, donde la pertenencia al grupo viene determinada por la posesión de ciertos rasgos heredables específicos (Gillespie 1977; Sober 2001). La aptitud de un rasgo fenotípico mediría entonces la propensión de dicho rasgo a incrementar su frecuencia relativa en la población considerada. Una población fuera del equilibrio exhibe variación en la aptitud de sus caracteres fenotípicos, de modo que algunos de ellos tienen mayor probabilidad de extenderse que otros. En tales circunstancias, la estructura de la población tenderá a desplazarse hacia una nueva situación de equilibrio en la que no haya variación temporal neta de la aptitud biológica de sus caracteres (si las condiciones de contorno permanecen constantes).

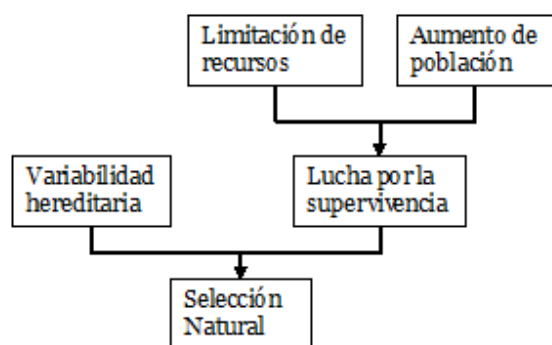


Fig. 12. Esquema idealizado del razonamiento que condujo a Darwin hasta su teoría de la evolución por selección natural.

Como evidencia la analogía de Fisher la selección natural se revela ahora como una tendencia estadística espontánea en las poblaciones de seres vivos situadas fuera del equilibrio con respecto a su aptitud biológica. Desde este punto de vista, las explicaciones que apelan a la selección natural son en último término explicaciones estadísticas (Walsh et al. 2002). Y no parece tan extraño que así ocurra., pues los organismos vivos son unidades complejas, interconectadas con otras, y con distintos niveles de integración estructural interna, lo que aconseja tratarlos de manera estadística. Tanto en la termodinámica como en la genética de poblaciones los tratamientos estadísticos de nivel colectivo y el estudio de los individuos concretos conducen a explicaciones independientes en el sentido de que los tratamientos estadísticos de nivel colectivo nada nos dicen sobre cada individuo concreto, y el análisis de los individuos concretos no permite inferir los cambios en la estructura estadística del colectivo.

No obstante, también hay diferencias. Al investigar los fenómenos termodinámicos raramente nos hallamos interesados en las propiedades de las partículas individuales. Pero si la tesis central de Darwin es correcta, y no cabe duda de que así es, entonces para explicar la evolución adaptativa precisamos de algo más que la mera justificación estadística de los cambios en la estructura de una población. Necesitamos explicar la etiología de las propiedades individuales concretas, algo que las teorías estadísticas –por su propia pertenencia a un nivel colectivo– se muestran incapaces de lograr. Si buscamos las causas del ajuste adaptativo de los organismos individuales, hemos de hacerlo en otro lugar. Y aquí es donde se muestra la decisiva importancia del papel desempeñado por la dinámica ontogénica, como se vio en los epígrafes anteriores, ya que es ese conjunto de procesos el que actúa en el nivel individual, tal como deseábamos para explicar los fenotipos adaptativos de los organismos.

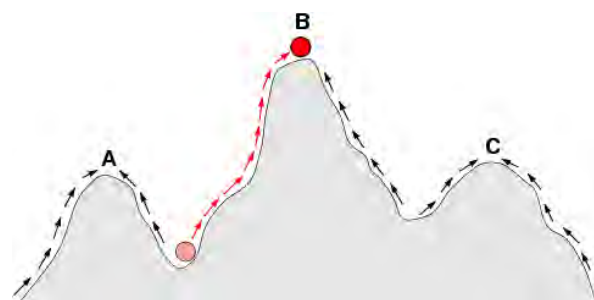


Fig. 13. Distintas trayectorias en un paisaje adaptativo.

Es posible, sin duda, hablar en cierto sentido de una causalidad probabilista y aplicar esta interpretación a la selección natural, reconociendo en todo caso que se trata de un proceso típico del ámbito poblacional (Hitchcock 1996). Y una cierta causalidad de este tipo admitimos al hablar

de selección dependiente de la frecuencia alélica. También se afirma que el tamaño de la población –una propiedad claramente colectiva– es uno de los factores causales del proceso de selección. La selección dominaría en las poblaciones grandes y la deriva genética en las pequeñas. En esos términos no parece desencaminado sostener que el tamaño de la población juega un papel causal en el fenómeno evolutivo. Pensemos en dos poblaciones con idénticas frecuencias genotípicas que comparten el mismo entorno y sólo difieren en su tamaño respectivo. En tal caso de una generación a otra cabría esperar fluctuaciones más acentuadas en las frecuencias génicas en la población de menor tamaño (del mismo modo que las muestras pequeñas tienden a ser menos representativas que las grandes).

Sin embargo, no es menos cierto que definiendo la selección natural y la deriva genética respectivamente como procesos de muestreo discriminado e indiscriminado, el muestreo discriminado (es decir, la selección natural) también puede acaecer en poblaciones pequeñas. Y lo mismo puede decirse de la deriva genética en poblaciones grandes (Millstein 2002, 2005). A ello se añade la necesidad de distinguir en términos estadísticos entre el resultado esperado y el resultado real de la deriva genética (Stephens 2004). Aunque siempre esperamos que una población más pequeña exhiba mayores fluctuaciones de una generación a otra que una población grande, el resultado que de hecho tiene lugar puede ser distinto.

CONCLUSIONES

La selección natural, tal como se interpreta en la Teoría Sintética de la Evolución, puede dar cuenta perfectamente del modo en que cambia una población bajo la influencia de los procesos que ocasionan la supervivencia diferencial y la herencia de los caracteres en los individuos. Pero eso no constituye una explicación “causal” de dichos procesos, porque la reinterpretación estadística previamente discutida asigna a la selección natural, no el papel de *causa*, sino el de *efecto* de la evolución adaptativa. El ajuste adaptativo de los individuos es la consecuencia de procesos causales que ocurren dentro de los propios organismos individuales, capacitándolos para generar y conservar fenotipos adaptativos. Así, la dinámica ontogénica nos abre la puerta a un genuino estudio causal de la evolución adaptativa (Greene 1961), ya que las poblaciones cuyos miembros muestran variabilidad –relacionada con la dinámica ontogénica– en estos caracteres fenotípicos experimentan de forma natural cambios en su composición estadística al confrontarse con el entorno.

No hay modo de dar sentido a la selección natural cuando se aplica a un solo individuo, si es

que la entendemos como un proceso determinado por lo que acontece con la población en su conjunto. Esto no significa negar que las poblaciones están de hecho compuestas por organismos individuales, o que los fenómenos físicos causantes de la selección operan sobre los individuos concretos. Ni tampoco cabe negar que los sucesos de ámbito individual (supervivencia, muerte, reproducción) son responsables en cierto sentido del resultado selectivo final.

Sin embargo, uno de los aspectos que convierte la tesis darwiniana en una teoría no trivial es precisamente su afirmación de que hay una base causal en la supervivencia diferencial entre los individuos de una población, una causalidad no contenida en las influencias físicas que operan sobre los individuos concretos que forman dicha población. Y esa base causal emana de las disparidades entre genotipos en la población, las cuales conducen a una diferencia comparativa en las capacidades para sobrevivir y reproducirse. Así se dice que la selección natural no es un proceso puramente estadístico, en el sentido de “acausalidad”, como podría considerarse la deriva genética. Y tampoco cabe explicarlo a partir de causas materiales exclusivamente pertenecientes al nivel individual. De ello se concluye que la selección natural es el efecto, o el estado final, de un proceso estadístico (poblacional) que posee una direccionalidad inducida por la interacción entre las condiciones ambientales y el mapa genotipo-fenotipo de los miembros de la población. La selección natural, en suma, es un fenómeno estocástico, no aleatorio, y –como toda propiedad estadística– no se satisfaría en aquellas situaciones que incumplen las condiciones de las cuales se dedujo su existencia.

La dinámica ontogénica, como causa de la evolución adaptativa en el nivel individual, tampoco explica por sí misma por qué las poblaciones biológicas tienden a sufrir cambios predecibles a nivel colectivo en la distribución de sus caracteres. En otras palabras, no identifica qué tienen en común las poblaciones de organismos para experimentar una evolución adaptativa. Ese es precisamente el papel desempeñado por la teoría genética de la selección natural en la moderna Teoría Sintética. Gracias a ella sabemos que todas las poblaciones en evolución comparten una propiedad estadística particular: la variación en la velocidad de cambio de sus caracteres heredables (la aptitud de dichos caracteres). A partir de las causas específicas del cambio en una población dada, la teoría genética de la selección natural nos permite generalizar a todas las poblaciones biológicas.

Por consiguiente, la dinámica ontogénica y la selección natural se relacionan entre sí en biología como la mecánica clásica y la termodinámica estadística en física. El primer miembro de cada pareja se ocupa de los agentes causales que operan en un nivel individual (fuerzas físicas, procesos

dinámicos ontogénicos). El segundo explica los fenómenos colectivos como consecuencia de la estructura estadística de las poblaciones. Las primeras son teorías dinámicas, y las segundas son teorías estadísticas. Cada una ha de ocupar su puesto en el esquema explicativo general, sin que podamos prescindir de una de ellas para conceder primacía absoluta a la otra.

REFERENCIAS

- Amundson, R. 1994. Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from developmental biology. *Phil. Sci.* 61: 556–578.
- Amundson, R. 2001. Adaptation and development: on the lack of a common ground, *En: Orzack, S.H. y Sober, E. (eds.), Adaptation and Optimality.* Cambridge Univ. Press.
- Ayala, F. 1970. Teleological explanations in evolutionary biology. *Phil. Sci.* 37: 1–15.
- Bolker, J. 2000. Modularity in development and why it matters to Evo-Devo. *Am. Zool.* 40: 770–776.
- Burian, R.M. y Burian, R.C. 1996. Form and order in evolutionary biology. Pp. 146–172. *En: Boden, M. (ed.), The Philosophy of Artificial Life.* Oxford Univ. Press.
- Carroll, S., Grenier, J. y Weatherbee, S. 2001. *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design.* Blackwell.
- Darwin, Ch. 1996. *The Origin of Species.* Pelican Classics.
- Depew, D.J. y Weber, B.H. 1995. *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection.* MIT Press.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Evolution.* Dover.
- Futuyma, D.J. 1997. *Evolutionary Biology.* Sinauer Associates.
- Gass, G.L. y Bolker, J.A. 2003. Modularity. *En: Hall, B.K. y Olson, W. (eds.), Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology.* Harvard Univ. Press.
- Gilbert, S.F. 2001. *Developmental Biology.* Sinauer Associates.
- Gillespie, J. 1977. Natural selection for variances in offspring number—a new evolutionary principle. *Am. Nat.* 111: 1010–1014.
- Goodwin, B. 1998. *Las Manchas del Leopardo. La Evolución de la Complejidad.* Tusquets.
- Grene, M. 1961. Statistics and selection. *British J. Phil. Sci.* 12: 25–42.
- Hitchcock, Ch.R. 1996. The mechanist and the snail. *Phil. Stud.* 84: 91–105
- Hodge, M.J.S. 1992. Biology and philosophy (including ideology): a study of Fisher and Wright. Pp. 231–393. *En: Sarkar, S. (ed.), The Founders of Evolutionary Genetics,* Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. 142, Kluwer.
- Kauffman, S. 1993. *The Origins of Order.* Oxford Univ. Press.
- Lewontin, R.C. 1974. *The Genetical Basis of Evolution.* Columbia Univ. Press.
- Lewontin, R.C. 1978. Adaptation. *Sci. Am.* 239: 156–169.
- Maynard-Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. y Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution. *Q. Rev. Biol.* 60: 265–287.
- Mayr, E. 1976. *Toward a New Philosophy of Biology.* Harvard Univ. Press.
- Millstein, R. 2002. Are random drift and natural selection conceptually distinct? *Biol. Phil.* 17: 33–53.
- Millstein, R. 2005. Selection vs. drift: a response to Brandon's reply. *Biol. Phil.* 20: 171–175.
- Montero, F. y Moran, F. 1992. *Biofísica.* Eudema.
- Montero, F., Sanz, J.C. y Andrade, M.A. 1993. *Evolución Prebiótica: el Camino Hacia la Vida.* Eudema.
- Morrison, M. 2002. Modelling populations: Pearson and Fisher on mendelism and biometry. *Br. J. Phil. Sci.* 53: 39–68.
- Neander, K. 1995. Explaining complex adaptation: a reply to Sober's 'reply to Neander. *Br. J. Phil. Sci.* 46: 583–587.
- Oster, G., Odell, G. y Alberch, P. 1980. Mechanics, Morphogenics, and Evolution. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 13.
- Popper, K. 1978. Natural selection and the emergence of mind. *Dialectica* 32: 339–355.
- Raff, R.A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form.* Univ. Chicago Press.
- Sober, E. 1993. *The Philosophy of Biology.* Westview Press.
- Sober, E. 2001. Two faces of fitness. Pp. 309–321. *En: Singh, R., Krimbas, C., Paul, D. y Beatty, J. (eds.), Thinking about Evolution,* vol 2. Cambridge Univ. Press.
- Spiegelman, S. 1967. An *in vitro* análisis of a replicating molecule. *Am. Sci.* 55: 221–264.
- Stephens, Ch. 2004. Selection, drift, and the 'forces' of evolution. *Phil. Sci.* 71: 550–570.
- Von Dassow, G. y Munro, E. 1999. Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 285: 307–325.
- Waddington, C.H. 1957. *The Strategy of the Genes.* Allen and Unwin.
- Waddington, C.H. 1960. Evolutionary adaptation. Pp. 381–402. *En: Tax, S. (ed.), Evolution after Darwin.* Univ. Chicago Press.
- Wade, M.J. 1992. Epistasis. *En: Fox Keller, E. y Lloyd, E.A. (eds.), Keywords in Evolutionary Biology.* Harvard Univ. Press.

- Wagner, G. y Altenberg, L. 1996. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50: 967–976.
- Wagner, G., Booth, G. y Homayoun, B.-Ch. 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51: 329–347.
- Walsh, D.M., Lewens, T. y Ariew, A. 2002. The trials of life: natural selection and random drift. *Phil. Sci.* 69: 452-473.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press.

Información del Autor

R.A. Alemañ Berenguer es Licenciado en Química (especialidad Bioquímica) por la Universidad de Valencia y en Física (especialidad Fundamental) por la UNED doctorando en la división de óptica del Depto. de Ciencia de Materiales, Óptica y Tecnología Electrónica de la Universidad Miguel Hernández de Elche. Su actividad como investigador colaborador en dicha universidad se desarrolla en el grupo de biomateriales, y en concreto en el estudio del almacenamiento óptico de información mediante métodos holográficos en materiales de origen biológico (proteínas fotosensibles). Es también profesor colaborador en el Dpto. de Ciencias Aplicadas de la Escuela de Técnicas Aeronáuticas del Ejército del Aire en Torrejón de Ardoz, autor de diversos libros y artículos divulgativos sobre física y biología evolucionista, y asesor del programa radiofónico de divulgación científica *Adelantos* en Onda Regional de Murcia.

Sobre mastines, pekineses, ponis y caballos percherones: Esperando a la transmutación de las esencias

Juan Moreno

Depto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC,
José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

eVOLUCIÓN 7(1): 25-29 (2012).

Existe un curioso argumento que manifiesta claramente el esencialismo del que se nutre una ampliamente difundida visión de la naturaleza, que es aquel sobre el supuesto fracaso de los criadores humanos de animales domésticos en producir nuevas especies a pesar de sus denodados esfuerzos por conseguirlo durante miles de años de selección artificial. Según dicho argumento ello indicaría a las claras lo difícil que resulta la aparición de una nueva especie y las tremendas limitaciones que encorsetan a los genomas impidiéndoles saltarse la estasis evolutiva. Solo un milagro, una revolución genética, un proceso cladogenético instantáneo, un monstruo esperanzado, quizás algún proceso auto-organizado o algo de epigénesis, puede romper la inercia de la estabilidad de las especies que procesos de selección sistemáticos y conscientes como los de nuestros ganaderos, agricultores y criadores de mascotas no han logrado en el transcurso de los milenios que nos separan de la revolución neolítica. Habrá pues que seguir esperando la transmutación de las esencias, la producción de nuevas especies en base a nuestras "razas" domésticas, por algún proceso que no sea la mera selección artificial. Si la selección artificial, sigue el argumento, con toda la fuerza

conferida por un designio claro y constante de los criadores no puede crear nuevas esencias, ¿como lo va a conseguir la arbitraria, errática y siempre cambiante selección natural? La argumentación no solo convence a antiseleccionistas clásicos como Gould sino que hasta evolucionistas tan agudos como Heschl (2002) no dudan en abrazarla sin reparos. Así Heschl nos comenta que "las condiciones necesarias para la exitosa producción de una especie realmente nueva como sería *Canis domesticus* han debido estar presentes, pero en 20,000 años ni un inicio de transgresión de la frontera genética de la especie se ha conseguido a pesar de selección artificial intensa. Aunque para nuestra vergüenza no se necesita mucho para empujar a una especie existente sistemáticamente hacia la extinción, parece que debe concurrir una serie muy diferente de circunstancias para crear a una nueva especie." La especiación parece ser algo casi imposible, algo mágico que se nos escapa. Si cruzamos un caniche con un lobo todavía se produce descendencia fértil intermedia, los jabalíes machos se sienten atraídos sexualmente por las cerdas domésticas y los gatos monteses se aparean con gatos domésticos sin aparente problema. Como seleccionadores de lo diferente



Fig. 1. La disparidad de tamaños entre razas de perros es mayor que cualquier polimorfismo de tamaño conocido (no de dimorfismo sexual que puede ser aún más extremo). Solo la existencia de un gradiente de tamaños formado por la enorme variedad de razas seleccionadas artificialmente (ninguna ha surgido por herencia de caracteres adquiridos que se sepa) y la posibilidad teórica de cruzamiento por tecnologías de fertilización permite mantener la ilusión de que se trata de la misma "especie". Si se tratara de poblaciones naturales es imposible que ocuparan el mismo nicho ecológico o se cruzaran entre sí exitosamente. Su adscripción a la misma especie se sustenta en que les damos a todos el mismo nombre, no en que sea imposible separar especies por selección artificial. Es totalmente circular alegar que no son especies por que no tienen nombre de especie.



Fig. 2. Los taxónomos adscriben nombres científicos de especie a muchas variedades de animales y plantas sin comprobar si pueden hibridar en condiciones naturales o el éxito de los híbridos en el campo durante generaciones, pero aún menos sin comprobar si pueden hibridar en cautividad y pueden tener híbridos exitosos alimentados ad libitum por sus cuidadores durante varias generaciones. Si variedades muy diferentes de perros hibridan en cautividad y por ello no son especies, ¿cómo sabemos que muchas de las especies que llenan nuestros catálogos lo son según el criterio utilizado para nuestras razas domésticas más diferentes?

hemos pues fracasado sin paliativos y solo hemos logrado producir variantes sobre un mismo tema “esencial”. Y eso que lo hemos intentado con denuedo como nos cuenta Heschl.

Toda esta argumentación destila un profundo tufillo a rancio esencialismo. En primer lugar veamos que escribieron Darwin y los evolucionistas de la síntesis como Mayr (1942) y Dobzhansky (1970) sobre lo que significa una especie biológica sexual (entre los organismos asexuales hablar de especies biológicas es puro artificio verbal). Las especies son meros conjuntos de poblaciones que apenas mezclan sus genes con otros conjuntos y cuando lo hacen tienen descendencia menos viable. No es necesario que la descendencia sea infértil como en el caso de los mulos, ni que sea imposible el apareamiento por incompatibilidades genéticas. De hecho la hibridación interespecífica es un fenómeno muy común que no ha destruido la clasificación taxonómica en especies a pesar de que las supuestas esencias se mezclan a menudo de forma sorprendente para un esencialista

estricto. En muchos casos, los individuos de distintas especies no mezclan sus genes por que se reproducen en épocas ligeramente distintas, o en hábitats distintos (Coyne y Orr 2004), no por que sientan una repugnancia por los apareamientos supuestamente monstruosos. En otros muchos, las especies, aunque estrechamente emparentadas filogenéticamente, habitan regiones geográficas separadas lo que impide el contacto sexual entre sus miembros. No sabemos pues que pasaría si se produjera intercambio genético entre muchas de las especies que llenan nuestros catálogos taxonómicos. En otros casos, la mera mecánica del apareamiento ya no funciona por que no hay posibilidad de acoplamiento exitoso entre las estructuras genitales de ambas especies. Nadie se dedica hoy día a forzar apareamientos entre individuos de distintas especies en el campo para ver como resulta la descendencia. Seguramente nos sorprenderíamos sobre el éxito de muchos apareamientos entre especies distintas si nos dedicáramos a ello con el ahínco de ciertos criadores de caniches aparentemente interesados en especiación. Y no me refiero solo a exitosos en términos de la mecánica genital, sino incluso en la producción de descendencia capaz de sobrevivir en un criadero con comida ad libitum. Es decir, lo que se hace con perros y lobos, no se hace con poblaciones naturales. Si se hiciera, la aplicación del criterio de especie que se utiliza con nuestros perros destruiría muchas clasificaciones y dejaría algunas ramas del árbol filogenético bastante peladas. Para que los experimentos con perros y lobos tengan alguna relevancia evolutiva debe tratarse de poblaciones naturales, deben hibridar frecuentemente y la descendencia resultante debe sobrevivir en condiciones naturales igual que la descendencia no cruzada, es decir no comiendo pienso.

Pero además el argumento hace aguas en términos caninos por que los criadores han seleccionado variedades de perros que por pura mecánica reproductiva ya no permiten cruzamientos viables entre sí. Imaginar a un San Bernardo o un Gran Danés copulando con un chihuahua o un pekinés no solo parece aberrante sino que no funciona mecánicamente ni puede llevar a un parto exitoso incluso con sofisticada cirugía. Si el macho es de una de las primeras razas, el resultado de la cópula solo puede ser desastroso para la hembra de las segundas, y si es al revés será incapaz de hacer llegar el semen a su destino. Carece de interés si se sienten olfativamente atraídos entre sí como parece ser el caso, si la cópula, la gestación y el parto son mecánica y fisiológicamente imposibles. La inseminación artificial y las técnicas de reproducción asistida no existen en poblaciones naturales, que son las que producen especies. Tratar de imaginar estos experimentos es como pensar en tigres copulando con gatos siameses. Lo que hace un tigre con un gato siamés es comérselo. Lo mismo haría



Fig. 3. No hay que sorprenderse tanto de nuestra supuesta incapacidad para "crear" nuevas especies por selección artificial, pues se basa exclusivamente en nuestra innata tendencia a convertir procesos graduales en eventos para poder entenderlos mejor. Tanto nuestras variedades domésticas como una proporción posiblemente elevada de las especies reconocidas por los taxónomos se encuentran en distintas fases de separación e incompatibilización progresiva de genomas. Establecer una línea de corte en estos procesos es totalmente arbitrario pero es una exigencia de nuestra ansia por catalogar y clasificar que empieza cuando nacemos. Propongo someter a todas las especies congénicas reconocidas a tests de hibridación y viabilidad de híbridos como programa para esencialistas deseosos de confirmar sus catalogaciones.

cualquier lobo con un caniche, pekinés o chihuahua que se encontrara por el campo. De hecho los lobos matan y devoran perros tan grandes como ellos mismos en algo que para un esencialista sería una expresión de inexplicable canibalismo. Apareamientos entre ponis y caballos percherones tampoco parecen prometedores.

Pero además, y como puntilla al argumento sobre la imposibilidad de transmutar esencias mediante selección artificial, el cruzamiento entre individuos de la misma especie, como son supuestamente nuestros pekineses y mastines, debe generar descendencia viable en estado natural. Si hubiera chihuahuas y San Bernards salvajes y pudieran en un descuido cruzarse entre sí (hay que dejar rienda suelta a la imaginación para ello) tendrían un nicho ecológico tan diferente que los híbridos serían un fracaso al no funcionar bien en ninguno de ellos. A algunos lectores esto del nicho ecológico de un chihuahua puede sonarle extraño por que siempre les imaginamos ocupando el nicho de pequeños comensales de la población urbana envejecida. Pero los organismos que han especiado en el transcurso de la evolución tienen especiales requerimientos ecológicos. Si soltáramos a nuestras mascotas al campo para que se defendieran solas, muy pocas sobrevivirían y

ellas serían probablemente las más capaces de ocupar el nicho de sus progenitores salvajes. Pero si poblaciones de alguna de las mascotas más grotescas sobreviviera sin nosotros (de nuevo dejemos volar nuestra imaginación) constituirían sin duda poblaciones con escaso cruzamiento entre sí, y que experimentarían además lo que Dobzhansky llamó refuerzo, es decir selección a favor de evitar apareamientos con individuos muy distintos que resultan en descendencia de baja o nula calidad. Ello a su vez conduciría a apareamiento concordante (igual con igual) y a separación definitiva de linajes genéticos, es decir a especiación. Si podemos imaginar a animales tan dispares como pertenecientes a un mismo linaje es por que confiamos en nuestra tecnología para forzar cruzamientos y por que existe un gradiente de morfologías que une a los extremos de una distribución continua de formas, desde el San Bernardo al chihuahua, y desde el pony hasta el caballo percherón. Los extremos de estas distribuciones de criaturas producidas por intensos procesos de selección artificial son tan diferentes entre sí que si existieran como poblaciones naturales estarían hace mucho clasificadas como especies.

Estos experimentos mentales muestran que ser especie distinta solo significa que los apareamientos para dejar descendencia exitosa deben

realizarse con individuos similares, no que aparezca por sorpresa una etiqueta sobre las cabezas (o tallos) de los interesados donde ponga “¡Ojo! ¡Nueva especie!” (ya se puede inventar un nuevo nombre greco-latino). Como no vemos estas etiquetas sobre nuestras más aberrantes mascotas, nos sorprendemos de no haber podido forzar a la madre naturaleza a asignar calificaciones de especie. Algún lector objetará que el caso de las mascotas no es general y que los jabalíes hibridan con cerdos y los gatos silvestres con domésticos, etc. Lo que nunca se estudia es si la viabilidad de la descendencia de estos cruzamientos es tan viable como la descendencia de igual con igual. Y me refiero a viabilidad para vivir en estado natural y no comiendo pienso en una granja, calentito en un pajar o comiendo ratones en alguna nave industrial. Es posible que la selección artificial humana no haya podido modificar tanto a unos organismos domésticos como a otros, pero ello se debe a que unos sirven para saciar nuestros caprichos de novedad y otros para producir carne o huevos. Sin embargo se están seleccionando cerdos enanos como mascotas para millonarios californianos, por lo que ya podemos imaginar a unos de estos pulcros cerditos frente a un verraco de jabalí con ganas de aparearse.

Así pues, muchas especies bien consideradas no son estrictamente tales y muchas variedades, domésticas o no, pudieran ser especies. Como señalábamos antes, ¿cuántas de nuestras especies sobrevivirían al test de los apareamientos entre caniches y lobos? Estos tests no se hacen sino que se asignan nombres específicos a diestro y siniestro sin comprobar si se trata realmente de especies biológicas reales. La distribución de etiquetas es cada vez más frenética, pero ello sucede sin realizar tests de cruzamiento de ningún tipo. Diferencias en ADN bastan para obtener el reconocimiento de nuestros taxónomos. Por otro lado, ¿quién tiene tiempo hoy día para estas finuras cuando desaparecen poblaciones naturales a diario? Pero la imposibilidad logística de comprobar el carácter de especie biológica, el de Darwin, Dobzhansky y Mayr, no debe ocultar que desconocemos cuantas de nuestras especies son verdaderas especies biológicas y no simples variedades que pueden perfectamente mezclar su linaje con otras variedades si la creciente fragmentación de los hábitats no lo impidiera. Los chihuahuas y los mastines son tan especies como muchas de las que ya cuentan con su etiqueta y su nombre en los catálogos taxonómicos. No hace falta esperar a la transmutación de las esencias. Las esencias son “aquello que genera indefectiblemente lo mismo” en la circunlocución que utiliza Wilkins (2009) en su monografía sobre los conceptos de especie para argumentar que no ha habido esencialismo en las clasificaciones taxonómicas del pasado. Dicho sea de paso, el intento de Wilkins y algunos

autores citados por él de rebatir la existencia de una visión esencialista de las especies en el pasado produce la curiosa sensación de que el hecho de que la sin duda mejor historia de la biología no ha sido escrita por un historiador sino por un científico, Ernst Mayr (1982), no ha sentado bien en el gremio de historiadores de la ciencia con supuestos derechos adquiridos. Se llame esencia o se llame “aquello que genera lo mismo” como prefiere Wilkins (que viene a ser lo mismo), el caso es que casi todos sabemos a lo que nos referimos cuando hablamos de esencialismo en el pasado y en el presente. Me refiero a la persistente manía de creer que hay algo especial en ser especie, algo que ni con diez mil años de selección dirigida se puede inducir. Así que los esencialistas seguirán esperando el momento emocionante en que un perro chihuahua reciba la ansiada etiqueta para pasar a llamarse por fin *Canis chihuahuensis*. Por mi parte creo que la espera no tiene ningún sentido. Las especies se forman a lo largo de miles de años, no existe un momento de especiación detectable (Grant y Grant 2008), las subespecies, razas y variedades son especies incipientes, unas especies se convierten en otras de forma gradual por ese curioso proceso llamado evolución biológica, muchas especies actuales pueden hibridar, sobre otras desconocemos totalmente su capacidad para entremezclar sus genes, la separación de linajes es total o parcial y existe un gradiente entre especies totalmente incompatibles y otras que se atraen entre sí, etc., etc. Darwin ya desgranó todos estos argumentos pero su concepto poblacional y gradual sigue sin calar entre la mayoría de los biólogos de entonces y de ahora. Queremos compartimentos estancos como cualquier coleccionista de sellos, por que sin ellos no podemos entender el mundo, igual que necesitamos un tiempo y un espacio acotado a nuestras capacidades perceptivas y a nuestras necesidades de supervivencia aunque los físicos ya nos han sugerido que hay un tiempo y un espacio muy diferentes que somos incapaces de intuir. Pues bien, las especies que queremos detectar son las que necesitamos para estudiar y explotar la naturaleza durante el minúsculo corte temporal de nuestra existencia sobre este planeta, pero ello no significa que sean algo más que transitorias formas que adoptan los linajes de organismos en permanente evolución. La separación permanente de linajes, eso que llamamos “especiar”, solo es detectable a posteriori. Probablemente, muchas de las especies que conocemos actualmente no se han separado definitivamente y no sabremos si lo han hecho hasta dentro de milenios. Para entonces quizás hayamos producido mascotas tan aberrantes que ni con reproducción asistida puedan cruzarse con algún lobo de parque temático. ¡Por fin habremos triunfado y emulado a la madre naturaleza transmutando las esencias por selección artificial!

REFERENCIAS

- Coyne, J.A. y Orr, H.A. 2004. *Speciation*. Sinauer Assoc. Inc.: Sunderland MA.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press: New York.
- Grant, P.R. y Grant, B.R. 2008. *How and Why Species Mutiply*. Princeton Univ. Press: Princeton, NJ.
- Heschl, A. 2002. *The Intelligent Genome*. Springer Verlag: Berlin.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Harvard Univ. Press: Cambridge MA.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought*. Harvard Univ. Press, Cambridge MA.
- Wilkins, J.S. 2009. *Species. A History of the Idea*. Univ. California Press: Berkeley CA.

Información del Autor

Juan Moreno Klemming se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 170 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y un libro.

La Paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo* (2). La Época Contemporánea

Alberto Gómez Castanedo

Depto. Ciencias Históricas, Universidad de Cantabria. E-mail: agathocules@hotmail.com

RESUMEN

Se insiste en este texto en la necesidad de efectuar una revisión histórica de las ideas a propósito de los orígenes de la humanidad. Durante los siglos XIX y XX se asiste a un crecimiento importante del *corpus* ideológico y fósil en relación con los orígenes del género humano. Ello generará interesantísimos debates que se suman a las argumentaciones científicas efectuadas en los siglos previos. *eVOLUCIÓN* 7(1): 31-43 (2012).

Palabras Clave: Género *Homo*, Biología, Geología, Paleontología, Arqueología, Paleoantropología, Darwinismo, Selección natural.

ABSTRACT

We would like to emphasize the importance of the idea of making a historical review about the origins of the humankind. Along the XIXth and the XXth centuries we can see an important growing of the both ideological and fossil *corpus* with regards to the origins of the human genus. This situation will produce interesting debates which we can see besides the scientific propositions made in the previous centuries. *eVOLUCIÓN* 7(1): 31-43 (2012).

Key Words: genus *Homo*, Biology, Geology, Paleontology, Archaeology, Paleoanthropology, Darwinism, Natural selection.

INTRODUCCIÓN

Durante el siglo XIX se producen numerosos avances científicos. Entre ellos destaca el planteamiento de una teoría que permitió explicar la evolución biológica en la Tierra y la posición de los seres humanos en el Universo. El mérito de semejante propuesta se atribuye a Charles Darwin quien es considerado el fundador de la biología moderna. Del mismo modo, junto a los planteamientos ya vistos de la Edad Moderna (Gómez Castanedo 2011), el s. XIX observó un importante incremento de propuestas ideológicas que permitieron arrinconar de forma contundente, y prácticamente definitiva, a las arraigadas concepciones bíblicas en relación con el origen y la existencia de los seres humanos.

Las aportaciones de la Arqueología, Geología y Paleontología

Desde el siglo XVIII ya se habían estado recuperando herramientas de piedra de factura humana y características arcaicas. Su significado, tanto funcional como temporal, fue tema de intensos e incesantes debates (Daniel y Renfrew 1988). Peor será a partir de finales del siglo XVIII y del s. XIX cuando adquieran una mayor proyección debido a la cantidad e importancia de los restos recuperados. Esos hallazgos se

atribuyen al trabajo inicial de investigadores como el paleontólogo alemán Johann F. Esper (1732-1781) en Zoolithenhöhle (Burggailenreuth, Alemania), del británico John Frere en el valle de Hoxne (Suffolk, Inglaterra), publicados en su trabajo *Archaeologia* (1800), o los del catastrofista William Buckland en la cueva de Goat's Hole (Swansea, Inglaterra). A ellos hay que sumar las figuras de Paul Tournal, Amí Boue, John Mc Enery o Phillipe-Charles Schmerling.



Fig. 1. Bifaz hallado por J. Frere en Hoxne. British Museum. http://www.ancientcraft.co.uk/experi_arch/experimental_archaeology.html

Las herramientas se encontraban generalmente junto a restos fósiles de animales extintos, lo que dio pie a pensar en la coexistencia, en un pasado muy lejano, de los seres humanos con esa fauna tan antigua. La principal explicación procedía de una óptica catastrofista, defendiendo la posibilidad de que habría sido algún evento natural el agente principal de aquellas acumulaciones. Esta propuesta, de raíz teocentrista, comienza a ser desafiada desde 1830 (Leakey y Goodall 1973; Trigger 1992; Hammond 2000; Goodrum 2004b; McFarlane y Lundberg 2005).

Continuó habiendo autores, como Jacques Boucher de Perthes (1788-1868), que seguían defendiendo postulados de índole catastrofista, lo cual no era más que un reflejo de los problemas intelectuales del momento (Trigger 1992: 95).

El punto culminante en el debate sobre cómo interpretar todos esos hallazgos se produjo con la excavación de la cueva de Brixham. Entre las décadas de 1840 y 1850 se hallaron multitud de herramientas de piedra asociadas a restos de fauna antigua y las interpretaciones realizadas insistían en contradecir el catastrofismo defendido por gran parte de los académicos del momento. En este sentido, se necesitaba un hallazgo que proporcionara material que acabara convenciendo definitivamente a los científicos de la época. Ello se logró en 1858 gracias a la cueva de Brixham (Torquay, Inglaterra). Dos investigadores, el geólogo aficionado William Pengelly (1812-1894) y el paleontólogo Hugh Falconer (1808-1865) se dieron cuenta tras diferentes revisiones del sitio del potencial de la cueva, sobre todo, porque uno de los suelos estaba sellado por una gruesa costra estalagmítica, lo que aseguraba un hermetismo en relación con la entrada de materiales modernos en esa área. Se acometieron una serie de excavaciones dirigidas por un grupo selecto de investigadores, entre los que se hallaba C. Lyell, y con la ayuda de la Sociedad Geológica de Londres. Charles Lyell fue un geólogo inglés, seguidor de los planteamientos uniformistas esbozados por J. Hutton algunas décadas antes. En su principal trabajo, *Principles of Geology* (1832), presentó datos abrumadores que ratificaban su idea de que los cambios geológicos se habían producido en el pasado como consecuencia de los mismos agentes que actuaban durante largos periodos de tiempo y con prácticamente la misma cadencia que lo hacen en la actualidad (Trigger 1992; Goodrum 2004b). Se debe igualmente reconocer el trabajo de William “Strata” Smith quien, junto a Alexander Brongniart, examinó diversas sucesiones locales de rocas y encontró en cada sucesión formas diferentes de fósiles. “Strata” Smith se dio cuenta de la importancia del estudio de los fósiles para entender las diversas formaciones geológicas del terreno. Su trabajo estableció que cada formación de roca sedimentaria contenía una colección concreta de

tipos de fósiles en cualquiera que fuese la región. Esta propuesta, denominada estratigrafía, supuso demostrar la extensa amplitud de los tiempos pasados convirtiendo a la geología en una ciencia histórica (Young 1998).

Por todo ello, el debate uniformismo-catastrofismo que defendía ideas contrapuestas en relación con el lapso temporal de la humanidad en la Tierra, además de las consideraciones en relación con la formación y desarrollo de esta última, parecía quedar zanjado a estas alturas del siglo XIX.

Desde el ámbito de la Paleontología también surgieron aportaciones interesantes sobre el origen de la humanidad. Trabajos de anatomía comparada entre aquella fauna desaparecida y la actual se combinaron con trabajos geológicos como los reseñados, que estudiaban los estratos y la posición de los restos fósiles en ellos. En este campo de trabajo destacan los estudios del barón francés Georges Cuvier (1769-1832). Efectuó estudios comparativos de anatomía animal, poniendo en orden la Zoología. A pesar de su mentalidad catastrofista, se mostró decidido a resolver la cuestión de las extinciones de determinadas especies animales, estableciendo finalmente que, efectivamente, algunas formas animales llegaron a desaparecer de forma definitiva (Cf. Young 1998).

Como W. “Strata” Smith, algunos geólogos comenzaron a ver progresiones en el registro fósil, observando organismos que basculaban desde formas simples (en los niveles más antiguos) hasta más complejas (en niveles más recientes). Dado que se empezaba a asumir la gran antigüedad de la humanidad, el interés se dirigió ahora a tratar de determinar la cronología de la Prehistoria Humana.

Los primeros pasos en esta línea ya se dieron a comienzos del siglo XIX, gracias al investigador danés Christian J. Thomsen (1788-1865) que elaboró un primer esquema cronológico partiendo de las evidencias arqueológicas procedentes de asentamientos funerarios y del Museo Nacional Danés de Antigüedades. Heredero de las propuestas evolucionistas de otro danés, L.S. Vedel Simonsen (1780-1858), Thomsen estableció el sistema conocido como el de las Tres Edades: Piedra, Bronce y Hierro. Su esquema fue perpetuado por su ayudante J. Worsaae (1821-1885) y refinado posteriormente por el sueco Gustav O. Montelius (1843-1921) en la década de 1860 (Leakey y Goodall 1973; Daniel y Renfrew, 1988; Trigger 1992; Renfrew y Bahn 1993; Kelley 2003; Goodrum 2004b). Años más tarde, el británico John Lubbock estableció en su obra *Pre-historic Times* (1865) una división del esquema de Thomsen en dos periodos diferenciados: el Paleolítico y el Neolítico. Lo que hacía este trabajo era dar una nominación formal a dos periodos, uno inicial en el que las herramientas eran de piedra tallada y otro

posterior en el que se observaba como algunos útiles habían sido efectuados con molde o recibido pulimento (Trigger 1992: 96).

La década de 1860 estará marcada por una basculación hacia Francia del predominio sobre la Arqueología paleolítica. Las especiales condiciones físicas del territorio francés favorecieron el desarrollo de expediciones arqueológicas. En aquellos trabajos se comenzó a percibir ligeras diferencias que llevaban a pensar en desarrollos culturales particulares, incluso dentro del propio Paleolítico y, al calor del pensamiento evolucionista, comenzó a ahondarse en la idea de que la humanidad había ido alcanzando estadios cada vez más complejos (Cf. Trigger 1992: 63 y siguientes). Una de las principales ideas de la Arqueología evolucionista, con raíces en la idea de evolución y progreso de la filosofía de la Ilustración del siglo XVIII, era que toda la historia de la humanidad podía verse en una secuencia simple e identificarse en la sección de una cueva igual que las secuencias geológicas en los perfiles del terreno (Trigger 1992: 101). Los arqueólogos pues tratarían de lograr una ordenación cronológica de los yacimientos. Así, los franceses E. Lartet (1801-1871) y M. Christy propusieron una división del Paleolítico en función de la fauna hallada en los diferentes depósitos. Lartet llamó al Paleolítico la Edad del Reno, taxón predominante en este periodo. Dentro de la Edad del Reno estableció subperiodos (edades del Uro o bisonte, del mamut y el rinoceronte, del reno y del oso de las cavernas).

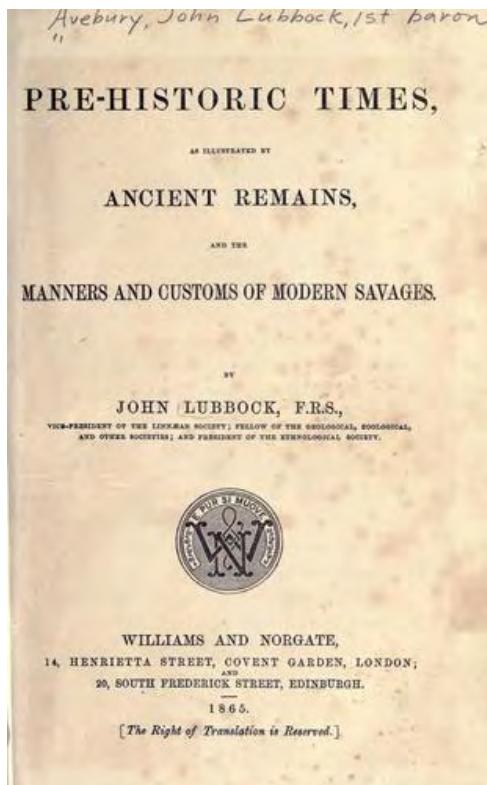


Fig. 2. Portada de la obra de J. Lubbock *Pre-historic Times* (1865).

Gabriel de Mortillet (1821-1898) dio continuidad al sistema de Lartet. Mortillet era paleontólogo, geólogo y arqueólogo, buscaba establecer la antigüedad de la humanidad y era un evolucionista convencido que consideraba como inevitable la idea del progreso. En este sentido, según Trigger (1992: 101), llegó a manifestar que estudiar la prehistoria demostraría que el progreso era una ley natural. Mortillet consideró que las subdivisiones del Paleolítico deberían centrarse más en los aspectos materiales, reflejos de actividades culturales, que en los paleontológicos. Así, el esquema de Lartet tras Mortillet, quedaba así: Chelense (la edad de los hipopótamos), Musteriense (edad de los osos de la cavernas y los mamuts), Solutrense y Magdaleniense (edad de los ciervos). Después añadió en sus trabajos etapas del Neolítico y de las edades del Bronce y del Hierro (Trigger 1992).

Desde 1860 también empieza a cobrar mucha importancia la historia teórica, sobre todo gracias al trabajo de determinados antropólogos que buscaban entender cuáles habían sido los estadios evolutivos por los que habían pasado los europeos en los tiempos prehistóricos. Para ello utilizaron la información procedente de la Etnografía que estudiaba sociedades modernas con modos de vida prehistórico (Trigger 1992; Kuper 1996, 2001). Al contrario que había sucedido con las historias teóricas de siglos precedentes, los trabajos etnográficos de este periodo (que eran un reflejo de la tendencia general de mediados del XIX hacia las ideas evolucionistas) se caracterizan por ser presentados más como teorías científicas que como especulaciones filosóficas, ayudando también al trabajo de los arqueólogos.

Biología y Darwinismo

Junto a las novedades procedentes del ámbito arqueológico, paleontológico, geológico y etnográfico hay que resaltar la importancia de las llegadas desde el campo de la Biología. En este sentido, una mención especial corresponde a las argumentaciones que dieron cuerpo a la revolucionaria teoría evolutiva, basada en el proceso de la selección natural, propuesta por el británico Charles Darwin. La idea de vida evolutiva no era algo nuevo. Autores progresistas como Linneo, Erasmus Darwin o Lamarck ya habían desafiado la idea predominante con algunas de sus propuestas, lo que ocurre es que habían sido sistemáticamente invalidadas o fuertemente criticadas por la creencia fijista (Leakey y Goodall 1973: 20). La idea principal era pensar que los seres habían sido creados por un ser inteligente y hasta que Darwin propuso la teoría de la selección natural, como dice Sampedro (2002: 22), esa obviedad era dada por sentada en el ámbito científico. Por otro lado, el

trabajo de Darwin fue precedido de una serie de investigaciones y teorías que en gran medida influyeron sobre éste, y que también merecen ser comentadas. Darwin llegó a escribir que: “Linneo y Cuvier han sido mis dos dioses”. Esta alabanza no se debía al hecho de que estos autores hubieran anticipado ideas para su teoría evolutiva pues ambos mantuvieron puntos de vista totalmente contrarios a los de Darwin. Lo que Linneo y Cuvier hicieron fue contribuir con algunas evidencias y técnicas claves al estudio de los mayores dilemas a los que se enfrentaban los naturalistas (Young 1998: 84). Igualmente Mayr (1992: 18) comenta que: “Ninguna obra científica fue tan crucial para su pensamiento posterior como los dos primeros volúmenes de los *Principios de Geología* de Charles Lyell (1832), que no sólo proporcionaron a Darwin un curso avanzado de geología uniformista (...) sino que también le introdujeron en los argumentos de Jean-Baptiste Lamarck a favor, y los argumentos de Charles Lyell en contra, del pensamiento evolucionista” (Cf. Makinistian 2005).

Igualmente importantes fueron los trabajos, publicados a finales del siglo XVIII, de autores como J. Hutton (ya visto anteriormente), el de Lyell, *Principios de Geología* o el *Ensayo sobre el Principio de la Población* de Thomas R. Malthus (Cf. Makinistian 2004: 87-88).

No obstante, la primera teoría sería propuesta en contra de las tesis imperantes de la época vino del naturalista francés Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829).

Su teoría de la transmutación argumentaba que los organismos individuales tenían la capacidad de cambiar biológicamente, pero sólo dentro de los límites de categorías taxonómicas preexistentes (Goodrum 2004b). Javier Sampredo considera que el primer lamarckista o defensor de la teoría de los caracteres adquiridos no fue el propio Lamarck, sino un Darwin. En este caso Erasmus Darwin, abuelo de Charles Darwin. En este sentido dice Sampredo (2002: 16): “Lo que conocemos como lamarckismo, o herencia de los caracteres adquiridos, es la idea de que las transformaciones que un individuo logre durante su vida (cuellos estirados para alcanzar las hojas más altas, extremidades aplanadas para remar mejor en el agua, dedos atrofiados por la falta de uso) se puede transmitir a la descendencia. Y, en efecto, fue Erasmus Darwin el primero en proponer ese mecanismo como una fuerza causal de la evolución biológica. Digo “como una fuerza causal de la evolución biológica” porque la herencia de los caracteres adquiridos era una especie de mito o superstición de andar por casa por lo menos desde la Ilustración, y posiblemente desde la noche de los tiempos. Pero fue el abuelo Erasmus el primero en tomársela en serio y ponerla por escrito en un libro de zoología”. El libro en cuestión se titulaba *Zoonomía o las Leyes de la Vida Orgánica* (1794). Lamarck concebía la

ciencia biológica como un campo de estudio que debería incluir el concepto de evolución como un elemento central. El pensamiento evolutivo de Lamarck se desarrolló en el tránsito de los siglos XVIII al XIX cuando se debatía arduamente sobre el tema de las extinciones. Lamarck se oponía a la tesis catastrofista defendida por Cuvier y, aún admitiendo catástrofes parciales, a menor escala, consideraba que la vida en la Tierra nunca se había interrumpido. Lamarck entendía que la naturaleza había formado a todos los organismos conocidos. Desde los más simples a los más complejos. El proceso se repetiría sin cesar, de manera que los gusanos de la actualidad tendrían, en periodos posteriores, como descendientes a seres humanos, igual que los humanos actuales descienden de gusanos del pasado (Ayala 1999). Dentro de este planteamiento exponía dos causas distintas de evolución. En una de ellas entendía que los organismos tienen una tendencia intrínseca a volverse más complejos lo que produce una gradación ordenada de formas a lo largo del tiempo y de la evolución, idea que refleja la confianza de Lamarck en la *Scala Naturae* (Young 1998; Makinistian 2004). La otra de las causas es el hecho de que existan adaptaciones locales motivadas por las diferentes presiones a las que se enfrentan los organismos. No obstante, Lamarck reconocía que no podía darse una secuencia unilineal dentro de los géneros y especies. Eso solo se producía, según él, en categorías más grandes como las familias o las clases. La desviación que habrían de experimentar dentro de la secuencia evolutiva los géneros y las especies se debía a las adaptaciones impulsadas por diferentes circunstancias locales. Este factor de influencia que llevaría al cambio en los géneros y las especies queda explicado en uno de los trabajos de Lamarck, *Philosophie Zoologique* (1809). En este trabajo Lamarck explicaba que cuando el entorno de un animal cambiaba ello producía una serie de alteraciones que obligaban a cambios dentro de la organización interna del propio animal. Estas cuestiones en un sentido amplio implican una serie de efectos que quedan reflejados en la herencia de los caracteres adquiridos (Young 1998: 92). Así, Lamarck pensaba que la adaptación de un organismo a su ambiente procede de la influencia de ese entorno sobre el organismo. El ambiente influye sobre las costumbres y hábitos de un animal y las costumbres alteradas implican que se produzcan cambios heredables en el cuerpo de los animales. Lamarck, pues, consideraba que la adaptación era el resultado de una interacción analizable entre un organismo y su entorno. Entendía que debía responder a la cuestión de la adaptación y la explicación la hallaba en que la adaptación sucedía mediante la respuesta del organismo a un ambiente cambiante (Young 1998). En relación con los orígenes del hombre, Lamarck planteó una explicación hipotética sobre

el tema dando una importancia trascendental a la adquisición del bipedismo que, él consideraba, había aportado numerosas ventajas que permitieron a los homínidos progresar, convirtiéndose al final los humanos en la especie dominante dentro del reino animal (Makinistian 2004).



Fig. 3. Jean Baptiste Lamarck (1744-1829).

<http://www.larousse.fr/encyclopedie/personnage/Lamarck/128540>

Por su parte Cuvier no veía una escala progresiva de seres vivos a lo largo del tiempo. Partiendo de sus trabajos anatómicos realizó una clasificación del reino animal y designó cuatro formas principales que, según él, correspondían a cuatro planes generales por los que todos los animales parecían haber sido modelados. Estas formas eran los vertebrados (*Vertebrata*), los moluscos (*Mollusca*), los artrópodos (*Articulata*) y los animales de configuración radial (*Radiata*). En cada forma la morfología de cada parte de los organismos se ordena de forma diferente y esto hace que cada una se corresponda con un diseño creado para vivir de forma diferente. Estas formas, para Cuvier, eran las ramas o grupos mayores del reino animal con lo que definitivamente defender la escala de seres no tenía sentido (Cf. Young 1998). Las ideas de Cuvier tuvieron gran acogida e incluso mantuvieron su influencia hasta décadas después de su muerte, pero, como se ha visto previamente, las evidencias procedentes de la geología y del estudio e interpretación de los fósiles acabaron por desterrar de la mente de los científicos los postulados catastrofistas.

El año en que Lamarck publicó su *Philosophie Zoologique* nació en Shrewsbury (Inglaterra) el hombre que desarrolló en su época una

revolución intelectual que habría de ir más allá de la propia Biología, Charles R. Darwin (1809-1882). Los planteamientos desarrollados por Darwin derrumbaron, como ya hemos apuntado, algunos de los supuestos más firmemente asentados de su época (Mayr 1992). Darwin rebatió la idea generalizada del fijismo y la creación individual de las especies, mostrando de este modo que los humanos, como el resto de los seres vivos, hemos experimentado un proceso evolutivo de acuerdo a una serie de principios que rigen el mundo natural y entendiendo que toda forma de vida desciende de un antepasado común.

Las ideas predominantes en el momento, de progreso y tendencia hacia lo perfecto, fueron dinamitadas por sus propuestas que mostraban cómo la evolución conlleva cambios y adaptaciones que no implican una tendencia necesaria hacia ese progreso y la perfección. Por otro lado, en un momento en que la filosofía de la ciencia (que aparece en Inglaterra en la década de 1830) estaba marcada por una metodología matemática, física y determinista, Darwin introdujo los conceptos de azar, singularidad y probabilidad; incorporando la idea de que la observación y el planteamiento de supuestos hipotéticos (métodos muy usados por él) deberían de estar a la misma altura que la experimentación (Mayr 1992; Young 1998, Corbey 2005). Además cambió la creencia de un mundo perfecto y bueno por uno en el que imperaba el concepto de la lucha por la supervivencia (Corbey 2005).

El trabajo y la teoría de la evolución por medio de la selección natural de Darwin comienza a gestarse tras su viaje a bordo del barco *H. M. S. Beagle* en el que había viajado como naturalista.



Fig. 4. Charles R. Darwin (1809-1882).

<http://www.picsearch.es/imageDetail.cgi?id=ssbwSApVlvOT6ITdwLQOubPXXKikz5KN4Nfo7W9hGyM&width=1663&start=25&q=Darwin>

Durante la travesía, que tenía como objetivo explorar las costas de Patagonia, Tierra del Fuego, Chile y Perú con fines cartográficos, Darwin realizó una serie de lecturas y observaciones que influyeron notablemente en su pensamiento. Destaca sobre todo el hecho de que comprobó cómo muchos de los fósiles de mamíferos encontrados en Patagonia se asemejaban a los seres de la actualidad y ver que la flora y fauna de las islas Galápagos se parecía a la del sur de América; también recogió en diferentes islas muestras de pinzones que diferían entre sí en forma y tamaño, además de percatarse de que el aislamiento de las tortugas las habían hecho diferentes y que, posiblemente, todas tendrían un origen común (Makinistian 2005). No obstante, Darwin regresó a Londres sin haber pensado para nada en teorías evolutivas (Gould 1994; Makinistian 2005). Tras su regreso, Darwin ordenó los datos y los envió a diferentes especialistas. Posteriormente contactó con el ornitólogo John Gould quien le advirtió de que los pinzones que le había enviado no eran variedades de una sola especie, sino especies distintas. Darwin empezó a ver confirmadas sus sospechas en relación con el tema de que la supuesta especie única recogida en las islas no era estable y que las especies se habrían originado por aislamiento geográfico. Estas reflexiones las extrapoló al resto del mundo natural. Darwin empezó a creer en el origen gradual de las especies desde 1837 (Mayr 1992; Sampedro 2002, Makinistian 2005). No obstante, necesitaba encontrar un mecanismo causal que explicara ese proceso y lo encontró en la llamada *selección natural* que parece ser adoptó en el otoño de 1838 tras la lectura del trabajo de Malthus, *Ensayo sobre el principio de la población*, aunque hay diversas opiniones sobre el particular (Cf. Mayr 1992: 27; Makinistian 2005: 11).

En su libro, el economista inglés Thomas R. Malthus planteó la regla de que la población humana experimenta un crecimiento en progresión geométrica, mientras que los medios de subsistencia lo hacen en progresión aritmética. Ello implica que con el tiempo se produzca un desajuste lo que supone que la población, para equilibrar el problema, ha de reducirse por medio de diversos mecanismos naturales (epidemias, catástrofes, etc.). Este planteamiento Darwin lo traslada al mundo natural y entiende que se produce en los seres vivos una tendencia al crecimiento geométrico, pero, sin embargo, el número de miembros de cada especie tiende a ser estable. Reflexionando sobre el tema llegó a la conclusión de que debería haber una lucha por la existencia. Dado que en los individuos de cada especie se observan ciertas variaciones, Darwin entiende que aquellos individuos que hubieran poseído variaciones favorables habrían sido los más aptos para lograr una supervivencia posterior y haber dejado descendencia. La conservación de las variaciones favorables y la eliminación de las desfavorables fue denominado por Darwin como selección natural. La selección natural operaría en la evolución acumulando variaciones favorables hasta un punto en que la especie original se convertiría, con el paso del tiempo, en otra especie diferente dado que la acumulación de variaciones implicaría acumulación de diferencias (Makinistian 2004, 2005). No será hasta principios de 1856 cuando Charles Darwin empiece a redactar un escrito sobre sus teorías, pero fue en 1859, tras un azaroso conflicto de intereses con Alfred Russell Wallace (que había llegado a las mismas conclusiones que Darwin de forma independiente) -cf. Makinistian 2005: 14) cuando publicó *El Origen de las Especies por medio de la Selección Natural*, donde manifiesta estar completamente convencido del origen común de todas las especies, de su paulatino cambio a lo largo del tiempo y de que la selección natural habría de ser el mecanismo más importante de modificación (Makinistian 2004). Sería pues el mecanismo de la selección natural el fenómeno causal básico de la teoría de la evolución de Darwin (Hay que decir que el concepto de especie asumido por Darwin a veces es ciertamente desconcertante. Mientras que hay momentos en los que reconoce la realidad de la misma en el mundo natural, otras veces muestra cierto escepticismo hacia lo que tendía a considerar como construcciones arbitrarias y artificiales (Makinistian 2004: 118). En la época anterior a Darwin, las especies eran entendidas como algo fijo e inmutable. En 1837 William Whewell escribe sobre el particular: “Species have a real existence in nature, and a transition from one to another does not exist” (Delson 2000). Darwin, contrario al pensamiento tradicional creía que las especies eran poblaciones dinámicas sujetas a cambios con el paso del

Adaptive radiation in Galapagos finches



© 2005 Encyclopædia Britannica, Inc.

Fig. 5. Esquema de las variantes de los pinzones de Darwin.
<http://www.britannica.com/EBchecked/media/74641/Fourteen-species-of-Galapagos-finches-that-evolved-from-a-common>

tiempo pero veía confuso el poder establecer con claridad cuáles eran los límites claros a la hora de diferenciar especies con similitud morfológica porque asumía la idea de que había un flujo constante entre diferentes niveles -de variaciones individuales, de variedades y de especies- Cf. Makinistian 2004: 119).

En este sentido el autor insistió de forma constante en el efecto acumulativo de los cambios leves y dedicó su estilo literario más cuidado para este aspecto: “Puede decirse que la selección natural está buscando día tras día, hora tras hora por todo el mundo las más ligeras variaciones, rechazando las que son malas, conservando y sumando todas las que son buenas, trabajando silenciosa e insensiblemente, cuando quiera y dondequiera que se ofrece la oportunidad, por el perfeccionamiento de cada ser orgánico en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida. Nada vemos de estos cambios lentos y progresivos hasta que la mano del tiempo ha marcado el transcurso de las edades” (Darwin, 1859 citado por Gould 2004: 119).

El Origen de las Especies de Darwin tuvo una acogida dispar. Se pueden constatar reacciones tanto favorables como contrarias. No es objetivo de este trabajo hacer una exégesis del trabajo darwinista y para esta cuestión existen trabajos interesantes que analizan con detalle lo comentado (Cf. especialmente Makinistian 2004; Gould 2004) sin embargo mencionaremos algunas de las más destacadas en ambos sectores.

Dentro de las reacciones favorables destacaríamos el apoyo de autores como Thomas Henry Huxley (más tarde llamado el “bulldog” de Darwin) que apoyó firmemente sus ideas hasta el punto de enfrentarse con personajes ilustres de la época como el obispo anglicano Samuel Wilberforce, lo que en realidad escondía un árido debate entre ciencia y religión, algo muy propio de la época como bien señala Makinistian (2004: 132). Thomas Henry Huxley (1825-1895) era hijo de un maestro de escuela que cursó estudios de medicina y también, como Darwin, navegó alrededor del mundo, en su caso hacia los mares del Sur en el *H.M.S. Rattlesnake*. Fue uno de los primeros en suscribir las tesis de Darwin. El enfrentamiento al que nos referimos previamente surgió a raíz de una pregunta irónica de Wilberforce a Huxley en una reunión científica de la Asociación Británica para el Progreso de la Ciencia. La pregunta fue si Huxley consideraba que provenía de mono por parte de abuelo o por parte de abuela. Huxley contestó que si se le diera a elegir por abuelo a un simio miserable o a un hombre dotado de gran talento natural y poseedor de riquezas e influencia, pero que sin embargo invierte sus medios y su prestigio en el bajo propósito de introducir el ridículo en una discusión científica seria, afirmaría sin ninguna duda su predilección por el simio. Su libro *Evidence as to Man's Place in Nature* (1863)

supuso una de las primeras y más importantes declaraciones sobre la relación evolutiva existente entre los humanos y otros primates (Kuper 1996).

También hay que citar el hecho de que entre el año de publicación del trabajo y 1872 (año en el que publicó la última edición de la obra) se vendieron seis ediciones con un total de 12.500 ejemplares lo que refleja sin duda una buena acogida general. Además es necesario mencionar cómo en el periodo de publicación de la obra triunfaba políticamente el liberalismo y en la economía agraria como apunta Makinistian (2004) las ideas de Adam Smith propugnaban una libre competencia entre comerciantes e industriales para que se diera una economía ordenada. En opinión de Gould la teoría de la selección natural debería ser vista como una analogía extendida de la economía del *laissez faire* de Adam Smith (Gould 1994 citado por Makinistian 2004).

Las reacciones adversas procedieron de frentes como los que seguían defendiendo a rajatabla los postulados del Génesis bíblico, los seguidores del evolucionismo teísta, corriente que consideraba que la naturaleza se desarrollaba según un plan divino, y los que rechazaban la idea darwiniana de la competencia como único modo de supervivencia en la lucha por la existencia pues ello llevaría a pensar que la naturaleza era cruel y despiadada en todas partes (Cf. Young 1998: cap. 6; Makinistian 2004). *Grosso modo*, las propuestas generales realizadas por Darwin aún siguen teniendo vigencia, lo mismo que el principio de la lucha por la existencia. No obstante, el punto más controvertido y que generó mayores desavenencias fue, casualmente, el planteamiento más original del darwinismo inicial, es decir el entender que el mecanismo que movía la evolución se centraba en la selección natural. Según Parés (2004) el momento en el que entra en crisis el principio de la selección natural es a finales del siglo XIX, momento que para algunos historiadores supone el fin del darwinismo. Los problemas más importantes con que se encontró el principio de la selección natural radicaban en la poca consistencia de los argumentos de Darwin en relación con el tema de la herencia (Parés 2004: 310). Lo apuntado por Parés (2004) es ratificado por la mayoría de los historiadores de la ciencia y es que en el periodo indicado por este autor se dan una serie de circunstancias que comenzarán a poner en tela de juicio la eficacia de la selección natural. Cabe destacar, sobre todo, los avances producidos en biología celular y en genética (Makinistian 2004). Como bien apunta Makinistian (2004: 155): “Las ideas sustentadas por algunos “neodarwinistas”, que flaco favor hicieron al darwinismo, el auge de las posturas lamarckianas, con su insistencia en la herencia de los caracteres adquiridos, y el arrollador avance de la genética mendeliana, y de las experimentaciones en laboratorio por parte de

los mutacionistas, llevaron a que Darwin y la selección natural quedaran relegados a un segundo plano. Así, la popularidad del darwinismo empezaba a decrecer”.

Otro de los grandes argumentos esgrimidos por Darwin y que ha sido fuertemente criticado se centra en cómo concebía éste la evolución. Él la entendía como un proceso largo y lento en el que, según su opinión, los antecesores y descendientes debían estar conectados por eslabones transicionales infinitamente numerosos, formando pasos graduales. Darwin era ferviente seguidor del gradualismo de Lyell, como ya vimos, y en este sentido creía en la máxima latina (atribuida a Leibniz) *Natura non facit saltum* (la naturaleza no da saltos) sobre la que ya le advirtió su acérrimo defensor Thomas H. Huxley (Gould 1994: 153). En este sentido el estudio de la historia de gran parte de especies fósiles ha evidenciado, a partir de los trabajos de los dos paladines de la teoría del equilibrio puntuado (Stephen Jay Gould y Niles Eldredge), que se pueden observar en el registro fósil aspectos que van contra la idea gradualista. Siguiendo a Gould (1994: 155) por un lado se observa la llamada *Estasis*: esto es, que la mayor parte de las especies no exhiben cambio direccional alguno en el transcurso de su estancia sobre la Tierra. Aparecen en el registro fósil con un aspecto muy similar al que tienen cuando desaparecen; el cambio morfológico es normalmente limitado y carente de orientación. Por otro lado, la *Aparición repentina*: es decir, que en cualquier área local, una especie no surge gradualmente por una continua transformación de sus antecesores; aparece de golpe y totalmente formada. Esto obliga, según Gould (1994), a rechazar el gradualismo y no el evolucionismo como se ha interpretado en muchas ocasiones.

No podemos explayarnos en una reflexión amplia y detallada de lo que sucedió, cuáles fueron las causas y las consecuencias posteriores en el ámbito biológico tras la llamada crisis darwinista (Cf. especialmente Gould 2004). Sin embargo, no podemos dejar de reconocer que los avances y planteamientos desarrollados en biología desde principios del siglo XX han sido fundamentales para el avance en el estudio de los aspectos relacionados con la evolución humana. Desde finales del siglo XIX hemos asistido a la aparición de variadas corrientes de pensamiento que avalaban con matices o intentaban ser la alternativa perfecta a la teoría darwinista. Comenzando por los intentos de recuperación del lamarckismo, pasando por el redescubrimiento de los trabajos de Mendel en 1900 y que dieron lugar al mutacionismo de Hugo de Vries; siguiendo con la teoría sintética de la evolución que integraba la selección natural darwiniana con la genética de Mendel. Además de los importantes avances en biología molecular de mediados del siglo XX o las posiciones

ultradarwinistas de las décadas de 1960 y 1970, encabezadas por los sociobiólogos como Richard Dawkins y que se enfrentaron con los naturalistas defensores de la teoría del equilibrio puntuado de Gould y Eldredge desde comienzos de la década de 1970. Para llegar a las más recientes técnicas de clonación y secuenciación del ADN. Todas ellas han ofrecido multitud de opciones para estudiar y comprender mejor la evolución humana y los orígenes del hombre (Wyn 2004).

En relación con el origen de los seres humanos propiamente dichos, Darwin publica en 1871 su obra *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. En *El Origen de las Especies*, Darwin rechazó debatir la cuestión de la evolución humana porque consideraba que el tema estaba rodeado de bastantes prejuicios.

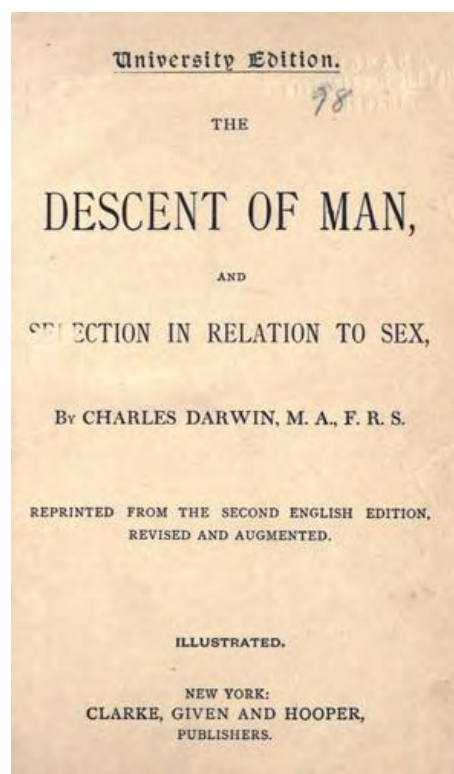


Fig. 6. Portada de *The Descent of Man...* (1871).

En *The descent of man* Darwin aplica su tesis general al hombre, aportando testimonios demostrativos que “revelan, de un modo innegable, que el hombre desciende de alguna forma inferior” (cuestión que queda bastante clara en el título del capítulo 1, “Testimonios de que el hombre procede de alguna forma inferior”). Al mismo tiempo, no duda en afirmar que “el hombre es codescendiente, con otros mamíferos, de un progenitor común” (Darwin, 1871 -2004-: 146). Darwin está convencido de que el proceso evolutivo que llega hasta el hombre es, de acuerdo con su concepción general, un proceso lento y gradual y lo que separa al ser humano de sus antecesores evolutivos son diferencias de grado, no de

naturaleza (Makinistian 2004, nota a pie 141: 119). En este sentido dice Darwin: “En una serie de formas, que gradual e insensiblemente arranca de un ser medio simio y asciende hasta el hombre según ahora existe, sería imposible señalar el punto preciso en el que dicho término “hombre” debe comenzar a usarse” (pág. 171). Darwin sostenía que el ser humano actual pertenecía a una familia zoológica que también incluía a diferentes tipos de primates y profetizó que algún día se llegaría a demostrar que el continente africano fue la cuna evolutiva de todos los grandes primates del viejo mundo, así como de los seres humanos (Leakey y Goodall 1973).

Nacimiento de la Paleoantropología

A lo largo de los siglos XIX y XX las ideas en relación con los orígenes de la humanidad y los rasgos que deberían ser indicativos de tal condición fluctuaron desde los planteamientos más teóricos y fabulosos a los más científicos. Se produjeron numerosos hallazgos, al principio de forma fortuita, pero paulatinamente se encontraron restos fruto de expediciones programadas y orientadas hacia la búsqueda de ciertos jalones evolutivos dentro del árbol de la humanidad. Algunos autores vieron en Asia la cuna de donde procedemos, otros, sin embargo, la vieron en África. Los hallazgos son interesantes ya desde comienzos del siglo XVIII. Hasta mediados del siglo XX el material fósil recuperado ofrece especímenes de antigüedad manifiesta y con rasgos físicos que generaron visiones distintas en relación con los primeros pasos de la humanidad. Algunos autores como Arthur Keith o Louis Leakey se posicionaron a favor de la idea de que los antepasados humanos habrían poseído cerebros grandes y rasgos esqueléticos más bien simiescos. Otros, como por ejemplo Raymond Dart, vieron que quizás el desarrollo cerebral no fue tan notorio en los primeros pasos de la evolución humana y los homínidos habrían poseído otros rasgos distintivos, como el bipedismo. A mediados del siglo XX ya se contaba con un grupo de restos fósiles que permitían, en cierto modo, hacerse una idea, más o menos aproximada, de cuál habría sido el recorrido evolutivo de la humanidad. Tras la designación de *Homo habilis*, a mediados de la década de 1960, se entra en un periodo de unas dos décadas donde el máximo protagonista será el *Australopithecus afarensis*. Sin embargo, desde principios de la década de 1990, la situación ha cambiado hasta tal punto que el tradicional hallazgo de homínidos tempranos, restringido a las zonas del sur y del este de África, la llamada *East Side Story* de Yves Coppens (Coppens 1994), se ha extendido hacia el centro del continente, a más de 2500 Km. de distancia del foco principal de hallazgos.

Desde mediados de siglo XX se produce además una reorientación de las cuestiones más relevantes en relación con la evolución humana. Se produjo un mayor dinamismo que favoreció el enriquecimiento tanto del registro fósil como de las interpretaciones sobre el mismo y que, además, implicó a diferentes campos científicos, sobre todo el de la Biología. Dentro de este ámbito emergen teorías muy interesantes en el último siglo como la del equilibrio puntuado. También se discute más seriamente, a partir de la sistemática molecular y los estudios de Morris Goodman, a qué nos hemos de referir cuando hablamos de familia homínida y a quiénes incluimos dentro de ella. La teoría sintética de la evolución, también ha jugado un papel central desde mediados del pasado siglo en la interpretación del proceso evolutivo hasta tal punto que, como dice Tattersall (2000: 2): “...sus pesadas manos continúan oprimiendo la ciencia de los orígenes humanos medio siglo después”. Se ha discutido áridamente también, desde el hallazgo de *Homo habilis*, cuáles son los rasgos más distintivos de los primeros miembros del género *Homo*, así como el estudio detallado de las primeras industrias de piedra. También la posición dentro de la evolución humana, sus hábitos de vida y relación con los humanos modernos de los neandertales ha sido, y continúa siendo, un aspecto hartamente discutido, favorecido además por el desarrollo y avance de las técnicas de la biología molecular (Tattersall 2000; Lalueza 2005). En cualquier caso, la situación que se da desde hace medio siglo es heredera indiscutible de los hallazgos producidos hasta esos momentos, algunos de los cuales, los más significativos, pasamos resumir a continuación.

Como ya hemos visto previamente (Gómez Castanedo 2011), la recuperación de restos fósiles por parte de investigadores o curiosos había sido una constante ya desde la antigüedad clásica. Con una mayor continuidad, o al menos mayor notoriedad, desde la Edad Media los hallazgos son especialmente significativos; pero una cuestión como ya se advirtió eran los hallazgos y otra las interpretaciones de los mismos. A comienzos del siglo XVIII se documenta el descubrimiento, en el lago Constanza, de un esqueleto publicado entre 1725 y 1731 designado como *Homo diluvii testis* (el hombre que presenció el Diluvio), sin embargo, G. Cuvier, prácticamente un siglo después, en 1812, demostró que en realidad ese hombre, testigo de la catástrofe bíblica por antonomasia, era una salamandra fósil (Arsuaga 2001).

Pocos años después de este acontecimiento, en 1829, se hallan en la cueva de Engis (Bélgica) tres cráneos (hoy se sabe que neandertales) junto con restos fósiles de fauna y herramientas de piedra. El hallazgo se produce en un momento en el que gran cantidad de investigadores buscan afanosamente pruebas que avalen una gran

antigüedad de los seres humanos e intentar derribar las asunciones catastrofistas imperantes en ese periodo.

Posteriormente, en 1848, en la cantera Forbes (Gibraltar) se descubre un cráneo de neandertal al que en 1864, el paleontólogo Hugh Falconer sugiere designar como *Homo calpicus*, aunque finalmente no llega a proponerlo. Sin embargo en estos hallazgos no se refleja la verdadera potencialidad y significado de los mismos. Esto fue así, hasta que en 1856 se descubre un esqueleto parcial en la cueva de Feldhofer (valle de Neander, Alemania). Tras múltiples discusiones sobre sus características anatómicas en 1864 el anatomista William King identifica el hallazgo vinculándolo a una nueva especie humana, el *Homo neanderthalensis* (Stringer y Gamble 1996). Cabe decir que este hallazgo implicó el verdadero origen de la Paleoantropología como disciplina científica propiamente dicha.

No obstante, según Cela y Ayala (2001: 148), el primer hallazgo que puede ser calificado como “moderno”, es decir, orientado por el evolucionismo, debe atribuirse a Eugene Dubois (1858-1940). Este médico holandés organizó una expedición a Java con el objetivo de corroborar las propuestas darwinistas en relación con la afirmación de que el hombre procedería de alguna forma de primate antropoide evolucionado. Darwin creía que África habría sido la cuna evolutiva humana, pero Dubois no. En realidad Dubois se apoyaba en los planteamientos hipotéticos desarrollados por el biólogo alemán Ernst Haeckel quien creía que el gibón habría sido la especie primate más próxima a nuestro ancestro más antiguo y que el origen de la



Fig. 7. Eugene Dubois (1858-1940).
http://es.wikipedia.org/wiki/Eug%C3%A8ne_Dubois



Fig. 8. Calvaria de Trinil. *Pithecanthropus erectus* (*Homo erectus*).
<http://www.anthrotools.org/database/mobile.display.php?id=26>

humanidad se hallaba en Asia. Es más, Haeckel se aventuró a designar a una especie antecesora de los humanos, que habría vivido en el sureste asiático y a la que denominó *Pithecanthropus alalus* que viene a significar “hombre mono sin habla” (Cela y Ayala 2001: 148; Stringer y Andrews 2005).

En este contexto, e influido por la lectura de los trabajos de Haeckel, Dubois se dirigió hacia Java (Indonesia) en 1887 y descubrirá en Trinil (a orillas del río Solo), a principios de la década de 1890, los restos de lo que él vino a llamar *Anthropopithecus erectus* y que posteriormente sustituyó por el de *Pithecanthropus erectus*. Cuando Dubois propuso el nombre de antropopiteco lo hizo porque él creía que había hallado un tipo particular de chimpancé de Java que poseía ciertos rasgos humanos, muchos más de lo que se podían hallar en las especies antropoides existentes o extinguidas como por ejemplo el desplazamiento bípedo. Pero cuando tomó en consideración el importante volumen de la caja craneana, Dubois se dio cuenta de lo realmente cerca que estaba su espécimen de los seres humanos modernos y fue por lo que cambió el nombre de antropopiteco a Pitecántropo. Para Dubois el hombre y los primates procedían de una forma primate del terciario, parecida al gibón y que él llamó *Prothylobates*. El *Pithecanthropus erectus* era, para Dubois, el representante de un estadio evolutivo que lo vinculaba al hombre por medio de este ancestro hipotético (Cf. Deslile 2000).

Cuando Dubois publicó el estudio en 1894, afirmando que los restos de Trinil se correspondían con los del precursor del hombre moderno, se encontró con una fuerte resistencia dentro de la comunidad científica por lo que desechó continuar trabajando sobre el tema. En 1923, Dubois se decide a mostrar la calota craneal de Trinil a A. Hrdlicka del Instituto Smithsonian y a finales de la década de 1930, el parecido de los

restos de Trinil con los de los hallazgos realizados en Zhoukoudian (Chu-Ku-Tien, China) era tan obvio que el *Pithecanthropus erectus* fue incluido dentro del género *Homo*.

No obstante, Dubois nunca estuvo conforme con esta clasificación pues entendía que los restos hallados en China correspondían a los de un neandertal degenerado. Actualmente, la calota de Trinil se estima que tiene unos 800.000 años y es reconocida como espécimen tipo de *Homo erectus* a quien algunos consideran como el primer representante propiamente dicho de nuestro género (Shipman 2001; Swisher et al. 2000).

Un año después de que Dubois permitiera observar a Hrdlicka la calota craneal de Trinil, en Sudáfrica se iba a producir un hallazgo de proporciones inmensurables dentro de la Paleoantropología, el *Australopithecus africanus*. Entre el periodo del hallazgo de los fósiles de Java y el descubrimiento del *Australopithecus africanus*, se produjeron un número bastante nutrido de hallazgos. Se descubren los restos (atribuidos a neandertales) de la cueva croata de Kaprina (1899), la mandíbula de Mauer (Alemania) en 1907 y adscrita a *Homo heidelbergensis* en 1908 por Otto Schoetensack. En ese mismo año se descubren los fósiles, atribuidos a neandertales, en el yacimiento de Ehringsdorf (Alemania) y los esqueletos de La Chapelle aux Saints y de Le Moustier en Francia; los esqueletos de varios homínidos, también neandertales, en La Ferrasie en Francia (1909); más restos de neandertal en La Quina, Francia (1910) y en 1921 A.S. Woodward designa la especie *Homo rhodesiensis* tras el hallazgo del cráneo de Broken Hill (Kabwe, Zambia).

Igualmente se propone una de las primeras secuencias filéticas con los restos disponibles en el momento por el anatomista germano Gustav Schwalbe. Este autor establece tres fases: el *Pithecanthropus* de Dubois, los neandertales (*Homo primigenius*) y el hombre moderno (Arsuaga 2001).

Destaca también en 1912 el anuncio de uno de los mayores y más conocidos fraudes en antropología, el cráneo de Piltdown, que involucró a grandes y reconocidos especialistas del momento como A.S. Woodward o A. Keith. El hallazgo consistía en un cráneo humano y una mandíbula de gorila con la dentición manipulada para que pareciera simiesca. Ello llevó a pensar que se estaba ante el ejemplo más claro de antepasado humano al que se bautizó como *Eoanthropus dawsoni* (por haber sido Charles Dawson su descubridor).

Las reconstrucciones realizadas del hallazgo reflejaban un cráneo idéntico al de los hombres modernos mientras que los rasgos dentales eran más primitivos. Ello implicaba pensar que, en apariencia, los primeros homínidos habrían poseído un cerebro muy desarrollado, o lo que es lo mismo: el crecimiento del cerebro había sido el motor principal en la evolución humana (Kuper 1996). No obstante, tras el hallazgo y fraude de Piltdown se escondían otros intereses. Como ya dijimos previamente, E. Dubois, espoleado por las ideas de E. Haeckel, buscó en Extremo Oriente los restos del "eslabón perdido". Por el contrario, Darwin, y el acérrimo defensor de sus ideas, Huxley, se habían mostrado a favor de buscar en África, donde, según ellos, se hallaban las formas de primates antropoides más próximas a los humanos. El fraude de Piltdown fue concebido para apoyar ese pensamiento inicial en el que también se abogaba por considerar que los antepasados humanos habrían tenido un desarrollo cerebral notable, manteniendo rasgos simiescos en el resto de la anatomía.

El fraude de Piltdown quedó completamente al descubierto a mediados de la década de 1950, cuando se descubrió la manipulación de las piezas dentales, además de demostrarse que el cráneo era más antiguo que la mandíbula y que algunas herramientas de piedra que se hallaron junto a los restos de Piltdown habían sido elaboradas con instrumentos metálicos (Kuper 1996: 49).

Pero como hemos apuntado, debe señalarse como un hito importante dentro de la historia de la Paleoantropología el hallazgo del primer ejemplar de un australopitecino, cuyos restos aparecían, además, en un continente que no era ni el europeo ni el asiático, lo cual vino a confirmar las predicciones hechas otrora por Darwin y Huxley a pesar de que la creencia de que el origen humano habría de estar en Asia había sido muy reforzada por los hallazgos de Dubois (Leakey y Goodall 1973). El australopitecino en cuestión en realidad era un conjunto de fragmentos de un cráneo de un individuo infantil incrustados en una roca procedente de unas extracciones mineras de una cantera en Taung (Sudáfrica); por ello se le conoce como "el niño de Taung".



Fig. 9. Retrato de científicos examinando algunos especímenes fósiles, entre ellos el *Eoanthropus dawsoni* en 1915. (Archivos del British Museum [Natural History]).



Fig. 10. R. Dart con el niño de Taung, *Australopithecus africanus*. <http://www.suite101.com/paleontology>

El bloque llegó en 1924 a las manos del anatomista australiano Raymod Dart; tras su extracción, reconstrucción y posterior estudio, Dart publicó en 1925 en la revista *Nature* las conclusiones del trabajo realizado sobre lo que él llamó *Australopithecus africanus* (“hombre mono del sur”). El autor llegó a la conclusión de que el cráneo mostraba una combinación de rasgos humanos y primates dando a entender que habría sido un antepasado humano por medio de la creación de la familia *Homosimidae* y remarcando la idea de que Darwin se hallaba en lo correcto cuando pensaba que África podría haber sido la cuna de la humanidad (Dart 1925: 198). No obstante, el pensamiento de Dart mantenía un conflicto interesante entre filogenia y taxonomía.

Ello queda bien reflejado en el hecho de que a pesar de ver en *A. africanus* un posible ancestro humano, aún así lo clasifica como un primate. Su planteamiento filogenético se basaba en la utilización de la metáfora del árbol. Consideraba la existencia de un tronco que marcaría el patrón evolutivo principal y a partir de él varias ramas que señalarían las especies que habrían sido divergentes en relación con ese patrón. Por ello Dart veía en el *A. africanus* un espécimen interesante que recogía un conjunto de rasgos que habría permitido posteriormente el surgimiento de los homínidos (Gundling 2005: 61). Igualmente Dart consideró el hecho de que el “niño de Taung” habría sido bípedo ya que la posición del *foramen magnum* se asemejaba más a la de los humanos modernos que a la de los simios. Las conclusiones de Dart fueron fuertemente criticadas en la época y se prolongaron durante décadas, fundamentalmente porque la consideración científica general era que los cerebros grandes evolucionaron antes en el linaje humano que

otros rasgos homínidos, como la bipedestación (Boyd y Silk 2004; Kuper 1996: 51). En los años cuarenta, tras varios hallazgos más de *A. africanus*, se reconoció la posición de éste como un antepasado, muy antiguo, pero directo, de *Homo* (Kuper 1996).

Cuatro décadas después del hallazgo del “niño de Taung” se publica la referencia al primer miembro de nuestro género, el *Homo*. La historia comienza a principios de la década de 1960 y tiene como protagonista a Jonathan Leakey. Su padre, uno de los mayores referentes en Paleoantropología de todos los tiempos, Louis S.B. Leakey llevaba ya tiempo trabajando en los yacimientos del este de África, sobre todo en Olduvai. Su obsesión era encontrar pruebas que ratificaran la creencia (mayoritaria aquel entonces y en la que él creía ciegamente) de que los antepasados humanos habrían tenido antes grandes cerebros, a pesar de que sus otros rasgos fueran más bien simiescos. En este sentido, para Louis Leakey, el hallazgo de evidencias que permitieran ratificar sus aseveraciones en relación con la condición humana de esos homínidos sería de gran ayuda, como, por ejemplo, muestras muy antiguas, y asociadas a fósiles, de manufactura de herramientas de piedra. Después de varios infructuosos intentos (Cf. Kuper 1996) su hijo Jonathan le proporcionó un conjunto de huesos y dientes asociados a cuarenta y ocho artefactos de piedra. Tras su estudio, en 1964 junto con P. Tobias y J. Napier publican una nueva especie perteneciente al género *Homo*, el *Homo habilis* (Leakey et al. 1964).

Tras *Homo habilis*, el crecimiento del registro fósil ha sido realmente notable. Un número interesante de nuevas especies y de datos culturales relacionados con algunas de ellas han aflorado gracias al trabajo de varias expediciones. El árbol filogenético humano se ha enrevesado tanto que tratar de ubicar a una especie u otra como antecesora o descendiente a veces resulta una empresa muy difícil, sometida a un estricto control científico que a su vez está marcado por innumerables juicios interpretativos y nominativos. El panorama actual se mueve bordeando muchos márgenes, alguno de los cuales raya la mera especulación. No obstante, el futuro de la Paleoantropología se muestra especialmente atractivo y a pesar de las incansables luchas entre los datos que ofrece el registro fósil y las interpretaciones del mismo hechas por los científicos, éstas a buen seguro continuarán en el futuro lo cual no es más que un reflejo del interés y la importancia de esta ciencia para la comprensión de nuestros orígenes.

REFERENCIAS

Arsuaga, J.L. 2001. *El Enigma de la Esfinge*, Areté. Barcelona.

- Ayala, F. 1999. *La Teoría de la Evolución. De Darwin a los Últimos Avances de la Genética*. Temas de Hoy, 3ª ed., Madrid.
- Boyd, R. y Silk, J. 2004. *Cómo Evolucionaron los Humanos*. Ariel Ciencia, 2ª ed., Barcelona.
- Cela-Conde, C.J. y Ayala, F.J. 2001. *Senderos de la Evolución Humana*. Alianza. Madrid.
- Coppens, Y. 1994. East side story: Origin of the Humankind. *Sci. Am.* 270: 62-69.
- Corbey, R. 2005. *The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-human Boundary*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Daniel, G. y Renfrew, C. 1988. *The Idea of Prehistory*. Butler and Tunnor Ltd., Frome, Somerset.
- Dart, R. 1925. *Australopithecus africanus: The Man-Ape of South Africa*. *Nature* 115: 195-199.
- Darwin, Ch.R. 1871. *El Origen del Hombre*, Edaf, Madrid, 6ª ed (2004).
- Delson, E. 2000. *Australopithecus bahregazali*, En: Delson, E., Tattersall, I., Van Couvering, J. y Brooks, A. (eds.), *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*. 2ª ed. Garland Publishing Inc., New York.
- Deslile, R. 2000. Construire l'arbre phylétique de l'Homme: fósiles, théories et cadres interpretatifs. *L'Anthropologie* 104: 489-522.
- Gómez Castanedo, A. 2011. La Paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo* (1). Desde la Antigüedad a la Edad Moderna. *eVOLUCIÓN* 6(2): 45-56.
- Goodrum, M.R. 2004. Prolegomenon to a History of Paleoanthropology: The study of Human Origins as a scientific enterprise. Part 2. Eighteenth to the twentieth century. *Evol. Anthropol.* 13: 224-233.
- Gould, S. 1994. *Ocho Cerditos. Reflexiones sobre Historia Natural*. Crítica, Barcelona.
- Gould, S. 2004. *La Estructura de la Teoría de la Evolución*. Tusquets Eds., Barcelona.
- Gundling, T. 2005. *First in Line. Tracing our Ape Ancestry*. Yale Univ. Press, New Haven y Londres.
- Hammond, N. 2000. Tribute to John Frere in London Times. *The Times*, 20-1-2000, p. 26.
- Kelley, D. 2003. The rise of Prehistory. *J. World Prehist.* 14: 17-36.
- Kuper, A. 1996. *El Primate Elegido. Naturaleza Humana y Diversidad Cultural*. Crítica, Colección Drakontos, Barcelona.
- Kuper, A. 2001. *Cultura. La Versión de los Antropólogos*. Paidós Básica, Barcelona.
- Lalueza Fox, C. 2005. *Genes de Neandertal*. Síntesis, Madrid.
- Leakey, L.S.B., Tobias, P.V., y Napier, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from the Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7-9.
- Leakey, L.S.B. y Goodall, V.M. 1973. *Hacia el Desvelamiento del Origen del Hombre*. Aguilar, Madrid.
- Makinistian, A. 2004. *Desarrollo Histórico de las Ideas y Teorías Evolucionistas*. Prensas Univ. de Zaragoza, Zaragoza.
- Makinistian, A. 2005. Charles Darwin: la génesis de su pensamiento evolucionista. *Rev. Escuela de Antropología de Rosario* X: 7-16.
- Mayr, E. 1992. *Una Larga Controversia: Darwin y el Darwinismo*. Crítica, Colección Drakontos, Barcelona.
- McFarlane, D.A. y Lundberg, J. 2005. The 19th Century excavation of Kent's cavern, England. *J. Cave and Karst Stud.* 67: 39-47.
- Parés, R. 2004. *Cartas a Nuria. Historia de la Ciencia*. Almuzara, Córdoba.
- Renfrew, C. y Bahn, P. 1993. *Arqueología. Teorías, Métodos y Práctica*. Akal, Madrid.
- Sampedro, J. 2002. *Deconstruyendo a Darwin*. Crítica, Drakontos, Barcelona.
- Shipman, P. 2001. *The Man Who Found the Missing Link*. Simon and Schuster, New York.
- Stringer, C. y Andrews, P. 2005. *The Complete World of Human Evolution*. Thames and Hudson, London.
- Stringer, C. y Gamble, C. 1996. *En Busca de los Neandertales*. Crítica, Barcelona.
- Swisher, C. et al. 2000. *Java Man*. Scribner, New York.
- Tattersall, I. 2000. Paleoanthropology: The last half century. *Evol. Anthropol.* 9: 2-16.
- Trigger, B. 1992. *Historia del Pensamiento Arqueológico*. Crítica, Barcelona.
- Wyn Davies, M. 2004. *Darwin y el Fundamentalismo*. Gedisa, Barcelona.
- Young, D. 1998. *El Descubrimiento de la Evolución*. Ed. del Serbal, Barcelona.

Información del Autor

Alberto Gómez Castanedo es Licenciado en Historia y DEA en Prehistoria por la Universidad de Cantabria. Ha sido becario y técnico contratado como Arqueólogo en el Museo de Prehistoria y Arqueología de Cantabria. Ha publicado numerosos trabajos científicos y de divulgación sobre materia arqueológica, y, sobre todo, evolución humana. Actualmente última su tesis doctoral sobre la importancia de la innovación en el desarrollo del género *Homo* en el Departamento de Ciencias Históricas de la Universidad de Cantabria bajo la dirección conjunta de los doctores Jesús González Urquijo y Manuel Domínguez Rodrigo.

Mistic River, los robot y los insectos eusociales

Hernán Pérez Ramos

Avda. de la Costa Blanca, 14, buzón 44, Playa San Juan, 03016, Alicante.
E-mail: puchoramos0562@yahoo.es

RESUMEN

Daniel Dennet piensa que nuestro cerebro funciona a manera de un parlamento integrado por los diferentes comportamientos innatos y que por lo tanto no existe un ente rector, un Yo todopoderoso responsable de tomar las decisiones. Trataremos de argumentar esta idea intentando explicar la función que desempeñan las emociones, sensaciones y sentimientos en el marco del mecanismo de toma de decisiones. Y como las emociones dependen directamente de los diferentes comportamientos innatos, comportamientos que existen y actúan de forma independiente los unos de los otros, se puede llegar a intuir que probablemente Daniel Dennet tenga razón. *eVOLUCIÓN 7(1): 45-51 (2012).*

Palabras Clave: Emociones, Sensaciones y sentimientos, Comportamientos innatos, Robots, Mecanismo de respuestas, Insectos eusociales.

ABSTRACT

Daniel Dennte believes that our brain works by way of the parliaments which involves different innate behaviours and therefore there is not a governing body, and all powerful responsible for taking the decisions. And how emotions depend directly on different innate behaviours, who act independently from the other, you can guess Daniel Dennet is probably correct. *eVOLUCIÓN 7(1): 45-51 (2012).*

Key Words: Emotions, Sensations, Feelings, Innate behaviours, Robots, Mechanism of response, Eusocial insects.

Emociones contradictorias

En el transcurso de la escena cumbre del intenso drama que se nos presenta en el magnífico filme *Mistic River*, el personaje que interpreta Tim Robbins (TR) responde afirmativamente al personaje que caracteriza Sean Penn (SP) cuando este último le pregunta si ha sido él quien a matado a su hija. Solo un poco después nos enteramos que TR había estado diciendo la verdad cuando contaba a su esposa que, a quien en realidad había acecinado era a un despreciable pedófilo y que no había tenido nada que ver con la muerte de la chica.

En ese instante nos damos cuenta del avasallador sentimiento de culpabilidad que remuerde la conciencia de TR, tanto, que se autoinculpa de la muerte de la hija de SP para que este le mate y así dejar de sufrir por el asesinato que ha cometido.

Pero sin embargo en contraste con este indescriptible sentimiento de culpabilidad, en la escena en la que TR abre la puerta del coche, libera al chico y golpea hasta dar muerte al pedófilo violador adivinamos en las facciones de su cara un sentimiento de rabia infinita, de odio incontrolable y por último, de nítida satisfacción por el deber cumplido en el instante en el que muere el pedófilo.

La pregunta a la que trataremos de dar respuesta en este artículo es: ¿cómo un mismo acontecimiento puede provocar a la vez en una persona emociones tan contradictorias como el odio, la furia, la satisfacción y la culpabilidad?

Para ofrecer una repuesta a esta pregunta empezaremos por tratar de explicar que son las emociones, sensaciones y sentimientos que experimentamos y para ello trataremos de comprender por que razón, y para que realizaran que función, la selección natural las creó.

Los programas de comportamientos que heredamos

Antonio Damasio nos explica detalladamente como funciona el mecanismo que hace que nos alimentemos:

“Hay censores que miden la cantidad de glucosa en sangre, una vez que esta desciende por debajo de determinado nivel estos envían



Fig. 1. Tim Robbins en “Mystic River”.



Fig. 2. Antonio Damasio.

una señal al núcleo del hipotálamo. Este a su vez manda un impulso a un determinado grupo de neuronas de la corteza somato-sensorial que se encargan de fabricar la sensación de hambre.” A. Damasio (1998).

Lo que primero se deduce de esta explicación es la existencia de un determinado comportamiento, llamémosle “Nutrición” que radica en un núcleo del hipotálamo que es quien se encarga de controlar que nuestro cuerpo no se desabastezca de nutrientes. Dicho comportamiento es innato, lo sabemos porque no necesita aprender cuando tiene que mandar a fabricar la sensación de hambre que nos obliga a buscar comida.

Al igual que el comportamiento descrito contamos con muchos otros comportamientos que heredamos a través de genoma, entre ellos los comportamientos Enfado-Ataque y Miedo-Huida radicados cada uno en un núcleo distinto de la amígdala. El primero de ellos, una vez que detecta que estamos siendo agredidos activa en nuestra corteza sensorial una indescriptible sensación de furia arrolladora que nos hace desear ir prestos a atacar a quien nos ofende. Pero si es el caso de que la agresión proviene de alguien que es muy superior a nosotros y corre serio peligro nuestra integridad corporal se desata

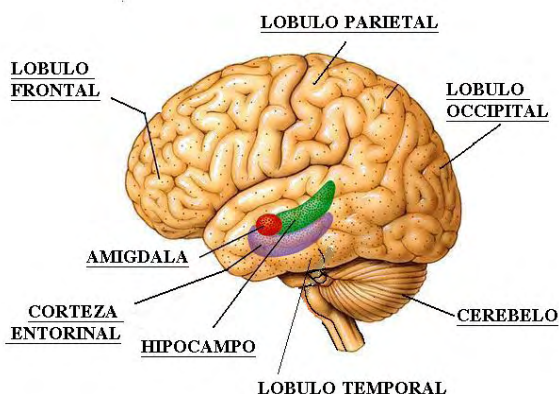


Fig. 3. Esquema del cerebro.

el comportamiento Miedo-Huida, este manda a producir en la corteza sensorial una abrumadora sensación de miedo que eriza nuestra espina dorsal y nos obliga a huir a toda prisa del lugar. Estos dos comportamientos también los heredamos a través del genoma.

Un sistema poco rentable

Ahora, lo realmente curioso del mecanismo de repuesta es el hecho de que los comportamientos innatos una vez que han detectado el estímulo señal que hace preciso que se disparen, en vez de conducir directamente al individuo al cumplimiento de la tarea de la que se ocupan (ya sea la alimentación, el ataque, el cuidado de las crías o la huida), comiencen su actuación por generar una determinada sensación o emoción. Es que teniendo en cuenta el hecho de que la selección natural siempre escoge los mecanismos y sistemas más rentables desde el punto de vista energético se hace incomprensible, por ejemplo, el que una vez detectado el descenso de glucosa en sangre el comportamiento “Nutrición” en vez de conducir al individuo directamente a comer manda a generar la sensación que identificamos como hambre. En concreto la pregunta es: ¿por qué el sistema de comportamientos que nos permite cumplir con las tareas inalienables a la vida (defensa, nutrición, instinto maternal, evacuación de residuos, mantenimiento de la temperatura corporal, huida de los peligros, integridad territorial y un largo etc.) genera en un primer momento emociones, sentimientos y sensaciones en vez de ir directamente a ocuparse de responder al estímulo que ha provocado su activación?

Un robot sin sentimientos

Solo seremos capaces de aquilatar la trascendental importancia que tiene la utilización de emociones y sensaciones por parte del sistema de respuesta si intentamos visualizar lo que sucedería si se diese el caso de que pudiese existir un sistema de respuestas (un cerebro) que no contase con la posibilidad de generar sensaciones, emociones, ni sentimientos.

Imaginemos que somos un robot y que hemos sido programados por la selección natural para que cumplamos un determinado número de tareas sin las cuales no podría existir nuestra especie. Para que nuestro mecanismo de respuestas (desprovisto de emociones, sensaciones y sentimientos) funcionara bien tendríamos que disponer de un sofisticado programa que nos permitiera decidir a que estímulos del medio respondemos primero y a que estímulos después.

Ilustrémoslo. Hace cuatro días que no comemos nada y estamos al borde del colapso total, pero de pronto aparece una chica robot de nuestra especie dándonos a entender que quiere



Fig. 4. Un perro robot.

aparearse con nosotros. En este caso el programa debería priorizar el buscar comida y después de que hallamos comido, el apareamiento. Pero sucede que en el caso de nuestra “especie” las chicas solo se quieren aparear una vez cada 12 años y la probabilidad de que encontremos a otra disponible es casi cercana a cero. En este caso el programa debería priorizar el apareamiento. Pero imaginemos que en el instante en el que nos disponemos a aparearnos con nuestras últimas fuerzas aparece un depredador infalible. En este caso el programa tendría que priorizar la huida. Pero de repente percibimos que el depredador no viene tras nosotros sino que ella (la de los dientes de titanio) también se halla presa de los influjos provocados por un chico de su especie que la ronda. Entonces el programa debe volver a priorizar el apareamiento. Pero de pronto se empiezan a mover con fuerza las ramas, lo que indica que se avecina una gran tormenta y nosotros no podemos mojarnos (somos un robot con muchos componentes eléctricos) y tenemos que ir rápidamente a guarecernos. En este caso el programa debe priorizar el regreso a la madriguera. Pero una vez que avanzamos unos metros nos llega el olor lejano de un succulento manjar (y hace cuatro días que no comemos). Entonces el programa debe priorizar el que vallamos a comer....

Lo que he querido ilustrar a través de este ejemplo es el hecho de que la diversidad de estímulos del medio que pueden estar ejerciendo su influencia a la vez sobre un determinado ser (en este caso nuestro robot) es infinita y que la posibilidad de que esos estímulos cambien o se modifiquen en el marco de unos pocos segundos es también infinita, de manera que es completamente imposible confeccionar un programa de prioridades que resulte certero a la hora de elegir que se debe hacer primero y que después. En otras palabras, jamás lograremos construir un robot capaz de “vivir” a menos que utilicemos el medio que empleó la selección natural para resolver el dilema de las prioridades.

¿Cómo resolvió este descomunal acertijo la selección natural? Es decir, ¿cómo logró desarrollar un sistema que permitiera a los animales establecer correctamente las prioridades a la hora de responder a los disímiles estímulos del medio?

Pues para ello la selección natural se inventó las sensaciones, las emociones y los sentimientos.

¿Por qué su utilización por parte del sistema de respuestas (el cerebro) resuelve el problema de las prioridades? El caso de Elliot.

Las emociones, sensaciones y sentimientos son el sistema que nos permite decidir que es lo importante en cada momento

Elliot es un paciente que estudió A. Damasio, se la había extirpado un tumor y como consecuencia quedaron seccionadas las conexiones entre el sistema límbico de su cerebro (el lugar en donde los comportamientos innatos generan las emociones) y la corteza somática (el lugar en donde son construidas las sensaciones que son nuestras emociones y sentimientos), así que Elliot había dejado de experimentar emociones. Además del hecho de que dejó de sentir miedo y furia, emociones que nos protegen por lo que quedó totalmente a merced de individuos sin escrúpulos que lo desvalijaron en poco tiempo, Elliot había perdido la capacidad para priorizar. Su inteligencia estaba intacta, se le preguntaba acerca de que debía hacer sin dilación y porque debía hacer esto primero y aquello después y sus respuestas eran absolutamente correctas, pero en la práctica era incapaz priorizar lo importante y dejar a un lado lo superfluo. En el trabajo dedicaba horas a hacer cosas como sacar punta a los lápices u ordenar los clips en vez de ocuparse de las cosas realmente importantes hasta que tuvo que ser despedido.

Con la descripción del caso de Elliot Antonio Damasio demostró al mundo científico que las emociones son la parte fundamental del mecanismo de toma de decisiones, la parte que nos permite decidir que hacer primero y que hacer después.

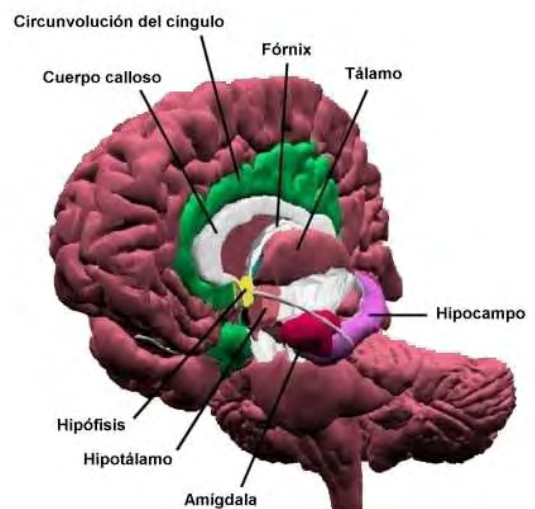


Fig.5. Sistema límbico del cerebro.

Ahora ocupémoslos del tema que estamos tratando.

¿Cómo resuelve el cerebro con emociones y sentimientos el problema de acertar a la hora de priorizar las respuestas a los estímulos del medio? ¿Cómo funciona un mecanismo de respuestas provisto del sistema de sensaciones y emociones? El parlamento.

Como describimos anteriormente disponemos de un gran número de comportamientos innatos que radican en núcleos subcorticales, tanto del sistema límbico como en el tronco cerebral. Dichos comportamientos utilizan las sensaciones, las emociones y los sentimientos para “decirnos” que debido a que se ha detectado un determinado estímulo señal es preciso hacer determinadas cosas en pos de que se cumplimente con la tarea inalienable a la vida por la que él (el comportamiento) se responsabiliza.

¿Por qué es preciso que cada uno de los comportamientos avise al resto de comportamientos mediante una sensación, emoción o sentimiento que se hace preciso que se cumplimente con la tarea inalienable a la vida por la que él se responsabiliza?

El parlamento

Cuando cualquiera de estos comportamientos se está ejecutando (por ejemplo el individuo se está apareando) este está al mando y por lo tanto controla la inmensa mayoría de los músculos del cuerpo por lo que si otro comportamiento precisa urgentemente de que se le permita ejecutarse (imaginemos que aparece repentinamente un depredador) este tiene que avisar al comportamiento que se está ejecutando (en este caso mediante la sensación de miedo) que es preciso que se inhiba (que deje de controlar el cuerpo) para que el mando del sistema músculo esquelético pueda ser asumido por el otro comportamiento (el comportamiento Miedo-Huida de la amígdala).

El genial filósofo Daniel Dennett propone que el cerebro, contrariamente a lo que hemos supuesto hasta ahora, es una especie de parlamento en el que participan los diferentes comportamientos encargados de cumplimentar las distintas tareas inalienables a la vida. A Damasio por su parte nos hizo ver que las emociones, sensaciones y sentimientos son el “lenguaje” que utilizan esos diferentes comportamientos para debatir y decidir quien de ellos es preciso que asuma el mando (en dependencia del conjunto de estímulos a los que se tiene que hacer frente) para conducir al individuo a cumplimentar con la tarea por la que él se responsabiliza.

El parlamento a su vez estaría compuesto por dos tipos de parlamentarios, el más importante “los cenadores” serían aquellos comportamientos que se responsabilizan de la integridad física del

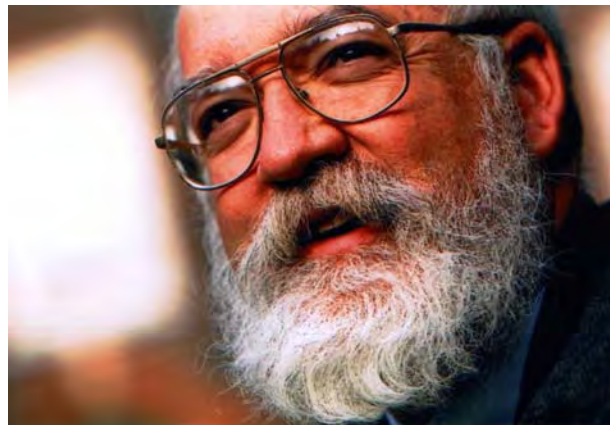


Fig. 6. Daniel C. Dennett.

individuo, nos referimos a la respuesta Enfado-Ataque y a la respuesta Miedo-Huida radicadas en la amígdala. El segundo grupo “los congresistas” estaría integrado por todos aquellos comportamientos de los cuales no depende la integridad física del individuo, por ejemplo el comportamiento de “Apareamiento”, el comportamiento que controla la temperatura corporal, el comportamiento “Nutrición”, el comportamiento “Hidratación” y un extenso grupo de ellos. Es lógico suponer que las emociones, sensaciones y sentimientos generados por los comportamientos “cenadores” tengan más peso específico a la hora de decantar la balanza en función de decidir que se hace primero, que las emociones, sensaciones y sentimientos emitidos por los programas “congresistas” ya que de los primeros depende la integridad del ser y si esta es menoscabada o se pierde por entero, todo lo demás deja de tener sentido.

Cuando un comportamiento (“Hidratación” o “Nutrición” por ejemplo) “observa” que pasa el tiempo y no se les permite ejecutarse va incrementando paulatinamente la intensidad de la señal de alarma (la sed y el hambre). Y cuando pasa la oportunidad y no se les permite cumplimentar con su tarea (se encuentra agua y no se bebe o se halla comida y no se come) castigan al individuo (al resto de los comportamientos) con una intensa sensación de malestar, culpabilidad, desasosiego y pena. Y al contrario, cada vez que el resto de comportamientos se inhibe para que uno de ellos pueda cumplimentar la tarea de la que se encarga (cuando podemos beber o comer) el comportamiento que se ha ejecutado premia al resto del individuo mandando a generar sensaciones de bienestar, satisfacción y placer al mismo tiempo que desactiva la sensación de alarma.

¿Quién se ejecuta y quien se inhibe, que se hace primero y que después?

En opinión de este autor, en dependencia de la fuerza del estímulo señal al que se enfrentan se

iría paulatinamente incrementando la fuerza y la intensidad de la sensación, emoción o sentimiento que emite el comportamiento. Por ejemplo no es lo mismo, se me está llenando la vejiga, que hace dos horas que tengo la vejiga a rebosar. El comportamiento (en este caso “Evacuación de residuos”) incrementaría la fuerza de la sensación que iría desde, creo que me están entrando ganas de hacer pis hasta la sensación que experimentamos cuando llevamos dos horas y media aguantando las ganas. Y en dependencia de la fuerza y de la intensidad de la sensación que emite cada uno de los comportamientos se activaría el mecanismo que permite inhibir al resto de comportamientos, de manera que el primero pueda asumir el control y conducir al individuo a cumplimentar con la tarea por la que se responsabiliza (ir al baño). Y este quizás es el maravilloso sistema que inventó la selección natural para permitirnos a nosotros y probablemente al resto de los animales, decidir que hacer primero y que hacer después.

Los Robot, las emociones y nosotros

Como hemos explicado las emociones, sensaciones y sentimientos son el mecanismo que al parecer se inventaron los genes, mediante la selección natural y sexual, para obligar a los animales a hacer determinadas cosas sin las cuales es imposible existir. Actualmente se habla de hacer robots cada vez más humanos (robots con emociones), robots capaces de mostrar tristeza o alegría según las circunstancias. Lo que podemos afirmar en este caso es que el día en el que alguien logre poner una verdadera emoción o sentimiento en un Robot, es decir, el día en el que un loco insensato ponga en un robot una razón propia para hacer algo, ese día, sin dudas, habrá comenzado el fin de nuestra especie.



Fig. 8. Un robot.

Un cerebro fraccionado

Hoy en día en la comunidad científica relacionada con el estudio del cerebro absolutamente nadie duda de que los diferentes comportamientos que heredamos a través del genoma se encuentran dispersos en núcleos independientes del sistema límbico y del tronco cerebral. Pero aún una gran parte de los prestigiosos especialistas en la materia se resisten a valorar la posibilidad de que el cerebro, tal y como piensa Daniel Dennet, funcione a manera de un parlamento. La razón de ello es básicamente nuestro conocimiento acerca de nosotros mismos. Es que al menos nosotros los sapiens poseemos lo que hemos denominado una sensación del Yo que nos dice que somos nosotros quienes vamos detrás de aquella chica, quienes nos sentamos en el parque a descansar, quienes nos ponemos el abrigo, quienes soñamos con un cerdo asado con leña, quienes respiramos, quienes tememos y nos preocupamos por nuestros seres queridos o quien intenta escribir este artículo. El sentimiento de autoconciencia, ese Yo omnipresente no los pone muy difícil a la hora de que podamos siquiera barajar la posibilidad de que no existe en el cerebro un centro rector que se encargue de decidir en cada momento que es lo que hacemos.

Pero sin embargo, si algo podemos afirmar en este instante gracias a Antonio Damasio es el hecho de que nuestra capacidad para priorizar respuestas depende sobre todo de nuestras emociones y que a su vez las emociones, sensaciones y sentimientos son el mecanismo que utilizan los diferentes comportamientos para obligarnos y motivarnos a cumplir con la tarea inalienable a la vida por la que se responsabilizan. A si que todo parece indicar que en nuestro cerebro no hay, aunque lo parezca, un Yo rector que decida por nosotros.

Imaginemos que somos un ente rector único que toma todas las decisiones, ¿tiene sentido que nos castigemos a nosotros mismos por no “hacer” (beber) algo para lo que estamos programados, tiene sentido que nos premiemos a nosotros mismos por hacer (comer) algo que necesitamos hacer? No tiene ningún sentido. El hecho de que experimentemos castigos y recompensas según hagamos o dejemos de hacer determinadas cosas nos está diciendo que es imposible que seamos un ente rector único, todo lo contrario, nos está sugiriendo que nuestro cerebro es un parlamento en el cual los “diputados” están obligados a castigar o a premiar al resto de los parlamentarios para que estos les permitan cumplir con su tarea.

Solo queda una gran duda al respecto de toda esta cuestión: ¿puede funcionar un cerebro sin una estructura rectora?

Quizás falten decenios de riguroso estudio de nuestro cerebro para que podamos ofrecer una

respuesta definitiva a esta cuestión, pero sin embargo podemos exponer un ejemplo sencillo y fehaciente de que si es posible que un ser vivo pueda existir sin un ente rector.

Los insectos eusociales

Muchas especies de avispas, abejas, termitas y hormigas viven formando grandes comunidades. Lo realmente curioso de los insectos eusociales es que todos los comportamientos inalienables a la vida no existen en un mismo cerebro (individuo) sino que por el contrario las tareas relacionadas con la subsistencia de la especie se hallan repartidas entre un conjunto de individuos diferentes. Por ejemplo el programa de “Apareamiento” solo existe en la reina y en los zánganos, el comportamiento “Enfado-Ataque” solo existe en los soldados, el comportamiento “Instinto maternal” solo existe en las obreras nodrizas (quienes cuidan y alimentan las larvas), el comportamiento “Búsqueda y acarreo de alimentos” solo existe en las hormigas obreras, el comportamiento “Reproducción” solo existe en las reinas. Un hormiguero o un termitero es un ser vivo en el que los diferentes comportamientos sin los cuales la especie no existiría se hallan repartidos entre un grupo de individuos diferentes los cuales no pueden vivir los unos sin los otros. Y lo que podemos destacar de los insectos eusociales es el hecho de que no se ha encontrado ningún individuo rector que decida que hay que hacer primero y que se debe hacer después.

Así que podemos pensar que si puede existir un ser vivo como los insectos eusociales en los que no existe ningún ente rector, ¿por qué no va a poder funcionar nuestro cerebro sin necesidad de una estructura directriz?

Sin embargo puede pensarse que en los seres eusociales (hormiguero) no se precisa una estructura rectora porque al existir los diferentes programas de comportamiento en individuos distintos no es preciso que uno se inhiba para que otro se haga cargo de regir el cuerpo. Y por lo tanto el ser vivo puede hacer diferentes tareas al mismo tiempo porque estas son llevadas a cabo por distintos individuos. Pero si tenemos en cuenta el hecho de que la inmensa mayoría de las tareas son llevadas a cabo por decenas y hasta cientos de individuos a la vez, que necesariamente tienen que actuar de forma coordinada, nos daremos cuenta de que es mucho más complejo el que pueda existir un ser eusocial (termitero) sin un centro directriz que el que pueda funcionar correctamente sin un ente rector un individuo en el que todos los comportamientos inalienables a la vida se hallan en el mismo cuerpo y cerebro (nosotros por ejemplo). Concluyendo, la existencia de los insectos eusociales pone de manifiesto el hecho de que es posible que existan seres vivos sin necesidad de que halla una estructura directriz que se encargue de tomar las decisiones.



Fig.9. Insectos eusociales.

Mistic River

Ahora volvamos al inicio del artículo, ¿por qué el personaje que interpreta TR en Mystic River es capaz de sentir al mismo tiempo emociones tan contradictorias como la furia, la satisfacción y la culpabilidad? Pues porque todo parece indicar que su cerebro y el de todos nosotros funciona a manera de un parlamento en el que los “cenadores” y “congresistas” utilizan las sensaciones, las emociones y los sentimientos en aras de cumplamos con las tareas por las que ellos se responsabilizan, premiándonos cuando lo hacemos y castigándonos cuando no les permitimos cumplir con su tarea. Así que un mismo estímulo o una misma respuesta a un estímulo puede ser valorada de forma diferente por distintos comportamientos. En el caso al que nos referimos es probable que la respuesta Enfado-Ataque obligó a TR a través de la sensación de furia a

que diera muerte al violador pedófilo y que luego lo premiase con la sensación de satisfacción una vez cumplimentada la tarea. Pero al mismo tiempo el comportamiento “Altruismo” que a todas luces no ve bien el que matemos a un semejante, le castigó con tal fuerza, fue tanta la culpabilidad que le hizo sentir, que TR prefirió la muerte a seguir sufriendo de esa manera. O sea, que algunas veces sentimos emociones totalmente contradictorias porque es posible que algo que hayamos hecho ha sido bien valorado por un determinado comportamiento y al mismo tiempo un comportamiento diferente ha valorado de forma negativa el mismo suceso.

En otras palabras, el hecho de que el personaje que interpreta Tin Robbins en Mystic River y cualquiera de nosotros tenga la posibilidad de experimentar al mismo tiempo emociones contradictorias, en mi opinión, podría ser una prueba de que Daniel Dennet está en lo cierto al afirmar que en nuestro cerebro no existe una estructura rectora sino que este funciona a manera de un parlamento.

REFERENCIAS

Damasio, A. 2003. *El Error de Descartes: La Emoción, la Razon y el Cerebro Humano*. Ed. Critica. Barcelona.

Información del Autor

Hernán Pérez Ramos es Lic. en Educación, especialidad Historia y Ciencias Sociales por el ISPEJV de Ciudad Habana. Ha publicado un artículo en esta misma revista. Y es autor del libro “La Huella de Mery. El Surgimiento de los Homínidos”.



NOTICIAS EVOLUTIVAS



SE CELEBRÓ EL TERCER CONGRESO DE LA SESBE, Madrid 2011

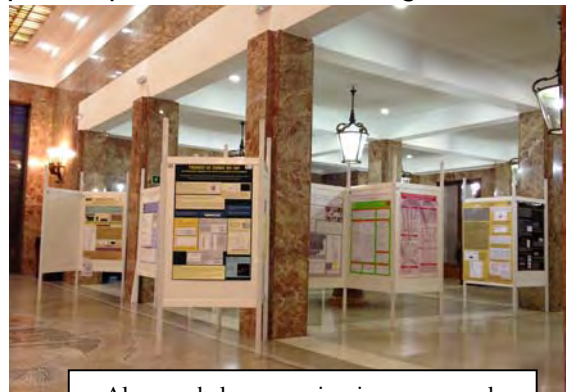


Acto de inauguración del congreso. De derecha a izquierda: *Esteban Manrique*, director del MNCN; *Rafael Rodrigo*, presidente del CSIC y *Santiago Merino*, presidente del congreso.

Hace años se hacía común el uso del término JASP, para referirse a esos jóvenes, aunque sobradamente preparados, que dejaban poco a poco de ser una minoría incipiente en la sociedad de aquel momento. Sin duda, podemos rememorar aquel eslogan publicitario para referirnos a la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE), una sociedad evidentemente joven, pero con una labor que camina con paso firme. El ejemplo más significativo de ello es el éxito cosechado en la celebración de su Tercer Congreso. En esta ocasión, se celebró en el Salón de Actos del Edificio Central del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) en Madrid entre los días 21 y 25 de Noviembre de 2010 y fue magníficamente organizado por el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) y, en particular, por la presidencia del congreso, personada en Santiago Merino, quien estuvo en

todo momento encomiablemente asistido por los miembros del comité científico y, especialmente, del comité organizador.

Como prueba de la calidad de esta edición del congreso pueden reflejarse las elevadas cifras de asistencia, con alrededor de 175 investigadores procedentes de diferentes lugares del ámbito nacional e internacional y, ante todo, la elevada calidad de las 75 comunicaciones en panel y más de 65 comunicaciones orales que fueron presentadas.



Algunas de las comunicaciones en panel.

En este sentido, habría que destacar las cinco **conferencias plenarias** ofrecidas a razón de una por día por los investigadores y divulgadores de la ciencia Jerry Coyne (1), Richard Fortey (2), Helena Cronin (3), Nick Lane (4) y José María Eirín López (5), este último conferenciante en virtud de su merecido premio como Joven Investigador en Biología Evolutiva. El primero de ellos, en su conferencia inaugural nos habló de los mecanismos de especiación, permitiéndonos cuestionarnos que debemos entender realmente por especiación en simpatria y las discrepancias que podrían surgir desde el punto de vista de la biogeografía y de la genética. Pero, ¿y si por un momento cerrásemos los ojos y buceásemos en los océanos de hace



Jerry Coyne durante la conferencia inaugural.

cientos de millones de años? Eso precisamente hicimos de la mano de Richard Fortey, quien nos explicó las maravillosas adaptaciones que presentaban esos misteriosos organismos que son los trilobites. Por su parte, Helena Cronin nos habló de lo que nos dice la teoría evolutiva sobre las diferencias sexuales y como el sexo se presenta como un factor clave a la hora de entender los intereses mostrados por mujeres y hombres desde la niñez. Por su parte, José María Eirín defendió el papel fundamental que juegan las histonas permitiendo un empaquetamiento eficiente de la fibra de ADN que facilite los diferentes procesos metabólicos de replicación, expresión, etc. Un área de investigación, que hasta fechas recientes no ha recibido el interés que merece y que, sin lugar a dudas, desvelará el papel fundamental de estas proteínas en la evolución de los organismos. Como colofón, asistimos a la charla de Nick Lane, quien nos habló del papel de las mitocondrias, esos orgánulos celulares que aumentan la eficacia energética de las células eucariotas frente a las procariotas y que parecen jugar un papel fundamental en la complejidad celular.



Richard Fortey nos habló sobre la biología de los trilobites.



Momento de la presentación de José María Eirín López, premio Joven Investigador en Biología Evolutiva.

Y si bien todas estas conferencias plenarias fueron de gran interés, no lo fueron menos las **comunicaciones** presentadas por el resto de asistentes al congreso. En lo que fue referido como un acierto organizativo por parte de algún ponente, y a lo que me sumo desde estas líneas, las comunicaciones orales se distribuyeron en diferentes sesiones con temática dispar. Esto nos permitió disfrutar en cada una de estas sesiones, de comunicaciones de disciplinas distintas, desde la paleontología a la ecología evolutiva pasando por la genética o la medicina. A título personal, y creo que no soy el único en este sentido a la vista de las conversaciones mantenidas durante el congreso, considero

que el ambiente ecléctico de cada una de las sesiones es el principio más arriesgado que caracteriza este congreso pero, a la par, estoy convencido que supone su gran virtud, ya que nos permite descubrir y profundizar de un modo atractivo en los interesantes avances que están teniendo lugar en la teoría evolutiva desde áreas no tan afines a las que uno se encuentra más familiarizado. En este sentido, aunque siempre es difícil señalar algo en concreto, resulta muy grato observar los interesantes avances realizados por algunos grupos con respecto a las presentaciones realizadas dos años atrás. Es obvio que, a la vista de las comunicaciones, ya nos encontramos plenamente asentados en la era de la genómica o que estamos dando los primeros pasos, aunque firmes, en áreas tan dispares como el estudio de la epigenética en condiciones naturales o el valor adaptativo de rasgos de personalidad patológica, por citar, claramente de manera somera, algunos de los muchos aspectos tratados en las ponencias.

Obviamente, todo este intercambio de ideas y pareceres se vio favorecido por el buen ambiente reinante que caracterizó esta última edición del congreso de la SESBE, lo que permitió constantes diálogos entre ponentes y asistentes, que de haber sido posible, en numerosas ocasiones se habrían prestado a largas e interesantes discusiones. No obstante, cuando no era posible alargar estas discusiones durante las sesiones orales por cuestiones de tiempo, siempre se podían prorrogar hasta las siguientes sesiones de



El buen ambiente caracterizó la cena de gala del congreso.

pósters donde auspicados por la templanza de una taza de café caliente, se presentaba un ambiente ideal en el que continuar con el intercambio de pareceres. Por supuesto, este ambiente amigable se hacía también extensible a las comidas diarias y, en último término, a la cena de gala del congreso que en esta ocasión nos acercó a esa pequeña "Antártida" que hay en Faunia.

Por supuesto, estas palabras no suponen más que una mera reseña de la Tercera Edición del congreso de la SESBE. No más que un punto y seguido que continuará, seguro que con gran éxito, en la Cuarta Edición que nos llevará hasta Barcelona.

REFERENCIAS

- (1). pondside.uchicago.edu/ecol-evol/people/coyne.html
- (2). www.nhm.ac.uk/research-curation/staff-directory/palaeontology/cv-5469.html
- (3). www2.lse.ac.uk/researchAndExpertise/Experts/h.cronin@lse.ac.uk
- (4). www.nick-lane.net
- (5). www.udc.es/grupos/xenomar/chromevol/EirinPapers.html

Josué Martínez de la Puente

Departamento de Ecología de Humedales,
Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC)
E-mail: jmp@ebd.csic.es



Asistentes en la salida de la sede de celebración del congreso.

CELEBRACIÓN DEL I CURSO NACIONAL DE EVOLUCIÓN

**I CURSO NACIONAL DE EVOLUCIÓN
SELECCIÓN SEXUAL**



Colección Van Birkhey
MNCN

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
28 y 29 de noviembre de 2011

ORGANIZAN
Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)
3er Congreso Nacional de Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

<http://www.sesbe.org>

COLABORAN
Ministerio de Ciencia e Innovación
International Union of Biological Sciences
Sociedad de Amigos del Museo



Los días 28 y 29 de noviembre de 2011 tuvo lugar el *Primer Curso Nacional de Evolución* en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, de Madrid. Considerando que la semana anterior, en la misma sede, había tenido lugar el Tercer Congreso Nacional de la SESBE, este curso ofrecía una oportunidad única para estudiantes y expertos de ponerse al día de los últimos avances en biología evolutiva.

El hilo conductor del curso fue la selección sexual, tema al cual ya Charles Darwin había dedicado un libro en 1871 (*"The Descent of Man and Selection in Relation to Sex"*). Pero sobre esta base, en estas dos jornadas en el museo, han tenido cabida temas tan diversos como la base evolutiva de las preferencias hacia el sexo contrario en la especie humana, la señalización química y visual en reptiles, las estrategias de las rapaces para conseguir pareja, las diferentes formas de cuidado parental, la competencia espermática en mamíferos o cómo han influido los parásitos en la evolución de la selección sexual.

Especialmente reseñable ha sido la conferencia de **Anders Pape Møller**, de la Universidad de Paris Sud-CNRS, que nos ofreció una clase magistral sobre la importancia del tamaño muestral en la correcta toma de decisiones en estudios experimentales. Møller puso de manifiesto la importancia de la capacidad de crítica en base a la estadística, para evitar sesgos en cuanto al análisis, recolección o publicación de los datos. Su preocupación nace de la tremenda influencia que tiene el poder estadístico o el tamaño del efecto entre dos variables en ciencias biológicas, especialmente en estudios comportamentales y de selección sexual.

Por este curso también pasaron investigadores de la talla de **Juan Moreno** del MNCN-CSIC, que nos habló de la exuberancia en las señales de selección sexual, explicando por qué existe tanta variabilidad en la naturaleza. **Juan José Soler**, de la Estación Experimental de Zonas Áridas-CSIC, mostró ejemplos de fenotipo extendido en aves, destacando cómo el nido puede informar sobre la calidad de la pareja. Por su parte, **Juan Carlos Senar**, del Museu de Zoologia de Barcelona, usando varias especies de aves como modelo, explicó por qué los subordinados evitan agresiones en un contexto social. Y **Juan Carranza**, de la Universidad de Córdoba, habló de la evolución del sexo y de la inversión más allá de los gametos.

Otros investigadores, como **Montserrat Gomendio**, del MNCN-CSIC, o **Adolfo Cordero** de la Universidad de Vigo, describieron ejemplos de competencia espermática en la naturaleza. **Manuel Soler**, de la Universidad de Granada, sorprendió al público con una charla sobre selección sexual en humanos. **Santiago Merino** del MNCN-CSIC, nos contó como la inmunocompetencia en relación a la carga parasitaria del individuo está comprometida por la expresión de la señal sexual. En cuanto a señales de otro tipo, por ejemplo acústicas en anuros y químicas en reptiles, tuvimos también dos charlas muy interesantes (**Rafael Márquez** del MNCN-CSIC, y **Pilar**

López del MNCN-CSIC, respectivamente). Finalmente, **Jordi Figuerola**, de la Estación Biológica de Doñana-CSIC, nos habló sobre la evolución del dimorfismo sexual en rapaces. Sobra destacar que todas estas clases lograron, exitosamente, sacar a relucir la magnitud conceptual del tema.

Por todo ello, agradecemos a los investigadores del MNCN-CSIC Pilar López y José Martín su dedicación al haber organizado y coordinado un curso completo en cuanto a lo que la selección sexual se refiere, concentrando en dos jornadas un tema tan amplio como el tratado. Adquirir nuevos e interesantes conocimientos científicos sobre un tema que en los últimos años avanza a paso de gigante, fue la tónica de un curso que esperamos que en futuras ediciones consiga, al menos, el mismo éxito que en esta primera edición.

Juan Rivero de Aguilar Cachafeiro, Elisa Pérez Badás y Rodrigo Megía Palma

Asistentes al I Curso Nacional de Evolución

Estudiantes predoctorales

Dpto. Ecología Evolutiva.

Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.



Fe de Erratas

En el número 6(2) de la revista *eVOLUCIÓN*, en el artículo “**La Paleoantropología y la historia de las ideas en relación con el origen del género *Homo* (1). Desde la Antigüedad a la Edad Moderna**” escrito por Alberto Gómez Castanedo se publicó una imagen (página 51, figura 4) con el siguiente pie: “Representación de comienzos del siglo XVI de la Cadena de Seres o *Scala Naturae* (Kunt y Kuntz 1987, citado por Gundling 2005)”. En lugar de esa referencia debería aparecer: “Representación de la Cadena de Seres o *Scala Naturae*. Del *Liber de Ascensu et Descensu Intellectus* de Ramón Llull, escrito en 1304 y publicado en 1512”. El autor quisiera agradecer a Don Felipe Gil Sotres su amable aclaración.

Alberto Gómez Castanedo

Depto. Ciencias Históricas,

Universidad de Cantabria

E- mail: agathocules@hotmail.com

NORMAS DE PUBLICACIÓN

eVOLUCIÓN es la revista electrónica de la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)** que publica artículos y notas sobre cualquier aspecto de la biología evolutiva, así como artículos de divulgación o revisión invitados, artículos de opinión, entrevistas a personalidades relevantes de la Biología Evolutiva, noticias (congresos, cursos, etc.), crítica de libros, apuntes de cómo se ve la evolución fuera del ámbito científico, etc.

eVOLUCIÓN no es una revista científica por lo que no se consideran para su publicación trabajos científicos con datos originales. La revista publica como *Artículos* textos originales que no excedan las 20 páginas impresas (aunque podrán considerarse trabajos más extensos) que traten sobre temas actuales relacionados con la evolución. El estilo debe de ser claro y conciso y la presentación atractiva incluyendo tablas y figuras abundantes. En su sección de *Notas Breves* tienen cabida textos de menor extensión (tres páginas), en los que se informe brevemente de una investigación original, de alguna técnica nueva o de algún descubrimiento interesante en cualquier rama de la Biología Evolutiva. Finalmente, la sección de *Forum* publica textos cuyo principal objetivo es facilitar la discusión y crítica constructiva sobre trabajos o temas importantes y de actualidad, así como estimular la presentación de ideas nuevas.

Los originales recibidos serán sometidos a revisión con la participación de al menos dos revisores externos especializados cuya misión será la de sugerir propuestas encaminadas a mejorar el trabajo, tanto en el fondo como en la forma. Los textos deberán ser originales. Sus autores se comprometen a no someterlos a publicación en otro lugar, adquiriendo la SESBE, como editora de los mismos, todos los derechos de publicación sobre ellos.

Los **trabajos** deberán ir escritos en castellano a doble espacio, con márgenes de 3 cm. y deberán incluir en este orden: Página de título (que incluya el título, los nombres completos de los autores y la dirección de cada uno de ellos), Resumen con Palabras Clave (incluyendo una versión en inglés), Texto, Agradecimientos y Referencias bibliográficas. Las Tablas, Figuras, Apéndices y Pies de Figuras irán, en su caso, al final en hojas separadas. No se aceptarán notas a pie de página. Todas las páginas deberán ir numeradas (esquina superior derecha).

En el texto las referencias se ordenarán por orden cronológico: Darwin *et al.* (1856), Darwin y Lamarck (1857) o al final de la frase (Darwin *et al.* 1856; Darwin y Lamarck 1857).

La **lista de referencias** bibliográficas se encabezará con el epígrafe "Referencias". Los trabajos se ordenarán alfabéticamente y para cada autor en orden cronológico (el más reciente el último). Los nombres de las revistas irán en cursiva y se abreviarán. Se incluyen a continuación algunos ejemplos.

Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.

García-Dorado, A., López-Fanjul, C. y Caballero, A. 1999. Properties of spontaneous mutation affecting quantitative traits. *Genet. Res.* 74: 341-350.

Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. y Napier, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai gorge. *Nature* 209: 1279-1281.

Hamilton, W.D., Axelrod, R. y Tanese, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 3566-3573.

Moreno, J. 1990. Historia de las teorías evolutivas. Pp. 27-43. En: Soler, M. (ed.), *Evolución. La Base de la Biología*. Proyecto Sur, Granada.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* John Murray, London.

Las **figuras y tablas** deberán ir acompañadas, en hoja aparte, por los pies correspondientes. Se pueden incluir también fotografías en blanco y negro o color de buena calidad, en cuyo caso se indicarán los autores de las mismas. Las fotografías se enviarán como archivos de imagen independientes, en formato TIFF, JPG o BMP con una resolución mínima de 300 pp. No se aceptan figuras insertadas en archivos de texto.

Al final del texto se incluirá un breve apartado sobre **Información de los autores**.- un párrafo de como máximo 100 palabras (150 para 2 o más autores) describiendo brevemente los detalles e intereses científicos de los autores. Este texto no sustituye a los agradecimientos, sino que pretende ofrecer información adicional a los lectores sobre la actividad y objetivos de los responsables del trabajo.

Una copia del manuscrito en soporte informático (preferentemente archivos de Word para Windows), deberá remitirse a los editores por correo electrónico:

José Martín Rueda y Pilar López Martínez

e-mail: jose.martin@mncn.csic.es

pilar.lopez@mncn.csic.es

EVOLUCIÓN

© 2012



ISSN 1989-046X