

EVOLUCIÓN

La base de la Biología

Manuel Soler, Editor

© Los autores

© Proyecto Sur de Ediciones, S.L.

I.S.B.N.: 84-8254-139-0

Dep. Legal: GR-1454/2002

Diseño Portada: David Nesbitt

Diseño e Impresión: Proyecto Sur de Ediciones, S.L.

Telf.-Fax: 958 55 03 81

editorial@proyectosur.es

Queda rigurosamente prohibida la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, ya sea mecánico, electrónico, fotocopia u otros métodos, sin la autorización previa y por escrito del editor y bajo las sanciones establecidas en las leyes.

A María Teresa Ortiz Vázquez

In memoriam

Muchas gracias por todo. Muchas gracias por tanto.

Viviré con tu recuerdo.

MANUEL SOLER, *Editor*

Índice

PREFACIO	13	CAPÍTULO 5:	75
PRÓLOGO , por <i>Francisco J. Ayala</i>	17	¿A qué nivel actúa la selección natural?	
CAPÍTULO 1:		por <i>Manuel Soler</i>	75
La evolución y la biología evolutiva,		Introducción	75
por <i>Manuel Soler</i>	21	Perspectiva histórica	75
La evolución y la ciencia	21	<i>Selección a nivel de grupo, de especies o de clados</i>	75
¿Qué es la evolución?	22	<i>Selección a nivel de genes</i>	76
Importancia de la evolución	22	Dos conceptos básicos: interactivo y replicador	76
Estructura de la biología evolutiva	23	<i>Jerarquía de interactores y replicadores</i>	77
Agradecimientos	25	Situación actual	78
BIBLIOGRAFÍA	25	<i>Teoría de la selección multinivel</i>	79
LECTURAS RECOMENDADAS	25	Planteamientos para el futuro	80
CAPÍTULO 2:		Agradecimientos	81
Historia de las teorías evolutivas,		BIBLIOGRAFÍA	81
por <i>Juan Moreno</i>	27	LECTURAS RECOMENDADAS	82
Teorías sobre orígenes de la vida antes de la Ilustración	27	CAPÍTULO 6:	
La Ilustración	28	Fundamentos de genética de poblaciones,	
La evolución antes de Darwin	30	por <i>Josefa Cabrero y Juan Pedro M. Camacho</i>	83
Darwin	34	Introducción	83
Darwin relegado y recuperado	36	Genes, individuos y poblaciones	83
Desarrollos recientes	39	Concepto de población	83
Agradecimientos	41	Equilibrio Hardy-Weinberg	84
BIBLIOGRAFÍA	41	<i>Equilibrio Hardy-Weinberg para alelos múltiples</i>	84
LECTURAS RECOMENDADAS	43	<i>Equilibrio Hardy-Weinberg para un gen ligado al sexo</i>	85
CAPÍTULO 3:		<i>Equilibrio para dos loci</i>	86
Interés del estudio de la evolución,		Cambio en las frecuencias alélicas y genotípicas	87
por <i>Juan Pedro M. Camacho</i>	45	<i>La migración (flujo génico)</i>	88
Introducción	45	<i>La mutación</i>	88
¿Cómo se estudia la evolución?	45	<i>La selección</i>	89
Contribuciones del estudio de la evolución	45	<i>Deriva genética</i>	97
<i>Contribuciones a la biología</i>	46	<i>Consanguinidad</i>	101
<i>Contribuciones sociales</i>	49	Variabilidad genética	106
Desafíos futuros	54	<i>Tasas de mutación</i>	107
Conclusión	54	<i>Mutaciones inducidas y agentes mutagénicos</i>	107
BIBLIOGRAFÍA	54	<i>Carácter preadaptativo de la mutación</i>	108
LECTURAS RECOMENDADAS	55	<i>Tipos de mutaciones génicas y sistemas de reparación</i>	108
CAPÍTULO 4:		<i>Mutaciones cromosómicas</i>	109
Evidencias a favor de la evolución,		<i>Cuantificación de la variabilidad genética</i>	116
por <i>Carmen Zamora-Muñoz</i>	57	Agradecimientos	119
Introducción	57	Apéndices	119
Pruebas de la mutabilidad de las especies	58	BIBLIOGRAFÍA	126
<i>Aportadas por la Paleontología</i>	58	LECTURAS RECOMENDADAS	126
<i>Aportadas por la Biogeografía</i>	63	CAPÍTULO 7:	
Pruebas del origen común entre las especies	65	Selección natural y adaptación,	
<i>Homologías morfológicas</i>	66	por <i>Juan José Soler</i>	127
Homologías moleculares	68	Introducción	127
Pruebas de la actuación de la selección natural	68	Selección natural y selección sexual	128
<i>Selección artificial y “creación” de especies</i>	68	Selección natural	129
<i>Observaciones directas de evolución en poblaciones</i>		<i>Condiciones para que actúe la selección natural</i>	129
<i>naturales</i>	69	<i>Bases de la selección natural</i>	129
Agradecimientos	72	<i>Efectos de los procesos de selección</i>	137
BIBLIOGRAFÍA	72	<i>Métodos para la detección y estudio de la selección natural</i>	142
LECTURAS RECOMENDADAS	73	Presiones selectivas: Causas de los procesos de selección	147
		natural	148
		<i>Factores abióticos</i>	148
		<i>Factores bióticos</i>	148

Adaptación	148	<i>El equilibrio de Fisher en la inversión en crías macho y hembra</i>	205
<i>Métodos para la detección y el estudio de adaptaciones</i>	148	<i>Asignación de recursos a las funciones masculina y femenina</i>	205
<i>Adaptaciones y presiones selectivas</i>	152	<i>Sexo de las crías en función de las condiciones de la madre</i> ..	206
Agradecimientos	156	<i>Integrar Trivers-Willard con Fisher: niveles individual y poblacional en la asignación de inversión en función del sexo de la cría</i>	208
BIBLIOGRAFÍA	156	<i>Sexo de las crías dentro de camadas</i>	209
LECTURAS RECOMENDADAS	157	BIBLIOGRAFÍA	210
CAPÍTULO 8:		LECTURAS RECOMENDADAS	212
La evolución de estrategias vitales,		CAPÍTULO 11:	
por <i>Juan Moreno Klemming</i>		La evolución de las señales de estatus social,	
159		por <i>Juan Carlos Senar</i>	
¿Qué son las estrategias vitales?		213	
Los modelos de optimización de estrategias vitales		Introducción	
159		213	
El coste de la reproducción		La correlación entre la dominancia y el tamaño de las señales de estatus	
160		214	
El compromiso entre número y calidad de descendientes		¿Señalización de estatus o simple correlación?	
167		214	
La evolución de la edad de maduración reproductiva		<i>Manipulación del plumaje y cambios en la dominancia</i>	
168		214	
La evolución del envejecimiento		<i>Utilización de modelos</i>	
170		215	
Estudios comparativos de estrategias vitales		Estabilidad evolutiva de los sistemas de señalización de estatus.	
172		<i>La hipótesis del receptor escéptico</i>	
Conclusiones y perspectivas		217	
173		<i>La hipótesis del control social</i>	
Agradecimientos		217	
173		<i>Hipótesis de la predación diferencial</i>	
BIBLIOGRAFÍA		218	
174		<i>Hipótesis sobre el coste de mantenimiento y producción</i>	
LECTURAS RECOMENDADAS		218	
176		<i>Estrategias evolutivamente estables mixtas</i>	
CAPÍTULO 9:		Recapitulando	
La evolución del sexo,		218	
por <i>Juan Carranza Almansa</i>		BIBLIOGRAFÍA	
177		219	
Reproducción		LECTURAS RECOMENDADAS	
177		220	
Origen del sexo		CAPÍTULO 12:	
177		Coevolución,	
Evolución de la anisogamia		por <i>Manuel Soler</i>	
179		221	
El coste del sexo		Introducción	
179		221	
Cuidado biparental y el coste del sexo		Definición de coevolución e importancia de los procesos coevolutivos	
180		222	
La proporción de sexos		Tipos de interrelaciones entre especies	
180		224	
Dos tipos de problemas en la evolución del sexo: origen y mantenimiento		<i>Competición</i>	
181		224	
Ideas sobre los beneficios del sexo		<i>Explotación</i>	
181		224	
Teorías mutacionales		<i>Mutualismo</i>	
182		225	
Teorías ambientales		Tipos de modelos coevolutivos y evidencia de la existencia de coevolución	
184		225	
<i>La selección sexual favoreciendo "buenos genes" y el mantenimiento del sexo</i>		Co-especiación y cladogénesis paralela	
185		226	
<i>Selección de grupo y selección individual en el problema del sexo</i>		<i>Coevolución gen a gen</i>	
186		226	
<i>La estabilidad evolutiva del sexo</i>		<i>Carrera de armamentos coevolutiva</i>	
186		226	
¿Es el sexo un camino evolutivo irreversible?		<i>Alternancia coevolutiva</i>	
187		228	
Distribución del sexo y la asexualidad		<i>Desplazamiento del carácter competitivo</i>	
187		229	
Apéndice: estrategias reproductivas básicas		<i>Invasión, coevolución y vuelta a empezar</i>	
189		229	
BIBLIOGRAFÍA		<i>Mimetismo Batesiano y mimetismo de Müller</i>	
190		230	
LECTURAS RECOMENDADAS		<i>Expansión de las relaciones mutualistas creando nuevas especies</i>	
191		231	
CAPÍTULO 10:		<i>Coevolución diversificadora</i>	
La evolución del cuidado parental,		231	
por <i>Juan Carranza Almansa</i>		<i>Coevolución de escape y radiación</i>	
193		233	
Introducción		<i>Conclusiones y futuro de los estudios sobre coevolución</i>	
193		233	
Definiciones		Agradecimientos	
194		233	
<i>Cuidado, gasto e inversión parental</i>		BIBLIOGRAFÍA	
194		233	
<i>Cuidado parental hacia individuos o colectivos</i>		LECTURAS RECOMENDADAS	
194		234	
Conflicto sexual		CAPÍTULO 13:	
194		Selección sexual,	
Selección sexual y cuidado parental		por <i>Manuel Martín-Vivaldi y Josefa Cabrero</i>	
197		235	
Tamaño frente a número de crías		Introducción	
198		235	
Variaciones con la edad de los padres: inversión parental terminal			
200			
Valor reproductivo, edad de las crías, reducción de pollada/camada			
201			
Conflicto paterno-filial			
202			
Cuidado parental en función del sexo de la cría			
205			

Fósiles y fosilización	323	Apéndices	385
La especiación desde la perspectiva del registro fósil	324	BIBLIOGRAFÍA	386
Tría de especies	328	LECTURAS RECOMENDADAS	387
Tipos y tasas de cambio morfológico. Fósiles vivos	329		
Heterocronías	330	CAPÍTULO 22:	
El origen de los taxones superiores	333	Tratamiento de las enfermedades y evolución,	
Análisis de la diversidad	334	por <i>Juan José Soler</i>	389
Análisis de clados	339	Introducción	389
Interacción de clados	340	Enfermedades infecciosas	390
Estabilidad coordinada	341	<i>Enfermedades infecciosas, síntomas y la evolución de defen-</i>	
Extinciones	341	<i>sas frente a patógenos</i>	390
<i>Tipos de Extinción. Extinción de fondo/extinción en masa</i>	343	<i>Sistema patógeno-hospedador. Consecuencias evolutivas del</i>	
<i>Reconocimiento de las extinciones en masa</i>	344	<i>uso indiscriminado de antibióticos</i>	393
<i>Selectividad de las extinciones</i>	346	Enfermedades genéticas	395
<i>Causas de las extinciones en masa</i>	347	<i>Anemia drepanocítica o falciforme y su relación con la mala-</i>	
<i>Algunos ejemplos de extinciones en masa</i>	348	<i>ria</i>	395
Tras las extinciones en masa	349	<i>La miopía</i>	396
BIBLIOGRAFÍA	351	Enfermedades degenerativas no infecciosas relacionadas con pro-	
LECTURAS RECOMENDADAS	353	cesos de envejecimiento	397
CAPÍTULO 20:		<i>Hipótesis evolutivas sobre el envejecimiento</i>	398
Pautas y procesos de evolución en el linaje humano,		<i>¿Qué puede aportar la biología evolutiva a la solución de</i>	
por <i>Antonio Rosas</i>	355	<i>enfermedades relacionadas con el envejecimiento?</i>	400
Introducción	355	El cáncer	401
¿Qué es un homínido?	356	Consideraciones finales	403
Origen y diversidad de los homínidos	357	Agradecimientos	403
<i>Los primeros homínidos</i>	358	BIBLIOGRAFÍA	403
<i>El antepasado común Homo/Pan y el origen de la locomoción</i>		LECTURAS RECOMENDADAS	405
<i>bípeda</i>	359		
<i>El género Australopithecus</i>	360	CAPÍTULO 23:	
<i>Las formas robustas: ¿monofilia o convergencia?</i>	361	La evolución y la conservación de la biodiversidad,	
<i>El género Homo y los problemas de las filogenias morfológicas .</i>	363	por <i>Juan Gabriel Martínez</i>	407
<i>Problemas en la reconstrucción filogenética de los homínidos</i>	364	Concepto de biodiversidad	407
<i>Homo ergaster</i> y la transformación del ciclo biológico de los		Principales procesos evolutivos responsables de la diversidad	
homínidos	365	biológica	408
<i>Evolución del ciclo biológico</i>	365	Principales procesos responsables de la pérdida de biodiversidad	410
<i>¿Heterocronía humana?</i>	367	Consideraciones evolutivas en la conservación de poblaciones y	
El origen de <i>Homo sapiens</i> y los éxodos africanos de la humani-		especies	412
dad	367	Consideraciones evolutivas en la gestión del hábitat	414
<i>Dos modelos opuestos</i>	368	Regulación de la explotación de animales y plantas	412
Una nota final	370	Medidas de conservación <i>ex situ</i>	415
Agradecimientos	370	BIBLIOGRAFÍA	416
BIBLIOGRAFÍA	370	LECTURAS RECOMENDADAS	416
LECTURAS RECOMENDADAS	372		
CAPÍTULO 21:		CAPÍTULO 24:	
Consideraciones evolutivas en la gestión de especies		Genética cuantitativa aplicada a los estudios evolutivos en	
cinéticas,		poblaciones naturales,	
por <i>Juan Carranza</i> y <i>Juan Gabriel Martínez</i>	373	por <i>Mauro Santos</i>	417
La caza y las especies cinéticas	373	Introducción	417
Cuáles son las especies de caza	373	Diferencial de selección y respuesta	417
Explotación y gestión de las especies cinéticas	374	Estimación de varianzas y covarianzas genéticas	419
<i>Manejo del ecosistema</i>	374	<i>Teoría básica</i>	419
<i>Gestión y explotación de las poblaciones</i>	375	<i>Limitaciones prácticas en poblaciones naturales y posibles</i>	
La gestión cinética y sus efectos sobre los parámetros		<i>alternativas</i>	420
poblacionales relevantes desde el punto de vista evolutivo	378	<i>Comparación entre los estudios de campo y de laboratorio:</i>	
<i>Variabilidad genética</i>	378	<i>Drosophila como organismo tipo</i>	421
<i>Consanguinidad</i>	380	Selección sexual sobre tamaño corporal en <i>Drosophila</i> : ¿Apa-	
<i>Flujo génico y estructura poblacional</i>	381	rente o real?	422
Modificaciones comportamentales con efectos evolutivos	381	Conclusiones	424
Introducción de individuos	382	Agradecimientos	424
Selección artificial sobre las especies de caza	383	Apéndice	425
La gestión evolutivamente adecuada de las especies cinéticas.	384	BIBLIOGRAFÍA	426
		LECTURAS RECOMENDADAS	426

CAPÍTULO 25:		Dinámica de poblaciones	457
La mutación espontánea: causa de deterioro y fuente de adaptabilidad de las poblaciones,		Agradecimientos	460
por <i>Aurora García-Dorado, Armando Caballero y Carlos López-Fanjul</i>		BIBLIOGRAFÍA	460
	427	LECTURAS RECOMENDADAS	461
Introducción	427	CAPÍTULO 28:	
La mutación deletérea	727	Selección sexual versus selección natural: el ejemplo de la cola de la golondrina,	
<i>Métodos de estudio de la mutación deletérea</i>	428	por <i>José Javier Cuervo</i>	
<i>Estimas de la tasa y efecto de la mutación deletérea</i>	430	463	
Grado de expresión de los efectos mutacionales deletéreos en heterocigosis	431	Introducción	463
Propiedades mutacionales de los caracteres cuantitativos	432	La especie objeto de estudio	463
<i>Parámetros mutacionales</i>	432	Breves nociones de aerodinámica	463
<i>Propiedades individuales de las mutaciones</i>	433	La importancia de la selección sexual en la morfología de la cola ...	465
<i>Interacción "genotipo × medio" mutacional</i>	433	La función aerodinámica de las rectrices externas	465
Mutación y conservación	434	¿Cómo comprobar la función de las rectrices externas?	465
<i>Efectos de la mutación sobre el riesgo de extinción</i>	434	Conclusiones	468
<i>La mutación en los programas de conservación</i>	435	Agradecimientos	468
BIBLIOGRAFÍA	437	BIBLIOGRAFÍA	469
LECTURAS RECOMENDADAS	438	LECTURAS RECOMENDADAS	469
CAPÍTULO 26:		CAPÍTULO 29:	
Evolución en poblaciones experimentales de virus de RNA,		Evolución de estrategias antidepredatorias en reptiles,	
por <i>Santiago F. Elena</i>		por <i>José Martín</i>	
	439	471	
Introducción: los virus de RNA como modelo experimental para comprobar teorías evolutivas	439	El riesgo de depredación como fuerza selectiva	471
Una aproximación experimental a la evolución viral	441	Estrategias antidepredatorias en reptiles	471
<i>Determinación de la eficacia biológica de un clon viral: experimentos de competencia</i>	441	<i>Decisiones sobre cuándo iniciar la huida</i>	471
<i>Consideraciones dinámicas</i>	442	<i>Señales dirigidas a los depredadores</i>	474
Algunos resultados experimentales de evolución viral	442	<i>Pérdida de la cola (Autotomía)</i>	475
<i>Deriva genética y acumulación de mutaciones deletéreas: el trinquete de Müller</i>	442	Agradecimientos	477
<i>Dinámicas de adaptación y diversificación durante experimentos de evolución a largo plazo</i>	444	BIBLIOGRAFÍA	477
<i>Adaptación a hospedadores celulares cambiantes</i>	445	LECTURAS RECOMENDADAS	478
<i>Adaptación a fármacos antivirales: el coste de la adaptación</i>	447	CAPÍTULO 30:	
<i>Competencia entre variantes virales</i>	447	El críalo, una especie de ave parásita de cría, rompe huevos de la urraca, su especie hospedadora: ¿se trata de una adaptación o simplemente de un accidente?,	
Conclusiones	449	por <i>Manuel Soler</i>	
<i>Adaptación por selección natural</i>	449	479	
<i>Cambio ambiental y evolución adaptativa</i>	449	Introducción	479
<i>Las dianas fenotípicas de la selección natural y las bases moleculares de la adaptación</i>	449	Destrucción de huevos de urraca por parte de los críalos	480
<i>La especificidad de la adaptación con respecto a las condiciones ambientales</i>	449	Evidencia a favor de que picar huevos es una adaptación	481
<i>¿Cómo de reproducible es la adaptación viral? Paralelismo y divergencia entre réplicas experimentales</i>	450	<i>Evidencia observacional</i>	481
Agradecimientos	450	<i>Evidencia experimental</i>	481
BIBLIOGRAFÍA	450	Resultados que no apoyan la hipótesis de que picar huevos es una adaptación	482
LECTURAS RECOMENDADAS	451	Evidencia de que picar huevos no es una adaptación	482
CAPÍTULO 27:		¿Una adaptación o un accidente?	482
Evolución de cromosomas parásitos,		<i>Diseño experimental y predicciones</i>	483
por <i>Juan Pedro M. Camacho</i>		<i>Resultados</i>	484
	453	Discusión	485
Introducción: los elementos genéticos egoístas y el conflicto genético	453	Agradecimientos	485
Cromosomas B: definición y naturaleza	454	BIBLIOGRAFÍA	486
Origen	455	LECTURAS RECOMENDADAS	486
Evolución molecular	455	CAPÍTULO 31:	
Frecuencia	456	Evolución de la interacción parásito-hospedador,	
Efectos	456	por <i>Santiago Merino</i>	
Transmisión	457	487	
		Introducción	487
		¿Virulencia o benevolencia?	488
		<i>Transmisión parasitaria</i>	490
		<i>Competencia</i>	491
		Sexo y parasitismo	491
		Sociabilidad y parasitismo	492

Conducta y parasitismo	493	Historia natural del grupo	528
Agradecimientos	494	Metodología	528
BIBLIOGRAFÍA	494	Origen y radiación temprana de las algas coralinas	528
LECTURAS RECOMENDADAS	496	Diversificación de las algas coralinas	529
CAPÍTULO 32:		Extinción	531
Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de los Odonatos,		Apariciones	533
por <i>Adolfo Cordero Rivera</i>		Herbivoría	533
497		Agradecimientos	533
Introducción: El comportamiento reproductor en Odonata	497	BIBLIOGRAFÍA	533
Selección sexual precópula: conseguir pareja	499	LECTURAS RECOMENDADAS	534
Selección sexual precópula: duración del tándem precopulatorio	502	CAPÍTULO 35:	
Significado adaptativo de la duración de la cópula: selección natural <i>versus</i> sexual	502	Origen y evolución de los ejes corporales y la simetría bilateral en animales,	
<i>Mecanismos de competencia espermática</i>	503	por <i>Jaume Baguña, Iñaki Ruiz-Trillo, Jordi Paps y Marta Riutort</i>	
<i>Mecanismos de elección femenina críptica</i>	504	535	
Selección sexual postcópula	506	El problema básico: cómo a partir de organismos con simetría radial y un eje corporal derivaron los organismos con simetría bilateral y dos ejes corporales	
Conclusiones	506	535	
Agradecimientos	506	La especificación de los ejes anteroposteriores (AP), dorsoventral (DV) y de la simetría bilateral durante el desarrollo embrionario en los bilaterales	
BIBLIOGRAFÍA	506	536	
LECTURAS RECOMENDADAS	508	Relaciones entre segmentación inicial, gastrulación y el eje Oral-Aboral (O/AB) en diploblásticos	
CAPÍTULO 33:		537	
Historia evolutiva temprana de las aves,		El origen del mesodermo en bilaterales	
por <i>José L. Sanz</i>		538	
509		La transición diploblásticos-triploblásticos y los ejes O/AB, AP y DV. Hipótesis	
Introducción	509	538	
Metodología	510	La aproximación genético-molecular al origen de los bilaterales. Patrones de expresión de genes AP y DV en bilaterales y en diploblásticos	
<i>Reconstrucción filogenética</i>	510	539	
<i>Morfología funcional</i>	512	Una reevaluación de las hipótesis sobre el origen de los bilaterales. Genes, ejes, mesodermo y simetría bilateral	
Filogenia de las aves primitivas	512	543	
Origen y desarrollo de vuelo	516	La necesidad de una sólida filogenia previa de los bilaterales. Estado actual	
<i>Introducción</i>	516	543	
El origen del vuelo	516	Estrategias futuras	
Capacidad voladora de <i>Archaeopteryx</i>	518	546	
El vuelo moderno	519	BIBLIOGRAFÍA	
BIBLIOGRAFÍA	523	547	
LECTURAS RECOMENDADAS	525	LECTURAS RECOMENDADAS	
CAPÍTULO 34:		548	
La diversificación de las algas rojas inarticuladas (Corallinales, Rhodophyta),		GLOSARIO	
por <i>Julio Aguirre, Juan C. Braga y Robert Riding</i>		549	
527		ÍNDICE ANALÍTICO	
Introducción	527	553	

PREFACIO

El título de este libro está basado en un hecho: la evolución es la base de la biología. “Nada tiene sentido en biología excepto bajo el prisma de la evolución”. Esta frase del eminente evolucionista Theodosius Dobzhansky es, seguramente, una de las más citadas en las ciencias biológicas. Esta afirmación es aceptada en el ámbito mundial y España no es una excepción, los biólogos españoles son conscientes de la importancia de la evolución. Citas como la mencionada del profesor Dobzhansky u otras parecidas, como por ejemplo: “La teoría de la evolución ha sido la principal idea unificadora de la biología” (J. Maynard Smith), o, “Ninguna otra idea en biología es tan poderosa científicamente ni tan estimulante intelectualmente como la evolución” (M. Ridley), son resaltadas muy frecuentemente en conferencias y en las memorias que los profesores de universidad españoles preparamos cuando pretendemos acceder a una plaza de profesor titular o de catedrático de universidad. Sin embargo, a nivel académico, la importancia que se le da a la evolución es prácticamente nula, hay muy pocas universidades que estén impartiendo una asignatura de evolución, y en los pocos casos donde se hace, frecuentemente se presentan programas muy sesgados hacia alguna especialidad concreta. Esta es la gran contradicción de la biología española, mientras que en las universidades de la mayor parte de los países civilizados, la evolución domina de una forma aplastante los planes de estudio de biología, en nuestro país (y algún otro del ámbito mediterráneo), no se tiene prácticamente en cuenta a la hora de diseñarlos. La tradición evolutiva de la biología española es tan escasa, que ni siquiera se traducen los libros más clásicos y famosos, los que ya han sido traducidos a multitud de idiomas (por ejemplo el de Douglas J. Futuyma (“Evolutionary Biology”).

En lo que respecta a la investigación evolutiva en España, se puede observar otra contradicción, ya que, aunque no demasiados, sí hay grupos españoles que están publicando trabajos en las revistas evolutivas más prestigiosas. Estos grupos españoles trabajan en campos tan diversos como la biología molecular, ecología y biología evolutiva, genética, paleontología, antropología, etc. Estos investigadores que han conseguido alcanzar un buen nivel de calidad reconocida internacionalmente, han obtenido los conocimientos evolutivos necesarios gracias a la consulta de los textos científicos publicados en inglés. Sin embargo, se podrían mencionar dos hitos importantes que han marcado la trayectoria de la evolución en España durante las tres últimas décadas, el primero fue la publicación, en 1974, del libro “La evolución” (Biblioteca de Autores Cristianos, de la Editorial Católica, S.A.), editado por tres paleontólogos y antropólogos españoles: Miguel Crusafont, Bermudo Melendez y Emiliano de Aguirre. Este libro tuvo una destacada repercusión en los campos de la antropología y paleontología, aunque no tanto en el de la biología. Los biólogos quizás estuvimos más influidos por el otro hecho destacable que fue la traducción de algunos libros del profesor Francisco J. Ayala, que constituyeron las primeras lecturas evolutivas de muchos de los que actualmente nos interesamos por estos temas.

Las dos contradicciones a las que me he referido: que la evolución es la gran olvidada de la biología española, y que existen investigadores españoles que están trabajando sobre temas evolutivos al más alto nivel, son los motivos que me decidieron a abordar el proyecto de preparar este libro. Era un libro necesario para llenar una laguna importante y en España existían las personas capacitadas para llevar a cabo ese proyecto. El objetivo es muy simple pero también, al mismo tiempo, muy ambicioso: me sentiría completamente satisfecho si con este libro se contribuyera a aumentar el interés por la evolución en España. Esto, posteriormente, posibilitaría el dar a la teoría evolutiva la importancia que se merece y que tiene en otros países científicamente más avanzados, lo cual implicaría promover la impartición de asignaturas como “evolución” o “biología evolutiva” en la universidad española, promover, igualmente, la creación de departamentos de evolución e invertir más en investigación en biología evolutiva.

El presente libro se puede considerar formado por tres grupos de capítulos, aunque no se ha hecho ninguna separación entre ellos. En el primero, el más amplio (20 capítulos), se aborda el estudio de los temas que podrían constituir un curso de evolución. En los cuatro primeros, a modo de introducción, se hace un repaso histórico riguroso de la historia de las teorías evolutivas (Capítulo 2), se destacan las razones que justifican el interés por el estudio de la evolución (Capítulo 3) y las principales evidencias a favor de la evolución (Capítulo 4). El Capítulo 5 se dedica a un tema polémico pero de gran importancia, en él se realiza una revisión sobre los niveles a los que actúa la selección natural. La genética cuantitativa, una de las disciplinas que más han contribuido al avance de la biología evolutiva durante el siglo XX, se estudia en el Capítulo 6, dedicando el Capítulo 7 a la selección natural, el principal mecanismo de actuación de la evolución. Los siguientes capítulos, desde el 8 hasta el 16, se dedican al estudio de las causas de la evolución abarcando temas tan interesantes como las estrategias vitales, la evolución del sexo y el cuidado parental, la selección sexual, los sistemas de apareamiento, etc. Temas como la biodiversidad, los métodos de clasificación, la filogenia y los mecanismos de especiación, se estudian en los temas 17 y 18. Esta primera parte se completa con el estudio de los aspectos históricos de la evolución, a la macroevolución se le dedica un amplio capítulo (el 19) y se le presta especial atención a la evolución humana dedicándole un capítulo aparte, el número 20.

En el segundo grupo de capítulos, se incluyen tres que están dedicados a lo que podríamos denominar “evolución aplicada”. En estos capítulos se destaca la importancia de tener en cuenta la evolución a la hora de gestionar los cotos y las fincas dedicadas a la explotación de las especies cinegéticas (Capítulo 21), de diseñar tratamientos más eficaces contra enfermedades e infecciones (Capítulo 22), y de promover planes y estrategias de conservación de la biodiversidad (Capítulo 23).

El tercer grupo de capítulos, está constituido por un total de 12 que podríamos englobar bajo el título de “estudios tipo”. Se trata de capítulos en los que los autores hacen una revisión de un tema evolutivo interesante del que han publicado artículos en revistas científicas de elevado prestigio internacional. Estas revisiones permiten hacer llegar a un público más amplio unos estudios llevados a cabo por investigadores españoles, que fueron publicados en revistas internacionales especializadas, y, por tanto, no asequibles a potenciales lectores interesados pero que no sean expertos en el tema.

Tras esta breve descripción del contenido del libro, a continuación, quisiera especificar algunas consideraciones importantes. En primer lugar, destacar que se ha pretendido que se utilice un lenguaje claro y asequible incluso para aquellas personas no expertas en el tema. Para facilitar la comprensión también se ha incluido un glosario al final del libro en el que se definen muchos de los términos especializados utilizados. Además, se ha intentado que cada capítulo sea comprensible por sí mismo, se ha preferido aceptar un cierto solapamiento (por ejemplo,

entre los capítulos 6 y 7, o entre los números 9, 10 y 13) con el fin de conseguirlo, de esta forma no se obliga al lector interesado en un tema concreto a leer previamente los capítulos anteriores. Por otro lado, también habría que explicar el hecho, poco frecuente, de incluir en cada capítulo abundantes referencias bibliográficas (como si se tratase de un artículo en una revista científica especializada) que después se recogen completas al final. Son varios los motivos que se podrían destacar, por un lado, facilitar al lector novel interesado en alguno de los capítulos, el acceso a la bibliografía especializada propia del tema; y por otro, puesto que los capítulos han sido escritos con un nivel más que suficiente para que también sean utilizados por expertos en los temas, se han incluido las referencias bibliográficas por los mismos motivos que se utilizan en la literatura científica en general. Esto es, primero, reconocer públicamente el mérito a los autores que publicaron esos datos o emitieron la idea que se analiza, y segundo, dar referencia de la fuente de la que se obtienen los datos utilizados o los argumentos esgrimidos, ya que la identidad del autor y la revista o libro en que fue publicado el trabajo dará una idea al experto en el tema sobre la fiabilidad de dicha fuente.

Este libro se ha publicado sin ánimo de lucro, es el resultado del trabajo desinteresado de muchas personas, lo que ha permitido que su precio de costo esté muy por debajo de su precio real. Para mí, como editor, es una necesidad y un placer, dar las gracias, en primer lugar, a los autores que han escrito los capítulos que constituyen este libro, sin su trabajo concienzudo, ilusionado y desinteresado, este proyecto no habría sido posible. Especialmente quiero dar las gracias a los que accedieron a admitir más trabajo del que hubieran aceptado de buena gana y a pesar de eso lo llevaron a cabo con ilusión y eficacia. También quiero destacar la inestimable colaboración del profesor Francisco J. Ayala, un español que trabaja en Estados Unidos y uno de los evolucionistas más prestigiosos a nivel mundial; no sólo por haber aceptado escribir un prólogo para este libro, sino también, y principalmente, por la ilusión que ha puesto en el proyecto augurando que podría ser un paso importante para dar a la evolución biológica la importancia que se merece en la ciencia española. Igualmente quiero dar las gracias a mi amigo David Nesbitt que, también de forma desinteresada, derrochó ilusión, trabajo y talento en el diseño de la portada del libro, basado en la utilización de imágenes de diversos organismos que han sido utilizados como modelos en los estudios sobre evolución. Las figuras utilizadas en la portada y contraportada fueron cedidas amablemente por José Luis Sanz (foto del *Archaeopteryx*) Juan José Sanz (foto del papamoscas cerrojillo, *Ficedula hypoleuca*), Mauro Santos (foto de la mosca *Drosophila buzzatii*), Juan Carlos Senar (foto del herrerillo común, *Parus caeruleus*), Tim Sharbel (foto de *Arabis drummondii*), Alberto Tinaut (foto de la cabeza de hormiga) y David Nesbitt (dibujo del cráneo humano). También quiero destacar mi agradecimiento a los numerosos investigadores que actuaron como revisores y que son citados en el apartado agradecimientos de cada uno de los capítulos del libro. La Junta de Andalucía aportó una pequeña subvención para la publicación de este libro.

PRÓLOGO

Francisco J. Ayala

UNIVERSIDAD DE CALIFORNIA, IRVINE

El gran genético y evolucionista del siglo XX, Theodosius Dobzhansky, tituló en 1973 su discurso al congreso anual de profesores de biología de los Estados Unidos, de manera aforística: “Nada tiene sentido en biología excepto bajo el prisma de la evolución”. En 1959, con ocasión del centenario de “El origen de las especies”, de Charles Darwin, otro gran genético, el Premio Nóbel H. J. Muller, había publicado su artículo, “Cien años sin darwinismo son suficientes”. Estos dos títulos reflejan una transición intelectual importante en la investigación científica, principalmente la biológica, en el país americano. En unos 15 años se había pasado de la virtual ausencia de la perspectiva evolucionista en las investigaciones biológicas a una presencia pervasiva. Esta transformación se ha acelerado, extendido e intensificado durante las tres últimas décadas. En el momento actual, publicaciones científicas en todas las disciplinas biológicas, desde la biología molecular a la neurobiología, pasando por la biología celular, la embriología (ahora más frecuentemente designada como biología del desarrollo), la anatomía, la sistemática y todas las demás, utilizan la evolución biológica como principio de explicación y fuente de hipótesis de trabajo, o contribuyen a iluminar o comprender más profundamente la evolución de las especies.

Un cambio paralelo ha tenido lugar en la educación universitaria. En 1961, cuando llegué a Nueva York, para hacer un doctorado en genética y evolución en la Universidad de Columbia, bajo la dirección del Profesor Dobzhansky, se cursaban asignaturas de genética en todas las universidades importantes; en algunas de éstas, se daban también cursos exclusiva o principalmente dedicados a la enseñanza de la evolución biológica. Pero no existía, que yo sepa, en ninguna universidad un departamento académico dedicado a la evolución. Tales departamentos empezaron a aparecer en una u otra universidad en la década de los setenta y su presencia ha llegado a ser pervasiva, si no universal, a principios del siglo XXI. Son departamentos con títulos tales como “Biología Evolutiva y Ecología”, o parecidos, y que frecuentemente consisten, como el mío en la Universidad de California, en Irvine, de dos docenas o más de catedráticos.

El estudio científico de la evolución está dedicado a tres materias diferentes. La primera es el “hecho” de la evolución; esto es, que las especies vivientes cambian a través del tiempo y están emparentadas entre sí debido a que descienden de antepasados comunes. La segunda materia es la “historia” de la evolución; esto es, las relaciones particulares de parentesco entre unos organismos y otros (por ejemplo, entre el chimpancé, el hombre y el orangután) y cuándo se separaron unos de otros los linajes que llevan las especies vivientes. La tercera materia concierne las “causas” de la evolución de los organismos.

La primera cuestión es la fundamental, pues si los organismos no evolucionan, la teoría de la evolución no tiene nada que estudiar. En “El origen de las especies” (1859), Darwin acumuló

evidencia más que suficiente para convencer a los científicos de su tiempo que los seres vivos son descendientes modificados de antepasados comunes. Los numerosos fósiles descubiertos durante los previos cien años indicaban claramente que en el pasado habían existido organismos muy diferentes de los actuales. En muchos casos, los fósiles demostraban sucesiones temporales que implicaban cambios graduales, pero cumulativamente importantes, y sugerían claramente la extinción de unas especies y la aparición de otras nuevas. Darwin usó, además, otros conocimientos que corroboraban la evolución de los organismos; particularmente, comparaciones embriológicas o anatómicas que sólo podían interpretarse racionalmente si las semejanzas observadas entre organismos de especies diferentes se debían a su descendencia de antepasados comunes. La evidencia a favor de la evolución ha seguido aumentando desde 1859 derivada de todas las disciplinas biológicas, incluyendo las que no existían todavía en tiempos de Darwin como la biología molecular, cuya exuberancia no sólo ha aportado evidencia abrumadora del hecho de la evolución sino que también ha contribuido opulentamente a iluminar muchos detalles del proceso.

La teoría de la evolución va más allá de la simple demostración de que los seres vivos evolucionan. Los evolucionistas están interesados en descubrir los detalles importantes de la historia evolutiva. Por ejemplo, la sucesión de organismos particulares a través del tiempo, empezando por el origen de los más primitivos que, como ahora sabemos, se remonta a más de 3.500 millones de años; cuándo aparecen los primeros animales sobre la superficie terrestre, a partir de sus antepasados marinos, y qué tipo de animales eran; o si las aves descienden de dinosaurios o de otro tipo de reptiles; o si el linaje que lleva al orangután se separa del que lleva a los hombres y a los chimpancés antes de que estos dos linajes se separaran uno del otro. La investigación histórica de la evolución incluye, además, precisar los ritmos de la evolución, la multiplicación y extinción de especies, la colonización de islas y continentes, y muchas otras cuestiones relacionadas con el pasado.

El tercer tipo de problemas de que se ocupan los evolucionistas concierne el cómo y el por qué de la evolución; o, dicho de otra manera, las causas de la evolución. Se trata de descubrir los mecanismos y procesos que causan y modulan la evolución de los organismos a través del tiempo. Darwin descubrió la selección natural, el proceso que explica la adaptación de los organismos a su ambiente y la evolución de órganos y funciones. La selección natural explica por qué los pájaros tienen alas y los peces agallas, y por qué el ojo está específicamente diseñado para ver y la mano para coger. La investigación de los procesos de la evolución incluye las condiciones y causas que llevan a la multiplicación de especies o a su extinción; las interacciones de unos organismos con otros, por ejemplo como presas y depredadores, como competidores, o como hospedadores y parásitos; las interacciones entre los organismos y su entorno y las condiciones que permiten la coexistencia de más o menos especies en un ambiente dado. Otros procesos evolutivos importantes son los genéticos: la herencia biológica, la mutación de genes y la organización del ácido desoxirribonucleico (ADN) subyacen la evolución de los organismos.

Los estudiosos de la evolución, durante la segunda mitad del siglo XIX y las primeras décadas del siglo XX, dedicaban gran parte de sus esfuerzos a buscar evidencias a favor y en contra de la evolución. Los científicos actuales no se ocupan activamente de investigar tal asunto, puesto que el hecho de la evolución está definitivamente establecido como consecuencia de la acumulación más que suficiente de evidencia, aunque es el caso que los descubrimientos de las varias disciplinas biológicas siguen aportando pruebas contundentes de que la evolución de los organismos es un hecho. "Evolución: la base de la biología", por ello, dedica explícitamente sólo el capítulo 4 a las "Evidencias a favor de la evolución", revisando en particular aquéllas que son de interés para los estudiosos en la actualidad.

Los evolucionistas actuales se ocupan en investigar la historia de la evolución (incluyendo un sin número de cuestiones asociadas con la investigación de esta historia, como las que mencioné anteriormente) y las causas de la evolución. Los conocimientos sobre estas materias son extensos; y muchos descubrimientos están definitivamente confirmados. Por ejemplo, que los hombres y los monos son parientes más cercanos de lo que lo son de los ratones, o que los hombres, la especie *Homo sapiens*, es de origen reciente, de menos de 500.000 años, mientras que el origen de los peces se remonta a 500 millones de años. Pero aún quedan muchos detalles históricos por elucidar y muchas cuestiones por resolver, como la regularidad del ritmo de evolución de diferentes linajes. Los detalles históricos de la evolución son de interés fundamental para los estudiosos de grupos particulares de organismos; para los evolucionistas en general, su interés radica principalmente en cuanto iluminan los procesos y mecanismos de la evolución. Varios capítulos de este libro usan ejemplos históricos, a distintas escalas, por su contribución a descubrir o ilustrar tales procesos y mecanismos. Además, el capítulo 17 (“Biodiversidad, Clasificación y Filogenia”) está en buena parte dedicado a los principios y métodos usados en los estudios históricos.

La mayor parte de “Evolución: la base de la biología” está dedicada al estado actual de la investigación de las causas, procesos y mecanismos de la evolución biológica, pues ésta es la investigación a la que los evolucionistas profesionales dedican la mayor parte de su esfuerzo, y la que es de mayor interés a estudiantes universitarios y también al “público culto”, a personas interesadas en conocer los descubrimientos excitantes y detalles exquisitos que caracterizan la ciencia contemporánea de la evolución biológica. La primera parte, dos tercios del libro, cubre los procesos evolutivos en general, usando diversos ejemplos apropiados para cada tópico particular. Los últimos doce capítulos se concentran en ejemplos particulares que ilustran uno u otro proceso importante. La generalidad de los capítulos de la primera parte se enriquece con la elaboración de detalle que caracteriza los capítulos finales, algo así como la belleza de un gran lienzo, como “Las Meninas” de Velásquez, se enriquece cuando examinamos los detalles exquisitos del cuadro y no sólo la grandeza de diseño y composición.

“Evolución: la base de la biología” está escrito principalmente por españoles y para españoles, o hispanoparlantes por usar un término más inclusivo. Pero es un libro de valor universal, que merece compartir un primer puesto con los mejores libros sobre la evolución escritos en inglés o cualquier otra lengua, tanto por su profundidad como por su claridad de exposición. Aún más, este libro supera a la mayoría de otros dedicados a la evolución por lo comprensivo. Los tratados sobre la evolución se centran frecuentemente en los procesos genéticos o moleculares subyacentes a los cambios evolutivos, pero con tratamiento ligero de los procesos ecológicos y comportamentales; o se enfocan en los procesos ecológicos, con atención limitada a los procesos comportamentales; o, como los escritos por sociobiólogos, prestan gran atención a los comportamientos y las interacciones sociales entre organismos, pero dejan de lado otros aspectos ecológicos y los procesos genéticos. Hay pocos libros sobre la evolución, si es que hay alguno, comparables en lo amplio de su enfoque, al libro que tengo el honor de presentar con este prólogo.

La teoría de la evolución ocupa, como la cita de Dobzhansky afirma, una posición central dentro de la biología. Por ello, su enseñanza debe representar un papel importante en los planes de estudios universitarios, como asignatura separada y, también, integrada en la enseñanza de otras disciplinas como, por ejemplo, la genética, la biología molecular y la biología del desarrollo como es el caso en las universidades estadounidenses, que son las que mejor conozco. La multiplicidad de planes de estudios (cada universidad diseña el suyo) hace difícil generalizar, pero en todas las grandes universidades, la teoría de la evolución a varios niveles y desde puntos de vista diversos, aparece exclusiva o, al menos, de manera muy significativa en varias asignaturas. En mi

universidad, por ejemplo, el plan de estudios incluye ocho asignaturas de licenciatura y siete de doctorado dedicadas al estudio de la evolución, además de considerar la evolución en bastantes asignaturas adicionales. Varias de las asignaturas son optativas, pero algunas son obligatorias para quienes persiguen un título en biología, que incluye a todos aquéllos que, después de cuatro o cinco años de carrera y un título universitario, entrarán en carreras de medicina, farmacia, veterinaria y otras relacionadas con la salud. Una de las obligatorias es la asignatura “Introducción a la biología”, dedicada a la evolución biológica, que yo he estado impartiendo durante más de diez años consecutivos y que es tal vez la asignatura con más estudiantes matriculados en toda la universidad pues incluye muchos estudiantes de humanidades y ciencias sociales que la eligen voluntariamente, además de aquéllos para quienes es obligatoria. “Evolución: la base de la biología” bien pudiera ejercer una influencia favorable en la dirección de dar a la teoría de la evolución biológica la importancia que se merece en los planes de estudios de las universidades españolas.

Estoy muy agradecido al profesor Manuel Soler y al resto de los autores de “Evolución: la base de la biología” por invitarme a escribir este prólogo. Hace ya 40 años que fui como estudiante a los Estados Unidos y decidí quedarme allí por las oportunidades de investigación que las universidades americanas me brindaban, en un momento en que la investigación científica en general, y la de la evolución en particular, eran muy limitadas en España y brillaban sólo en algunos casos aislados de científicos que habían alcanzado eminencia a pesar de las condiciones poco favorables. La situación actual es muy diferente. El libro presente es un ejemplo notable del vigor, amplitud y excelencia de la investigación evolucionista en España. Permítaseme, pues, saludar con respeto y orgullo a todos sus autores.