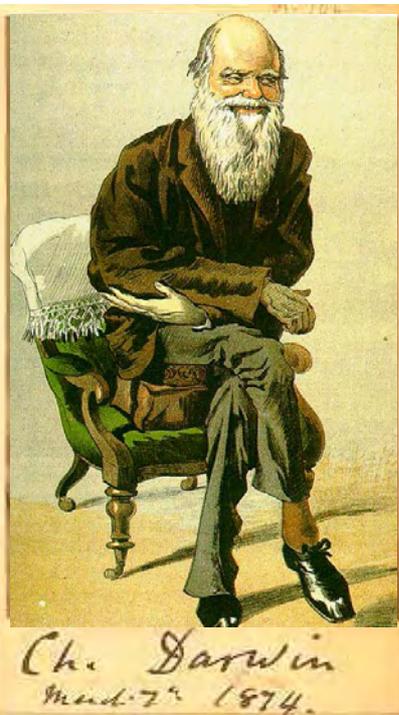


EVOLUCIÓN



VOLUMEN 12(1) 2017

PENSANDO DESDE LA EVOLUCIÓN, por A. MOYA — 3

LA EVOLUCIÓN TRAS "LA EVOLUCIÓN" (I):

CATALÁ-GORGUES, J.I. Y CASINOS, A.

Introducción. *La Evolución* desde una perspectiva histórica — 5

PALMQVIST, P.

Los antecedentes del libro *La Evolución* en la paleontología española — 11

FONTDEVILA, A.

Aportaciones de la genética y la genómica a la teoría evolutiva: ¿necesitamos una nueva síntesis? — 25

MOYA, A.

Ciencia y pensamiento evolutivo — 45

CASINOS, A.

1966-2016: 50 años de cambios en el paradigma zoológico — 51

VILARROIG MARTÍN, J. Y ESTEVE ESTEVE, J.M.

Aclaraciones al concepto de complejidad en biología. ¿Somos los humanos superiores en algún sentido? — 67

PEÑA DE CAMUS SÁEZ, S. Y MARTÍN ALBALADEJO, C.

La evolución biológica en las exposiciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (1966-2016) — 73

6º CONGRESO DE LA SESBE

(PALMA DE MALLORCA, ENERO 2018) — 80

NORMAS DE PUBLICACIÓN — 82



¡¡LA eVOLUCIÓN TRAS "La Evolución"!!

Editores de eVOLUCIÓN

José Martín y Pilar López

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: Andrés Moya
Vicepresidente: Santiago Merino
Secretario: Toni Gabaldón
Tesorero: Andrés Barbosa
Vocales: Inés Alvarez
Susanna Manrubia
Jordi García
Arcadi Navarro
Juan Arroyo
Cori Ramón

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

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

© 2017 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

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

Esta revista está empeñada en contribuir a difundir y aportar más luz a la Teoría Evolutiva. Pero no hemos sido ni mucho menos los primeros. El año pasado se cumplieron 50 años de la publicación, en 1966, de un libro pionero en España, *La Evolución*. Los mejores científicos y humanistas de la época, de muy diversas disciplinas, se juntaron para demostrar que la evolución era "un hecho de una vigencia absoluta". Todo ello rodeados de un ambiente político y social en donde las ideas antievolucionistas, y anticencia en general, eran más bien la norma. La publicación de este libro fue sin duda un importante punto de partida para el impulso de los estudios sobre evolución en España.

Con motivo del 50 aniversario de la publicación de este libro, se ha celebrado en Valencia, en octubre de 2016, el congreso «La evolución tras *La Evolución*». Tenemos la suerte de poder presentar en dos números sucesivos monográficos de eVOLUCIÓN parte de las comunicaciones presentadas en este congreso.

Después de la habitual carta del presidente de la SESBE (Andrés Moya) a los socios, con las novedades de la Sociedad, los organizadores del congreso (Jesús Catalá y Adrià Casinos) empiezan este número con una introducción, presentando una perspectiva histórica de la publicación de *La Evolución*.

Continuamos con una primera serie de 6 artículos, donde desde diversas perspectivas científicas (genética, paleontología, zoología, museística, etc.) se aborda el tema evolutivo, incidiendo en cómo han "evolucionado" diferentes conceptos relacionados desde la publicación del libro *La Evolución*. En el siguiente número de eVOLUCIÓN presentaremos otros 8 artículos, esta vez de carácter humanista.

Por último, ofrecemos información actualizada sobre el próximo congreso de la SESBE en enero en Palma de Mallorca, en el que esperamos encontrar a todos los que han contribuido a que se difunda la eVOLUCIÓN.

Nos alegra además comunicaros que la revista eVOLUCIÓN ha sido seleccionada para incluirla en las colecciones bibliográficas de EBSCO Information Services, concretamente en la base de datos *Academic Search Ultimate*, formada por prestigiosos títulos de alta calidad editorial, que utiliza más del 90% de las bibliotecas académicas de todo el mundo, además de empresas y centros de investigación y documentación. Esta colaboración permitirá abrir un canal adicional de consulta para potenciar y promocionar la visibilidad de la revista a nivel internacional, aumentando el número de lectores.

Confiamos en que la labor divulgativa y científica de los pioneros que publicaron *La Evolución* se siga manteniendo y que podamos celebrar muchos más aniversarios en el futuro.

José Martín y Pilar López
Editores de eVOLUCIÓN

Pensando desde la evolución

Estimados Socios de la SESBE:

El próximo **congreso de la SESBE**, el sexto, va a tener lugar en Palma de Mallorca, organizado por nuestros compañeros del Depto. de Biología de la Universidad de las Islas Baleares. Me consta que están con los últimos preparativos y, en breve, lanzarán la web con la información relativa al congreso y las inscripciones. Probablemente para cuando esta carta salga a la luz ya estará activo el proceso. Por cierto, el congreso se ha organizado de forma complementaria con el cuarto congreso ibérico de Biología Sistemática. Este se llevará a cabo en la ciudad de Palma del 15 al 17 de enero de 2018 y el nuestro del 17 al 19. Esperemos que esto anime a miembros de ambas sociedades a asistir tanto a uno como al otro y tengamos un éxito de asistencia.

También informaros que, por mandato estatutario, y creo también que, porque ha llegado el momento tras muchos años al frente de la Sociedad, en la Asamblea regular que tengamos en el congreso se procederá a la **renovación de la presidencia**, así como a otros puestos de la junta directiva de la SESBE. En breve, el secretario de la sociedad enviará a los miembros la convocatoria de la asamblea y los puntos del orden del día entre los que figura, como os comento, la renovación parcial de la junta directiva.

Los últimos años han sido muy críticos para la ciencia española, y mantener a flote una sociedad científica, que se nutre en última instancia con las cuotas de los socios que la forman, así como de vuestra participación en las actividades de la sociedad, particularmente su congreso, no ha sido una tarea fácil de llevar adelante. Pero lo hemos conseguido y un servidor ha trabajado con ganas e ilusión para lograr una sociedad científica estable. Tenemos regularizada nuestra situación en el **registro de asociaciones** y contamos con un



Andrés Moya, Presidente de la SESBE

número de socios que ronda los trescientos. Está pendiente, por otro lado, la publicación de un **libro en la colección de la SESBE** sobre Paleontología Evolutiva, a cargo de José Luis Sanz y, en cartera, algunos otros posibles textos. Espero que la nueva presidencia entre con nuevos bríos, que promueva nuevas actividades y ganemos más socios para la causa de la investigación, la enseñanza y la difusión de la biología evolutiva. El séptimo congreso de la SESBE se acabará de cerrar en la reunión de la Asamblea, pero está previsto que se organice en Sevilla por nuestros compañeros del Dpto. de Ecología de la Universidad de Sevilla y, probablemente, con la ayuda de la Estación Biológica de Doñana. Finalmente indicar que, recientemente, hemos firmado un acuerdo con una institución de difusión de la ciencia, con sede en los EEUU, y que hará llegar nuestra revista eVOLUCIÓN a un mayor número de lectores de todo el mundo.

Estoy encantado de escribir en este número porque en él publicamos los trabajos presentados -y evaluados según los estándares de la revista- al congreso que se organizó por parte del CEU en Valencia para conmemorar el emblemático **texto sobre Evolución que hace cincuenta años publicara la BAC**. ¿Qué mejor sitio que la revista eVOLUCIÓN para hacernos eco de

cómo era la biología evolutiva de entonces en nuestro país? Los responsables del congreso, los Profs. Catalá y Casinos, contactaron conmigo para plantearme la propuesta, que acepté inmediatamente tras hablar con los editores de la revista, José Martín y Pilar López. Si mi suma es correcta son quince los trabajos que se publican, repartidos, en dos números. Feliz lectura y mi más sentido homenaje a todos aquellos que contribuyeron en su momento a la ciencia evolutiva, en buena medida los padres científicos de las generaciones de biólogos evolutivos que han venidos a

continuación. Nuestro país produce una ciencia evolutiva de primer nivel y ello es debido, en buena medida, a que hemos creado una tradición de investigación que se iniciaba con aquellos ilustres predecesores y que, ojalá, continúe con fuerza y vigor en el futuro.

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 2 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).
- Proporcionar un número de cuenta bancaria donde la SESBE cargará anualmente la cantidad de 30 euros al socio. Excepcionalmente, el pago de la primera cuota puede hacerse mediante transferencia a la siguiente cuenta corriente de **Bankia**:

Número de cuenta: 2038 6166 21 3000095394
Código IBAN: IBAN ES33 2038 6166 2130 0009 5394
Código BIC (SWIFT): CAHMESMMXXX

- En este caso debe remitirse el comprobante de pago bancario junto con los datos personales por fax, correo postal o electrónico a la tesorería de la SESBE:

Dr. Andrés Barbosa
Museo Nacional de Ciencias Naturales
Calle de José Gutiérrez Abascal 2
28006 Madrid

e-mail: tesoreria@sesbe.org

- Una vez completados los trámites anteriores, el tesorero 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.

Introducción. *La Evolución* desde una perspectiva histórica

Jesús I. Catalá-Gorgues

Depto. de Humanidades. Universidad CEU Cardenal Herrera, CEU universities.

Luis Vives, 1. 46115 Alfara del Patriarca (Valencia).

E-mail: jicatala@uchcceu.es

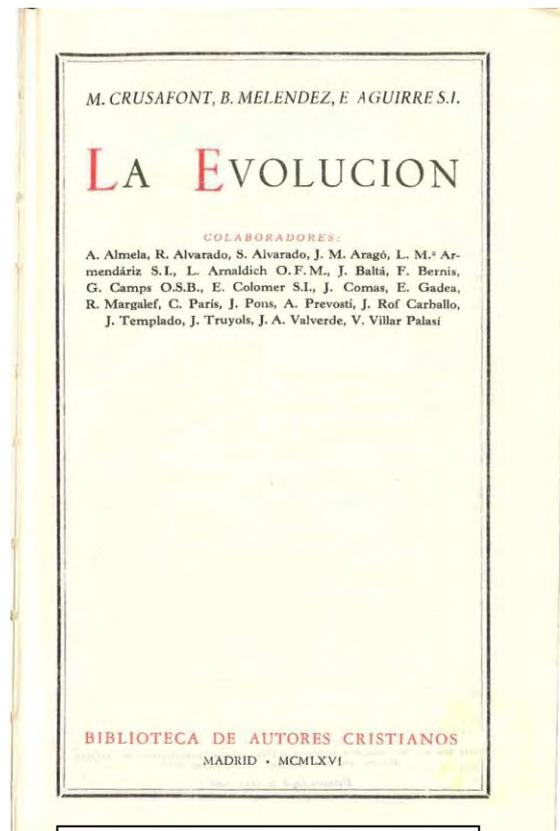
Adrià Casinos

Depto. de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales. Universidad de Barcelona.

Diagonal, 643. 08028 Barcelona.

E-mail: acasinos@ub.edu

Presentamos en estos dos números monográficos de *eVOLUCIÓN* los resultados de investigación aportados por varios de los participantes en el congreso internacional «La evolución tras *La Evolución*» que se celebró en Valencia entre los días 26 y 28 de octubre de 2016, en la Universidad CEU Cardenal Herrera, con el patrocinio del Instituto CEU de Humanidades Ángel Ayala y con el apoyo del Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva de la Universitat de València, la Sociedad Española de Paleontología, la Societat Catalana d'Història de la Ciència i de la Tècnica y, naturalmente, la Sociedad Española de Biología Evolutiva, que ha tenido a bien ofrecer su revista para la publicación de los trabajos del Congreso. Como directores del mismo, deseamos expresar nuestro agradecimiento a las mencionadas instituciones, que hicieron posible una reunión científica inusual por la genuina interdisciplinariedad que exhibió, circunstancia que suscitó debates muy estimulantes entre miembros de comunidades usualmente distantes (de historiadores a genetistas, y de filósofos a paleontólogos, pasando por pedagogos, bioquímicos, zoólogos o antropólogos) en torno a las implicaciones de la teoría evolutiva en la ciencia, la cultura y la sociedad.



Portada del libro *La Evolución*.

El darwinismo llegó en fechas relativamente tempranas a España; la primera traducción española completa, en castellano, del *Origen de las Especies* es de 1877 (Gomis Blanco y Josa Llorca 2007), y sabemos que ya se explicaban las doctrinas darwinistas en las aulas en los años del Sexenio Revolucionario e incluso antes, burlando en este caso

las severas restricciones a la libertad de cátedra, como hiciera Antonio Machado y Núñez, abuelo de los poetas, en la Universidad de Sevilla (Aguilar 2010). Sin embargo, el retraso de nuestro país en el campo de la ciencia natural hizo que su influencia fuera más importante en el campo ideológico y humanístico, que en el estrictamente científico (Glick 2010; Núñez 1977). El naciente movimiento obrero y los círculos laicos creyeron muy pronto que la teoría evolutiva podía ser una importante arma para socavar el poder de la Iglesia. Por supuesto que las traducciones no se limitaron únicamente a la obra de Darwin; también Haeckel se vertió al castellano y sus obras de divulgación adquirieron pronto una importante notoriedad (Pelayo 1999). La versión resumida y popularizada de la *Filosofía Zoológica* de Lamarck formaba también parte de la pléyade de ese tipo de traducciones. La editorial valenciana Sempere y Co. (más tarde Prometeo), bajo la inspiración del literato Vicente Blasco Ibáñez, fue un buen ejemplo de esa línea de traducciones (Casinos 1986).

En el campo estrictamente científico, fueron disciplinas como la anatomía, la taxonomía y la biogeografía las que recibieron el impacto del darwinismo con suficiente intensidad como para rendir antes el final del siglo estudios originales claramente marcados por los enfoques evolucionistas. Autores como Peregrín Casanova, Ignacio Bolívar, Blas Lázaro Ibiza y Eduardo Boscá son ejemplos descolantes. Este último, procedente de la herpetología, no tardó en transitar hacia la paleontología, hasta entonces alineada con los sectores menos favorables a la introducción del darwinismo (Catalá-Gorgues 2004). Ya en el cambio de centuria, las ayudas de la Junta para la Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas (JAE) permitieron una importante salida de jóvenes universitarios a completar su formación en países europeos más avanzados científicamente, al tiempo que instituciones de solera como el Museo Nacional de Ciencias Naturales o el Real Jardín Botánico, y otras de más reciente creación como el Laboratorio de



Algunos de los participantes en la sede del congreso «La evolución tras *La Evolución*».

Investigaciones Biológicas, germen del Instituto Cajal, pugnaban por normalizar la investigación biológica en nuestro país (Otero-Carvajal y López-Sánchez 2012). Puede afirmarse que en los años inmediatamente anteriores a la guerra civil, se había dado un importante salto adelante en los estudios evolucionistas en España, los cuales incluían las nuevas disciplinas de la genética (Baratas-Díaz 1997; Pinar 2002) y la ecología (Casado de Otaola 1997). La Guerra Civil truncó bastantes de estas iniciativas, en parte por el exilio de no pocos de los investigadores que las protagonizaron.

Sin duda entre todos los regímenes europeos que cabe calificar genéricamente de fascistas, fue el español en el que el laicismo fue más combatido y el influjo de la Iglesia fue mayor. Eso dio origen a lo que normalmente se conoce como nacional-catolicismo. La creación del CSIC no fue más que un descarado intento de poner la investigación española bajo la batuta de la Iglesia, a la vez que, como consecuencia, se reducía la universidad a la mera función docente. Frases como «*se pone fin a dos siglos de enciclopedismo*» o que la misión del CSIC era «*sustituir a la nefasta y volteriana Institución Libre de Enseñanza*», pronunciadas durante la ceremonia constitutiva del Consejo, dan una buena idea del espíritu con el que nacía. De hecho, nada más acabada la

guerra civil, fue publicado un libro colectivo que ajustaba cuentas con la Institución y que manifestaba al respecto un sectarismo desbordado; recordemos que la ILE, fundada por Francisco Giner de los Ríos, fue impulsora en no poca medida de la JAE (Anónimo 1940). En definitiva, en su nacimiento y concepción el CSIC, puesto bajo la égida de José M^o Albareda, destacado miembro del Opus Dei, no tuvo nada que ver con su supuesto análogo, el CNRS francés.

Los resistentes antievolucionistas que seguían operando antes de la contienda recobraron presencia pública, como ejemplifica el caso del embriólogo jesuita Jaime Pujiula con su Laboratorio Biológico de Sarrià (Velasco-Morgado 2016). La teoría evolutiva quedó silenciada en la prensa y desacreditada en el conjunto de la comunidad científica, mientras se exaltaba el cultivo de una suerte de «teología natural» (Blázquez-Paniagua 2011). La recuperación de la presencia pública del evolucionismo fue lenta. A comienzos de los años cincuenta, a socaire de la encíclica *Humani Generis* del papa Pío XII, que abría una puerta a la discusión del evolucionismo por los católicos siempre que no se aceptara el poligenismo para la especie humana ni se cuestionara la creación directa del alma por Dios, algunos eclesiásticos e intelectuales influyentes empezaron a abrir espacios para el estudio filosófico de la cuestión. Al mismo tiempo, paleontólogos como Bermudo Meléndez y Miquel Crusafont, que, aun con prudencia, habían intentado mantener viva la débil llama del evolucionismo, siquiera fuera en versión teísta y finalista durante la década anterior, empezaron a cobrar un protagonismo creciente y, especialmente en el caso del segundo, a orientar claramente su investigación hacia los estudios evolucionistas. El centenario del *Origen* en 1959 no encontrará aún en España, en todo caso, un gran eco público; sin embargo, ante la eventualidad de que las conmemoraciones en el extranjero pudieran llegar a ejercer su influjo en el país, algunos autores empezaron a promover actividades divulga-

tivas de esas versiones del evolucionismo compatibles con el dogma católico que estaban progresivamente sustituyendo en el discurso oficial al antievolucionismo crudo de años anteriores. *Las Conversaciones de Poblet* promovidas por la Asociación Menéndez Pelayo fueron un ejemplo de esa nueva estrategia divulgativa (Florensa-Rodríguez 2017). Al mismo tiempo, un interés creciente por las polémicas ideas del paleontólogo y jesuita francés Pierre Teilhard de Chardin, que hallaron en Crusafont un activo publicista, se iba contagiando a más y más personas, incluso fuera de los círculos intelectuales (Agustí 1993).

Fue en este contexto donde llegó el gran aldabonazo: la publicación en 1966 del libro colectivo *La Evolución*, verdadero punto de inflexión en la recuperación del espacio público por los estudios evolucionistas en España. El congreso cuyos resultados aquí se presentan, se convocó precisamente con motivo del cincuentenario de la publicación de la primera edición de dicho libro. *La Evolución* apareció en la prestigiosa colección Biblioteca de Autores Cristianos (BAC), iniciada en los años cuarenta y con continuidad hasta nuestros días. Concebida para la publicación de obras fundamentales de la tradición cristiana, la BAC, en cualquier caso, siempre ha sido receptiva a incluir en su catálogo libros sobre cuestiones de actualidad que toquen a la situación contemporánea de la fe. Bajo los auspicios de la Universidad Pontificia de Salamanca, estaba por entonces editada por La Editorial Católica, vinculada a la Asociación Católica Nacional de Propagandistas. Fundada en 1912, La Editorial Católica fue la propietaria del histórico diario *El Debate*; posteriormente impulsaría el diario *Ya*, una de las cabeceras más influyentes de la España franquista (Cantavella 2011). El libro, por tanto, fue una iniciativa que solamente pudo materializarse por el patrocinio simultáneo de la Iglesia y de sectores muy bien



Homenaje a *Emiliano Aguirre*. De izquierda a derecha, *Adrià Casinos* (UB), el propio *Aguirre*, *Rosa Visiedo* (Rectora de la CEU-UCH), *Jesús Catalá* (CEU-UCH) y *Javier Castellanos* (presidente de la Fundación "Emiliano Aguirre").

posicionados de intelectuales creyentes. La Iglesia era probablemente la única institución que en aquel momento tenía suficiente autonomía para emprender algo parecido en España. Pero es que, además, si el Estado franquista había cedido a la Iglesia Católica el control de la ortodoxia científica, la iniciativa de abrir formalmente las puertas al pensamiento evolutivo tan solo podía venir, en buena lógica, por ese lado.

La elección de los directores del grueso volumen (1.014 páginas de apretada letra en el característico papel biblia de la BAC, con su sobria encuadernación en tela gris y la siempre elegante composición propia de la colección) tampoco dejaba lugar a la duda sobre las intenciones. A los ya mencionados Crusafont y Meléndez, catedráticos de Paleontología respectivamente en Barcelona y Madrid, se les unió un tercer personaje, Emiliano Aguirre, quien, entrando aún en la cuarentena, se estaba consolidando por entonces como uno de los puntales de la paleomastología y la paleoantropología española. Lo más notable de Aguirre, en todo caso, fue su adopción de los postulados de la teoría sintética frente a las versiones finalistas de la evolución a las que eran más proclives los otros directores de la obra (Sanz

2006). Era difícil no pensar, pues, que corrían nuevos tiempos para la ciencia española: Aguirre, por entonces sacerdote jesuita (miembro, pues, de la orden religiosa que más insignes representante había aportado a la causa antievolucionista en este país), codirigía una obra que partía «*de dar a la Evolución como hecho una vigencia absoluta*», según se declaraba solemnemente en el prólogo (Crusafont et al. 1966: XIII).

La veintena de especialistas que reunieron los directores para llenar de contenido el libro estaba, en general, a la altura de la encomienda. La presencia de catedráticos universitarios como Salustio Alvarado, Enrique Gadea, Antonio Prevosti, Jaime Truyols y Vicente Villar Palasí, o de investigadores de campo como Ramón Margalef y José Antonio Valverde, todos ellos activos en la investigación desde sus diferentes especialidades biológicas, hallaba un lógico contrapunto en la presencia de teólogos, filósofos y escrituristas en ejercicio en diferentes instituciones eclesiásticas; muchos de estos, además, pertenecían a órdenes religiosas que se estaban tomando bastante en serio el *aggiornamento* eclesial promovido por el recientemente clausurado Concilio Ecuménico Vaticano II. El equilibrio entre disciplinas buscó ser conciliado también con la presencia de diferentes sensibilidades asumidas, ya por entonces, por el régimen franquista. En todo caso, fue cuanto menos audaz incluir en la nómina de firmantes al filósofo de la ciencia Carlos París, catedrático de la Universidad de Valencia, donde fue un destacado activista contra el franquismo desde sus convicciones comunistas (Sanz-Díaz 2002). Coherentemente con su opción política, París fue un pensador de corte marxista, y esta condición ni mucho menos se esconde en el capítulo que escribió para el libro que nos ocupa.

La Evolución conoció otras dos ediciones, modificadas, en 1974 y 1976. Un análisis pormenorizado de las mismas escapa a las

posibilidades de esta introducción, y algunos de los estudios que se presentan en estos dos números de *eVOLUCIÓN* ya se ocupan, siquiera tangencialmente. Un estudio completo de los pormenores de la preparación del volumen, de su efectiva ejecución y de sus ulteriores cambios es, en cualquier caso, una tarea aún pendiente para la historiografía del evolucionismo en España. Lo que sí sabemos es cuánto ha cambiado el panorama de los estudios evolutivos en nuestro país a partir de aquella obra. Un "a partir de" que no solo fue cronológico, sino que también tuvo un sentido seminal.

La acción reflexiva se imponía, por tanto, para aquilatar cuánto y cómo ha sido hecho en el medio siglo transcurrido, y de ahí la convocatoria del congreso cuyos resultados aquí se presentan. Y junto a esa reflexión, el homenaje a quienes se implicaron en aquel proyecto. Fue especialmente satisfactorio poder contar con la presencia del Dr. Emiliano Aguirre, quien, pese a su avanzada edad, no dudó en atender al ruego de los organizadores y brindar su testimonio ante los congresistas y ante la Rectora de la Universidad CEU Cardenal Herrera, en lo que constituyó un momento de especial emoción.

La Evolución fue en su momento, y sigue siéndolo hoy en día, más allá de sus contribuciones concretas, muchas de ellas lógicamente superadas por el avance del saber, no solamente un testimonio de arrojo intelectual, sino también un eficaz antídoto ante las recurrentes derivas anticientíficas que siguen haciendo de la teoría de la evolución de los seres vivos el blanco preferente de sus invectivas totalitarias y de su celebración complacida de la ignorancia.

Referencias

- Aguilar, E. 2010. Antonio Machado y Núñez. Pp. 53-60. *En: Aguilar, E., Arroyo, J., Fierro, E. y Jordano, P. (coords.), Darwin en Sevilla. Antonio Machado y Núñez y los Darwinistas Sevillanos.* Univ. Sevilla, Sevilla.
- Agustí, J. 1993 El evolucionismo meridional de Miquel Crusafont. *Paleontologia i Evolució* 26-27: 15-23.
- Anónimo. 1940. *Una Poderosa Fuerza Secreta. La Institución Libre de Enseñanza.* Ed. Española, San Sebastián.
- Baratas-Díaz, L.A. 1997. *Introducción y Desarrollo de la Biología Experimental en España entre 1868 y 1936.* CSIC, Madrid.
- Blázquez-Paniagua, F. 2011. A Dios por la ciencia. Teología natural en el franquismo. *Asclepio* 63: 453-476.
- Cantavella, J. 2011. *Historia gráfica de la Editorial Católica. Un Siglo de El Debate.* CEU Ed., Madrid.
- Casado de Otaola, S. 1997. *Los Primeros Pasos de la Ecología en España.* Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación - Publ. Residencia de Estudiantes, Madrid.
- Casinos, A. 1986. Lamarck, entre el olvido y la incomprensión. Pp.1-17. *En: Lamarck, J.B., Filosofía Zoológica.* Ed. Alta Fulla, Barcelona.
- Catalá-Gorgues, J.I. 2004. El desarrollo de una carrera científica en un contexto institucional precario: el caso del naturalista Eduardo Boscá y Casanoves (1843-1924). *Cronos* 7: 3-60.
- Catalá-Gorgues, J.I. 2014. Spain and Portugal. Pp. 31-49. *En: Blancke, S.; Hjermitsev, H.H.; Kjaergaard, P.C. (eds.), Creationism in Europe.* Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. 1966. Prólogo. Pp. XI-XIII. *En: Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. (dirs.), La Evolución.* La Editorial Católica, Madrid.
- Florensa-Rodríguez, C. 2017. *Els Discursos Sobre L'evolució en el Franquisme (1939-1967). La Generación del 48 i La Evolución sin Problema.* Tesis doctoral, Univ. Autònoma de Barcelona.
- Gomis Blanco, A. y Josa Llorca, J. 2007. *Bibliografía Crítica Ilustrada de las Obras de Darwin en España, (1857-2005).* CSIC, Madrid.
- Glick, T.F. 2010. *Darwin en España.* 2.ª ed. Univ. València, Valencia.
- Núñez, D. 1977. *El Darwinismo en España.* Castalia, Madrid.

- Otero-Carvajal, L.E., López-Sánchez, J.M. 2012. *La Lucha por la Modernidad. Las Ciencias Naturales y la Junta para Ampliación de Estudios*. CSIC-Publ. Residencia de Estudiantes, Madrid.
- Pelayo-López, F. 1999. *Ciencia y Creencia en España Durante el Siglo XIX*. CSIC, Madrid.
- Pinar, S. 2002. The emergence of modern genetics in Spain and the effects of Spanish Civil War (1936-1939) on its development. *J. Hist. Biol.* 35: 111-148.
- Sanz, J. L. 2006. Algunos conceptos básicos en el pasado y presente de la paleontología evolutiva española. *eVOLUCIÓN*1: 47-56.
- Sanz-Díaz, B. 2002. *Rojos y Demócratas. La Oposición al Franquismo en la Universidad de Valencia. 1939-1975*. CC.OO.PV-FEIS-Albatros, Valencia
- Velasco-Morgado, R. 2016. *Embriología en la Periferia: las Ciencias del Desarrollo en la España de la II República y el Franquismo*. CSIC, Madrid.

Información de los autores

Jesús I. Catalá Gorgues es profesor titular de historia de la ciencia en la Universidad CEU Cardenal Herrera de Valencia. Sus investigaciones se centran en la historia de la institucionalización de la historia natural en los siglos XIX y XX, la historia del evolucionismo en España y la relación histórica entre ciencia y religión.

Adrià Casinos es profesor emérito de la Universidad de Barcelona. Aunque su línea principal de investigación ha sido la morfología funcional y la biomecánica de los vertebrados, paralelamente se ha interesado por el desarrollo histórico de las teorías evolutivas y de las ciencias naturales en general, tanto en Europa como en Latinoamérica.

Los antecedentes del libro *La Evolución* en la paleontología española

Paul Palmqvist

Departamento de Ecología y Geología, Universidad de Málaga.
Campus de Teatinos. 29071 Málaga.
E-mail: ppb@uma.es

RESUMEN

La paleontología española jugó un papel destacado en el libro "*La Evolución*", cuya primera edición se publicó en 1966, pues no solo su codirección recayó en tres paleontólogos, Miquel Crusafont, Bermudo Meléndez y Emiliano Aguirre, sino que más de un tercio de los artículos que componen la obra los redactaron autores procedentes de esta disciplina. Una de las claves que permiten explicar el protagonismo de los paleontólogos en el nacimiento de la Biología Evolutiva en España se encuentra en los trabajos masterométricos realizados a mediados de los años cincuenta por Crusafont y Jaime Truyols. Estos estudios, publicados en las prestigiosas revistas *Evolution* y *Nature*, fueron avalados por el paleontólogo norteamericano George Gaylord Simpson, coautor de la Síntesis Neodarwinista. Igualmente, la excelencia de sus investigaciones permitió la realización, durante esa década, de los "Cursillos Internacionales de Paleontología de Sabadell", a los que asistieron las figuras más prominentes de las escuelas de paleontología europea y norteamericana. Ahora bien, conviene indicar, desde un punto de vista teórico, que la postura de Crusafont y sus colegas españoles no era acorde con la ortodoxia neodarwinista, pues proponían reconciliar las ideas de los sinteticistas con la existencia de una ortogénesis de fondo en sentido vitalista y teilhardiano. No obstante, pese a su interpretación cuestionable de los mecanismos de la evolución, no podemos olvidar el papel que desempeñó la paleontología a la hora de superar el aislamiento internacional de la ciencia española, colocándola en vanguardia en una serie de campos, como la morfometría. *eVOLUCIÓN* 12(1): 11-23 (2017).

Palabras Clave: Paleontología, Morfometría, Síntesis Neodarwinista, Ortogénesis, Vitalismo.

ABSTRACT

Paleontology played a pivotal role in the Spanish book "*La Evolución*", first published in 1966, not only because its co-directors were three paleontologists, Miquel Crusafont, Bermudo Meléndez and Emiliano Aguirre, but also due to the fact that more than one third of the book chapters were written by authors from this field of knowledge. One of the keys to explaining the leading role of paleontology in the development of Evolutionary Biology in Spain can be found in the masterometric studies performed by Crusafont and Jaime Truyols during the mid-fifties. The influential North American paleontologist George Gaylord Simpson, one of the coauthors of the Neodarwinian Synthesis, supported these articles, which were published in the elite journals *Evolution* and *Nature*. Moreover, the excellence of their research made it possible the organization during this decade of a number of international meetings on paleontology named as "Cursillos Internacionales de Paleontología de Sabadell", which were attended by the most prominent specialists of the European and North American paleontological schools. However, it is worth noting that, from a theoretical point of view, the ideas of Crusafont and his Spanish colleagues were not in agreement with the neodarwinian orthodoxy, as they tried to reconcile the views of the New Synthesis with the existence of a background orthogenesis, in a vitalist and teilhardian sense. In any case, and in spite of their interpretation of the mechanisms of evolution, we can't forget the role played by paleontology in overcoming the international isolation of Spanish science, placing it in the forefront of a number of key areas, such as morphometry. *eVOLUCIÓN* 12(1): 11-23 (2017).

Key Words: Paleontology, Morphometry, Neodarwinian Synthesis, Orthogenesis, Vitalism.

El papel de la Paleontología en la génesis del libro "*La Evolución*"

El pasado año se celebró el quincuagésimo aniversario de la aparición de la primera edición del libro "*La Evolución*" (Crusafont et al. 1966). La obra, bastante extensa (1014 pags.), fue

codirigida por tres paleontólogos, Miquel Crusafont i Pairó (Sabadell, 1910-1983), Bermudo Meléndez Meléndez (Palencia, 1919-Madrid, 1999) y Emiliano Aguirre Enríquez (Ferrol, 1925). Publicada por la Editorial Católica en su colección "Biblioteca de Autores Cristianos" (BAC), tendría en 1974 una segunda

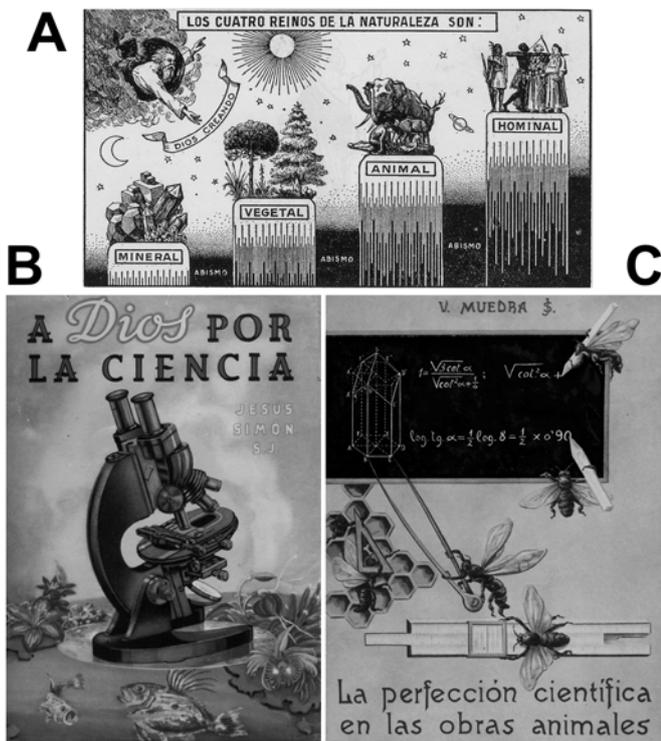


Fig. 1. Teología Natural en el franquismo. Ejemplos de manuales en los que se mostraba una interpretación de la naturaleza como manifestación de la existencia, el poder y la sabiduría del Creador. **A:** figura del manual de Ciencias Naturales de segundo curso de bachillerato del padre Vicente Muedra, mostrando a Dios creando “los cuatro reinos”. **B:** portada del libro titulado “A Dios por la Ciencia”, del padre Jesús Simón. **C:** portada de “La Perfección Científica en las Obras Animales”, de V. Muedra (imágenes tomadas de Blázquez-Paniagua 2011).

edición, corregida y aumentada a 1159 pags., que se mantendría como tal hasta la cuarta y última reimpresión en 1986.

Este libro, que Galleni (2011) no duda en calificar como el más importante sobre Evolución de los años sesenta a nivel mundial, supuso un hito para la difusión de las ideas evolucionistas en España, al incluir capítulos que abarcaban la práctica totalidad de los conocimientos de la época sobre Biología Evolutiva. En él se exponían, sobre todo, los planteamientos de la Teoría Sintética de la Evolución, asumida por la mayoría de los autores, entre los que se contaban los “primeros espadas” de la ciencia española, como el paleontólogo Jaime Truyols Santonja (Sabadell, 1921-Oviedo, 2013), el zoólogo Rafael Alvarado Ballester (Tarragona, 1924-Madrid, 2001), el fisiólogo Salustio Alvarado Fernández (La Coruña, 1897-1981), el ornitólogo Francisco Bernis Madrazo (Salamanca, 1916-Madrid, 2003), el ecólogo Ramón Margalef López (Barcelona, 1919-2004), el genetista Antoni Prevosti i Pelegrín (Barcelona, 1919-2011) o el zoólogo José Antonio Valverde Gómez (Valladolid, 1926-Sevilla, 2003), aunque también incluía amplios capítulos donde se desarrollaban

las ideas ortogeneticistas y vitalistas de Crusafont y Meléndez.

Un aspecto que llama la atención al contemplar los capítulos de la obra, que suman un total de 30, es el extraordinario protagonismo que tuvieron en ella los paleontólogos, algo que difícilmente sería esperable hoy en día, pues un 36,7% de los mismos (11 capítulos) están firmados por autores encuadrados en esta disciplina. En contraste, las otras áreas de conocimiento se encuentran bastante menos representadas, un 16,7% para autores procedentes de los campos de la filosofía y la teología, considerados conjuntamente, un 13,3% para la zoología, un 6,7% tanto para la ecología como para la genética y la fisiología / endocrinología, y finalmente un 3,3% (esto es, un único capítulo) para una serie de autores encuadrados en otras disciplinas, como la antropología, la bioquímica, la ingeniería de minas o la física. Así, resulta de todo punto desconcertante en el panorama actual de la Biología Evolutiva que la genética se encuentre representada en la obra únicamente por dos capítulos, los escritos por Prevosti (*Mecanismos genéticos de la evolución*) y José Pons Rosell (*Los mecanismos genéticos en el hombre*), mientras que la bioquímica solo cuenta con el redactado por Vicente Villar Palasí (*Origen de la vida*), cuyos contenidos se complementan con los de otro capítulo, escrito en este caso por el propio Crusafont (*Bioquímica, paleobioquímica y evolución*).

El libro constituyó, ciertamente, un hito para los estudios evolutivos en España gracias a sus contenidos, muy avanzados para la época, así como si se tiene en cuenta el contexto histórico en el que tuvo lugar su publicación. Así, en la España nacional-católica (1939-1975) la enseñanza y la divulgación de las ciencias estuvo supeditada al control por parte de la religión, bastión fundamental del régimen franquista. Por ello, la mayor parte de las obras, en especial aquellas que afectaban a las enseñanzas medias, defendían postulados teístas y creacionistas que implicaban una lectura literal del Génesis (Fig. 1; véase Blázquez-Paniagua 2001, 2011; Glick 2010). Dicha lectura se apoyaba en los argumentos de la Teología Natural (siglos XVI a XIX), elaborados por autores como John Ray (*The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation*, 1691) o William Paley (*Natural Theology, or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity collected from the Appearances of Nature*, 1802), quienes interpretaron la bondad del diseño natural como evidencia de la sabiduría infinita de Dios, según había quedado manifestada en el acto de la Creación por la perfección de las adaptaciones de los organismos (el argumento del “relojero” o, en su versión moderna, del “diseño inteligente”).

Una obra de gran influencia en el franquismo fue el libro “A Dios por la Ciencia”, del padre

Jesús Simón (Fig. 1b), que contó con diez ediciones entre 1941 y 1979, donde se exponían las maravillas y la perfección de la Naturaleza en todos sus órdenes (astronomía, zoología, botánica o anatomía humana) como pruebas de la existencia, poder y sabiduría divinos (Blázquez-Paniagua 2011). De manera similar, el manual de Ciencias Naturales de segundo curso de bachillerato del padre Vicente Muedra, publicado en 1956, incluía en su introducción una reproducción del primer capítulo del Génesis con una ilustración en la que se mostraba a Dios creando “los cuatro reinos” de la “escala de los seres naturales” (mineral, vegetal, animal y hominal), los cuales aparecían separados por abismos insondables que no permitían el paso de unos a otros, con el hombre situado como “Rey de la Creación” (Fig. 1a). Este autor publicó, igualmente, una obra en 1948 con un título explícito sobre sus contenidos, “*La Perfección Científica en las Obras Animales*”, en la que mostraba cómo los animales resolvían multitud de problemas en la naturaleza a través de comportamientos instintivos que eran la manifestación de la sabiduría y ciencia del ser superior que los había creado (Fig. 1c), usando abundantes ejemplos de defensa animal en cuya descripción aparecían metáforas bélicas (Blázquez-Paniagua 2011).

A todo ello se añadían también condicionantes ideológicos, pues las ideas neodarwinistas tuvieron connotaciones negativas en el franquismo debido a la adhesión a la causa republicana de Sir Julian Sorell Huxley (Londres, 1887-1975), uno de los principales promotores de la Nueva Síntesis evolucionista. Por otra parte, los planteamientos creacionistas eran, además, coherentes con la tradición esencialista platónica y aristotélica, en la que se concebía a las especies como entidades ideales, jerarquizables en complejidad y perfección según la *Scala Naturae* o Gran Cadena del Ser, en cuya cumbre se situaría el ser humano. Esta visión, ciertamente decimonónica, supuso una vuelta a los viejos debates pre-evolucionistas, ya superados, como los relativos a la generación espontánea y el origen de la vida, los planteamientos esencialistas sobre la inmutabilidad de las especies, o las teorías de las creaciones sucesivas de Jean Baptiste Cuvier y Alcide d'Orbigny para dar cuenta de los cambios en la composición de la biota a través del tiempo geológico (para una revisión a fondo sobre el tema, véase Blázquez-Paniagua 2011).

En este contexto de rechazo generalizado de las ideas “transformistas”, resulta sorprendente que un grupo de científicos, en gran parte paleontólogos, se atreviesen a aceptar abiertamente el hecho de la evolución, aun tratando de hacerlo compatible con el dogma católico. Fue quizás por ello que adoptaron un evolucionismo restringido, de carácter finalista y teísta, que iba desde la franca oposición a las ideas neodarwinistas hasta

su aceptación parcial. Así, Meléndez (1947) incluyó ya en su *Tratado de Paleontología* un capítulo sobre “el transformismo y la paleontología”, en el que hacía referencia a las “leyes de la Evolución” (generalizaciones empíricas) que explicaban la aparente direccionalidad y predictibilidad de los procesos evolutivos, como la ortogénesis de fondo de Haacke y Eimer, el incremento en complejidad de Lamarck (formulada en tiempos pre-evolucionistas por Linneo), el aumento en tamaño y especialización de los linajes de Cope y Depéret, la irreversibilidad de la evolución de Dollo, la nomogénesis de Berg (basada en las “transmutaciones” de Waagen), o las teorías sobre la inercia en el mundo orgánico de Nägeli, la senescencia racial de Hyatt y el tipostrofismo de Schindewolf, que describían la tendencia intrínseca de los linajes a degenerar hacia una “fase senil” (entendida por Meléndez como una metáfora) antes de su extinción (para una revisión sobre el tema, véase Palmqvist et al. 2016).

El compromiso de los paleontólogos que participaron en el libro con el hecho evolutivo es indiscutible, pese a que sus interpretaciones no siempre resultasen ortodoxas en el contexto neodarwinista imperante. Así, en el capítulo del libro titulado “*Problemática de la Evolución en las Ciencias Positivas*”, Crusafont afirmó explícitamente que: (1) *todo proceso histórico es evolutivo*; (2) *la evolución es un hecho y, como tal hecho, no es ya una teoría, ni una hipótesis*; y (3) *la evolución tiende a realizar sus estructuras de manera incoercible, valiéndose del material 'a mano' en cada momento* (idea que anticipa el concepto de “bricolaje adaptativo”; ver discusión sobre este trabajo en De Renzi 2011). De esta manera, Crusafont fue un paso más lejos como teórico de la Paleobiología y la Evolución, llegando incluso a proponer la creación de una rama de las ciencias naturales consagrada al estudio de los procesos evolutivos, a la que propuso llamar “*Proteognosia*”. Para Crusafont, el mecanismo de partida del cambio evolutivo estaría en la espontaneidad de las mutaciones (conforme a los trabajos de Hugo de Vries) y las pruebas observables del hecho de la evolución se encontrarían en la Paleontología (remitiéndose a la “*ley de la correlación orgánica*” de Cuvier para reconstruir las series evolutivas) y la Embriología (donde se apoyaba en Haeckel y su “*ley de la recapitulación biogenética*”). Por ello, Crusafont consideraba que las pruebas experimentales de la evolución provendrían, en última instancia, de la paleontología y de la biometría, remitiéndose a la noción de “*experimento natural*” de su colega y amigo el Prof. George Gaylord Simpson (Chicago, 1902-Tucson, 1984), pese a lo cual su visión de los procesos evolutivos no dejó de ser “*teillardiana*”. De hecho, para Crusafont la Nueva Síntesis estaba asociada a un indeterminismo de fondo, sin finalidad (fenome-

nología acausal, pues el punto de partida de la evolución es la mutación al azar), lo que partiría de posicionamientos reduccionistas que conducirían a un idealismo monista y a una teoría unitaria del universo (algo presente en Haldane).

Crusafont adoptó frente a estas posturas un planteamiento emergentista, contemplando el surgimiento de formas de organización progresivamente más complejas en el curso de la evolución, las cuales representarían una novedad cualitativa respecto a sus elementos inferiores, algo que enlaza con la “*Teoría de la Teleogénesis*” de su amigo Leonardi (1952), según la cual los seres vivos obedecían a un impulso interior que les llevaba a evolucionar hacia niveles de organización superiores, y con la “*Cosmolisis*” de Blanc (1942-1943), que contemplaba una tendencia evolutiva hacia la segregación de un tipo ancestral sintético en tipos particulares, el “*sintetotipo*” de Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja (1956, 1957), representado por los valores masterométricos del género *Cynodictis*, como se verá a continuación. Para el zoólogo Pierre-Paul Grassé (Dordoña, 1895-París, 1985), cada postura dejaría de lado aspectos relevantes de la evolución, como los derivados de una continuidad con Darwin y el *Origen de las Especies* (Haldane, Huxley y Simpson) y los que partirían de Lamarck y la *Filosofía Zoológica*, como la tipogénesis de Schindewolf y la ortogénesis de Eimer (segregación e intensificación de los caracteres en las líneas evolutivas).

La paleontología europea de mediados del s. XX: entre la Síntesis Neodarwinista, la ortogénesis y los planteamientos vitalistas

Hoy en día puede resultar un tanto extraña la influencia que tuvieron las ideas ortogeneticistas en los paleontólogos españoles y europeos de mediados del siglo pasado, más aún teniendo en cuenta el contexto de la Nueva Síntesis evolucionista, naciente en aquel entonces, y el auge del neodarwinismo en el mundo anglosajón. El término “*ortogénesis*” (autogénesis, evolución programada) fue acuñado en 1893 por el embriólogo alemán Johann Wilhelm Haacke (Clenze, 1855-Lüneburg, 1912), conocido por sus estudios sobre la oviparidad de los monotremas, quien se inspiró a su vez en las ideas del botánico suizo Carl von Nägeli (Kilchberg, 1817-Munich, 1891), descubridor de los cromosomas. Popularizado en 1898 por el zoólogo suizo neolamarckista Theodor Eimer (Stäfa, 1843-Tübingen, 1898), el concepto hacía referencia a aquellos procesos evolutivos resultantes de la variación dirigida, que se traducirían en una evolución en línea recta, sujeta a una trayectoria predeterminada y regular por fuerzas internas al organismo (Bowler 1979). Presentada como una alternativa al darwinismo y a la selección natural, para los ortogeneticistas la

variación no sería aleatoria y se podrían fijar rasgos no adaptativos (degenerativos) que llevarían los linajes a su extinción. Como evidencias de esta modalidad de cambio evolutivo, en la literatura paleontológica de finales del s. XIX e inicios del s. XX abundaban los ejemplos de “series evolutivas” (tendencias anagenéticas) de carácter aparentemente unidireccional, como las descritas en *Gryphaea*, *Planorbis*, *Megaloceros*, *Brontops* y *Mammuthus*, que podrían conducir a la extinción de los linajes (como en el caso de *Megalocerus giganteus*, el “alce irlandés”, cuyas astas hipertélicas le habrían abocado a la desaparición).

De hecho, cabe preguntarse hasta qué punto las ideas finalistas eran totalmente ajenas a los propios autores neodarwinistas, al menos en lo relativo a la noción de progreso en la evolución. Así, el propio Julian Huxley escribió: “*We can discern a direction – the line of evolutionary progress. And this past direction can serve as a guide in formulating our purpose for the future. Increase of control, increase of independence, increase of internal co-ordination; increase of knowledge, of means of co-ordinating knowledge, of elaborateness and intensity of feeling – those are trends of the most general order*” (Huxley 1942). Ya más recientemente, Szathmary y Maynard Smith (1995) afirmaron: “*There is no theoretical reason to expect evolutionary lineages to increase in complexity with time, and no empirical evidence that they do so. Nevertheless, eukaryotic cells are more complex than prokaryotic ones, animals and plants are more complex than protists, and so on. This increase in complexity may have been achieved as a result of a series of major evolutionary transitions. These involved changes in the way information is stored and transmitted*”. Para Szathmary y Maynard Smith estas grandes transiciones evolutivas incluirían el paso desde: (1) moléculas replicantes a poblaciones de biomoléculas en compartimentos; (2) replicadores no ligados a cromosomas; (3) ARN como gen y enzima a ADN y proteínas (código genético); (4) procariotas a eucariotas; (5) clones asexuales a poblaciones sexuales; (6) protistas a animales, plantas y hongos; (7) individuos solitarios a colonias (castas no reproductivas); y (7) sociedades de primates a sociedades humanas (lenguaje).

De hecho, la noción de progreso toma relevancia al introducir una perspectiva temporal (como puede ser el desarrollo ontogenético de un organismo o la evolución de la vida en la Tierra), por lo que esta concepción impregna también el pensamiento en otras disciplinas de carácter histórico, como ocurre particularmente en el caso de la Historia del Arte, por ejemplo al comparar la iconografía hierática sin profundidad del románico con la perspectiva introducida en el Renacimiento (ver discusión en Hazan 2010). Así, incluso el propio Simpson (1949) afirmó que

“it is impossible to think in terms of history without thinking of progress”. En realidad, la idea de una progresión de la vida desde lo simple (inferior) a lo complejo (superior) es muy antigua, pues existía ya en las concepciones pre-evolutivas (teología semítica, *scala nature* de Aristóteles) y tomó fuerza con la teoría de Lamarck. En su versión moderna, el progreso en el curso de la evolución tendría lugar mediante una serie de tendencias evolutivas resultantes en una mayor complejidad (McDhea 1998; Turney 1999), las cuales incluirían: (1) el incremento de entropía al diversificarse un clado (aumento de disparidad morfológica); (2) la intensificación de los flujos de energía (v.g., homeotermos vs. poiquilotermos); (3) el aumento en versatilidad evolutiva (mayor homeostasis, eficiencia mecánica y capacidad de explotar los recursos), lo que llevaría a una disminución de la pleiotropía y un aumento en el grado de modularidad de los organismos; (4) un desarrollo más estructurado jerárquicamente (las alteraciones tempranas del desarrollo tienen grandes efectos fenotípicos y producen estructuras generativamente arraigadas, por lo que los saltos hacia nuevos picos en el paisaje adaptativo son cada vez más improbables, como sugiere el que no hayan surgido nuevos tipos de metazoos desde el Cámbrico); (5) mayor profundidad estructural y aumento de complejidad en la historia de la biota, lo que ha llevado a la aparición de nuevos niveles de organización y selección; (6) incremento de homeostasis fisiológica e independencia del medio; (7) aumento de adaptabilidad (capacidad de los organismos de sobrevivir y reproducirse en un ambiente determinado); (8) aumento del tamaño corporal, como generalización empírica de la regla de Cope/Depéret (Newell 1949), pues los organismos grandes presentan ventajas frente a la competencia inter- e intraespecífica, lo que permite un aumento de complejidad y, con ello, un incremento en el grado de división interna del trabajo (Bonner 1988); (9) complejidad, entendida como el número de estructuras diferentes que posee un organismo o el número de etapas en su desarrollo ontogenético; y (10) aumento de evolucionabilidad (capacidad de evolucionar), lo que implicaría que las tasas evolutivas se acelerarían en el tiempo; aun no siendo un rasgo sujeto directamente a selección darwiniana, la evolución biológica y, sobre todo, la cultural parecen apoyarlo, como muestra el aumento exponencial de la capacidad craneana en el género *Homo* durante los últimos 2,5 Ma y los desarrollos culturales asociados.

En todo caso, el paradigma evolutivo centroeuropeo de la primera mitad del s. XX se vio imbuido de las teorías de la "evolución transiliente" de dos científicos alemanes, el paleontólogo Otto Heinrich Schindewolf (Hanover, 1896-Tübingen, 1971) y el genetista Richard B. Goldschmidt (Francfort, 1878-

Berkeley 1958). El punto de partida de ambos estaría en las ideas de los mutacionistas, como Hugo de Vries (Haarlem, 1848-Lunteren, 1935), botánico holandés redescubridor de las leyes de Mendel, y el genetista William Bateson (Whitby, 1861-Merton, 1926), para quienes la mutación sería el agente creativo del cambio orgánico frente a la selección natural. Este punto de vista, enfrentado a los planteamientos gradualistas de Darwin, les llevaría hacia una concepción discontinua o "saltacionista" de la evolución, encontrando una fuerte oposición en la escuela de los "biómetras", representada por Walter F. R. Weldon (Highgate, 1860-Oxford, 1906) y Karl Pearson (Londres, 1857-1936), quienes defendían el papel de la variación continua e incremental en los procesos evolutivos (Larson 2006). Una obra clave en este contexto sería el estudio de Bateson (1894), titulado "*Materials for the study of variation, treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*", donde documentaba una amplísima variedad de rasgos teratológicos de carácter discontinuo, algunos de ellos presumiblemente originados en mutaciones homeóticas, como por ejemplo el caso de una langosta espinosa (*Palinurus penicillatus*) con una antena en la posición del ojo izquierdo (mutación *antennapedia*). Tales observaciones les llevaron a resucitar la vieja idea, ya expresada por el naturalista francés Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (Étampes, 1772-París, 1844), de que las monstruosidades podrían dar lugar a nuevas especies por "transición instantánea", lo que vendría a desafiar la vieja noción de *Natura non facit saltum*. En todo caso, la rápida caída del mutacionismo no significó el final de las teorías de la evolución transiliente. Así, el botánico John Christopher Willis (Birkenhead, 1868-Montreux, 1958) afirmó en 1922 que cada género sería el resultado de una única mutación. En este contexto, los trabajos de Schindewolf y Goldschmidt supusieron un renacimiento de las ideas transilientes en la primera mitad del s. XX, tal y como ocurriría nuevamente algo más tarde, en los años 70, con la propuesta del modelo de los equilibrios intermitentes (*punctuated equilibria*) por parte de los paleontólogos Stephen Jay Gould (Nueva York, 1941-2002) y Niles Eldredge como alternativa al "gradualismo filético" de la síntesis (para una revisión del tema, véase González Donoso 2009), o la selección de especies de Steven M. Stanley.

En uno de sus primeros libros, titulado "*Paleontología, Desarrollo y Genética: Crítica y Síntesis*", el cual nunca se llegó a traducir del alemán al inglés (Levit y Olsson 2006), Schindewolf (1936) afirmó que un nuevo nivel de organización, como una familia o un orden, no aparece por transformación lenta y continua de las especies sino por saltos, esto es, por perturbaciones instantáneas debidas a "macro-mutaciones", entendidas como mutaciones

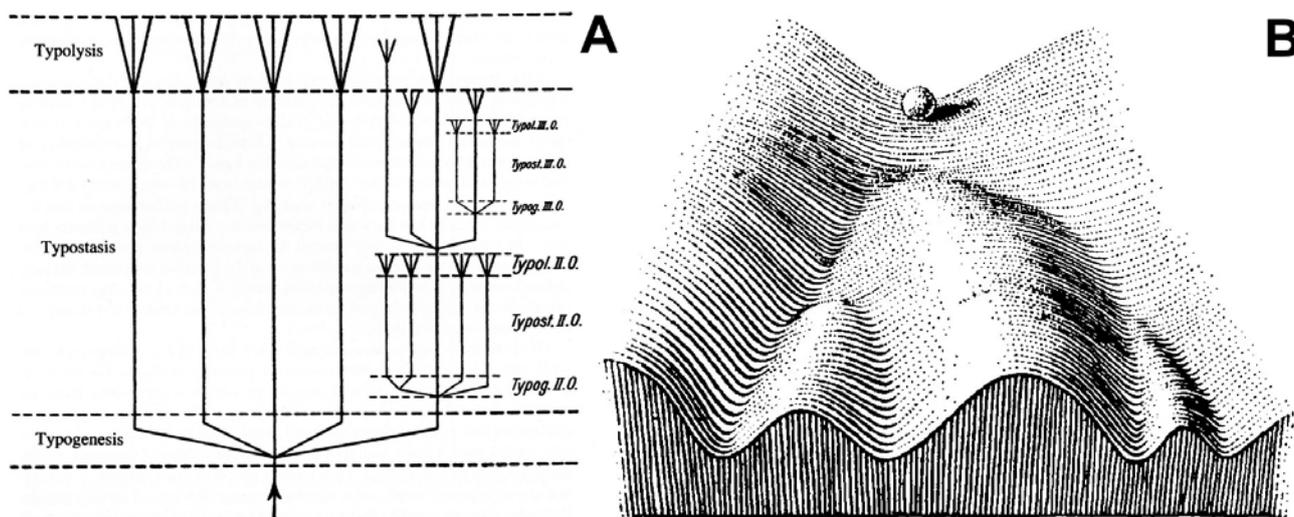


Fig. 2. Desarrollos nomotéticos de la teoría evolutiva en Europa a mediados del siglo XX. **A:** teoría ortogeneticista del tipostrofismo, del paleontólogo alemán Otto H. Schindewolf, que contemplaba una fase inicial (tipogénesis) con el origen saltacional de los clados gracias a la aparición de variaciones tempranas en la ontogenia que progresarían por proterogénesis hasta llegar al estadio adulto, seguida de una fase de elaboración progresiva del nuevo clado (tipostasis) y una fase final de deterioro del mismo (tipolisis) debida a la sobreespecialización (Schindewolf 1950). **B:** “paisaje epigenético” del embriólogo británico Conrad H. Waddington, metáfora para ilustrar cómo la regulación genética determina el desarrollo y la diferenciación celular, en la que cada valle al que puede caer la bolita describe una trayectoria del desarrollo o “creodo”, la cual conduce a un tipo celular concreto (Waddington 1957).

"normales" que afectarían a los primeros estadios del desarrollo y, por ello, tendrían grandes efectos fenotípicos. Schindewolf ilustró esta idea con la famosa frase *"la primera ave habría nacido del huevo de un reptil"*. En ella hacía referencia a su concepto de "proterogénesis" (cenogénesis), referido a aquellas características que surgen en los primeros estadios de desarrollo y en el transcurso de la evolución acaban afectando a los estadios ontogenéticos posteriores, tal y como documentó en los ammonites, su grupo fósil de estudio. En realidad, lo que Schindewolf quería expresar es que el huevo sería el de un animal que de adulto era todavía un reptil, aunque antes de la eclosión presentaba ya caracteres avianos. Esta idea, que enlazaría con los planteamientos de finales del s. XVIII de Goethe y la *Naturphilosophen* alemana, remite también al concepto de evolución clandestina del embriólogo británico Sir Gavin R. de Beer (New Malden, 1899-Alfriston, 1972).

En su obra clave, *"Basic Questions in Paleontology"*, publicada en alemán en 1950 y traducida al inglés en 1993, Schindewolf afirmó que resulta inconcebible pensar en una transición lenta y gradual desde la articulación mandibular reptiliana a la de un mamífero manteniendo en todo momento su funcionalidad; para él, la transformación del hueso cuadrado, del articular y del angular en los elementos de la cadena osicular del oído medio (yunque, martillo y estribo, respectivamente) debió haber tenido lugar de manera súbita y discontinua en el estadio embrionario. No obstante, conviene indicar que el registro fósil de los terápsidos del Pérmico, formas de transición entre los reptiles pelico-

saurios y los sinápsidos más avanzados, muestra una transición gradual en la articulación mandibular, con la existencia de formas intermedias que presentan una doble articulación plenamente funcional (una inferior, reptiliana, en la que el articular y el angular de la mandíbula se articulan con el cuadrado del cráneo, y otra superior, propia ya de un mamífero, en la que el dentario se articula directamente con el escamoso). En todo caso, Schindewolf integró las macromutaciones en su teoría evolutiva, proponiendo una interpretación del registro fósil alternativa al gradualismo de Lyell y Darwin, basada en sus ideas ortogeneticistas, de evolución saltacional y catastrófica, pues contemplaba ya por aquel entonces la posibilidad de que las crisis bióticas tuviesen como agentes causales factores de orden cósmico, como los impactos meteoríticos y la radiación letal proveniente de la explosión de supernovas; esta ideas, bastante avanzadas, enlazarían con los planteamientos neocatastrofistas de David M. Raup (Boston, 1933-Sturgeon Bay, 2015) y J. John Sepkoski (Presque Isle, Maine, 1948-Chicago, 1999), basados en la distribución periódica de los eventos de extinción en el registro fósil del Fanerozoico.

Schindewolf planteó en dicha obra su teoría ortogeneticista del tipostrofismo, según la cual los grupos animales atravesarían en el curso de su evolución fases similares a las del desarrollo de un organismo (Fig. 2a). La primera sería la tipogénesis, análoga al nacimiento del individuo, que contemplaría el origen brusco, explosivo, del taxón (orden o clase), mediante la aparición de variaciones tempranas en la ontogenia que

saltos, al considerar que la presencia de un ojo cada lado del cuerpo sería incompatible con el género de vida de estos peces. No obstante, los géneros *Amphistium* y *Heteronectes*, del Eoceno (50 Ma), ilustran la evolución gradual de la asimetría craneana en estos peces (Friedman, 2008). De manera similar, el caparazón de las tortugas sería otro antiguo candidato a “monstruo con porvenir”, en tanto que difícilmente se podría considerar funcional sin estar completamente formado, el cual se ha descartado recientemente tras el descubrimiento de *Odontochelys semitestacea*, del Triásico superior de China (220 Ma), una prototortuga con dientes y sin plastron dorsal (Li et al. 2008), cuya parte inferior del caparazón se especula que podría haber servido de protección ventral frente al ataque de tiburones (aunque este fósil abre también la posibilidad de considerar que dicha tortuga provendría de un ancestro terrestre, por lo que la reducción del plastron habría tenido lugar ya en el mar, como ocurre en la tortuga laúd). En todo caso, las ideas de Schindewolf y Goldschmidt parecen haber sido en gran medida ajenas al pensamiento de los autores del libro “*La Evolución*”, pues tan solo se encuentra en dicha obra una breve referencia al tipostrofismo en el capítulo de Meléndez (aunque Crusafont y Truyols hicieron referencia a dicho concepto en su segundo artículo de *Evolution*, como se comenta más adelante).

En todo caso, uno de los trabajos más importantes para conocer la visión temprana de Crusafont sobre el hecho de la evolución es el publicado en 1948, titulado “*Concepciones cosmovitalistas del evolucionismo*” (Crusafont 1948). En él presenta la propuesta de una doctrina ecléctica, armonizadora de los aspectos mecanicistas y finalistas de la evolución. Según Crusafont, en un estrato inferior se encontrarían los modos o mecanismos de la evolución, mientras que la direccionalidad e irreversibilidad del hecho evolutivo, entendidas en un sentido vitalista, se situarían en un estrato superior. Para Crusafont, las ideas vitalistas surgirían de la existencia de factores no materiales en el proceso evolutivo, de amplia aceptación por parte de una serie de autores en aquel entonces (por ejemplo, el impulso vital creador de Bergson, la entelequia de Driesch, la aristogénesis de Osborn, la nomogénesis de Berg, los agentes espirituales de la evolución dirigida de Broom, la voluntad de la especie de Schopenhauer, la idea directriz de Claude Bernard o la psiquis formatrix de Teilhard de Chardin).

En este artículo, Crusafont parece anticipar hasta cierto punto una serie de ideas, como la noción de “mutación dirigida”, la de limitaciones morfogénicas (*constraints*) e, incluso, la de “mutagénesis preaptativa”. Así, en relación a la primera de ellas, manifestó que: “*No podemos negar el valor de génesis de nuevas formas al proceso del mutacionismo; éste es el que, en*

último término, debe conducir a la diferenciación específica en el transcurso prolongado de los tiempos. Pero ¿qué es lo que produce esta mutación? ¿Qué factor interviene en este diseño de las mutaciones para que éstas se produzcan en determinados sentidos, se muestran así como conducidas?” Igualmente, de sus siguientes palabras se desprende una visión lamarckista del proceso evolutivo en la que incluso anticipa el concepto moderno de mutagénesis adaptativa: “*Concebimos que las mutaciones tienen todas ellas la probabilidad de realizarse [...] en infinitas direcciones, pero no se producen siempre todas ellas. Entonces, ¿por qué no suponer que una energía especial procedente del medio, siempre tan potente, no ha de acumularse lentamente sobre el genoma y por una correlación a distancia provocar el desencadenamiento de las alteraciones [de los genes] o de las aberraciones cromosómicas en determinados sentidos? Imaginemos que esta fuerza energética [acumulada en el seno del núcleo de las células] procedente del medio ambiente actúa [...] de forma latente hasta que llega el momento de su desencadenamiento, principalmente en el óptimo biológico [...] la eclosión mutativa estaría [...] en relación directa a la potencia de las fuerzas actuantes*”. Por otra parte, en este artículo también se dejan entrever ideas que podrían enlazar con la noción de “evolución transiliente” e, incluso, con las ideas modernas sobre las radiaciones adaptativas y la generación temprana de disparidad en el morfoespacio: “*De esa manera, concebimos que si ya anteriormente el medio ha influido en la preparación de los posibles stocks de formas viables, una especie de anteadaptación, también después, una vez realizado el mecanismo de la saltación que ha producido un cierto número de formas preadaptadas, influyen en el sentido darwiniano y lamarckiano de su fijación sobre el medio (postadaptación) y de su eliminación. Se insinúa, pues, una ramificación politómica del tronco originario [...] en la que se verificaría como una [...] “poda” del árbol así construido en virtud de las leyes adaptativo-selectivas*”. Más aún, los planteamientos de Crusafont se aproximan al tipostrofismo de Schindewolf, pese al hecho de no citar explícitamente a este autor (al parecer, Crusafont no leía el idioma alemán; E. Aguirre, comunicación personal): “*En la mayoría de las veces los grupos de seres aparecen bruscamente (criptogénesis), después evolucionan y progresan en curva ascensional de desarrollo y perfeccionamiento, para después entrar en fase declinativa hasta su completa desaparición y extinción*”. Finalmente, Crusafont trata de conciliar su visión finalista del hecho evolutivo con las posturas mecanicistas de la síntesis, dejando explícito que “*Es evidente que las mutaciones se producen al azar, pero este azar se desnaturaliza mediante una fuerza*

orientadora que se vale de procedimientos materiales para llevar a cabo su obra. He aquí como no existe incompatibilidad alguna [...] entre la concepción vitalista y la mecanicista". Una discusión a fondo sobre la influencia de las posturas vitalistas y finalistas en los paleontólogos españoles de la época se encuentra en Galleni (2011), Blázquez-Paniagua (2009) y Catalá-Gorgues (2013). Un desarrollo más profundo de la formación inicial y los planteamientos teóricos de Crusafont aparece en De Renzi (2011, 2016). Finalmente, para una revisión sobre la relación científica y personal entre Crusafont, Truyols y Simpson, véase Acosta-Rizo (2013) y Catalá-Gorgues (2013).

Los "Cursillos Internacionales de Paleontología de Sabadell"

Durante el verano de 1952 tuvo lugar la celebración de un "Cursillo Internacional de Paleontología" en el Museo de Sabadell, al que seguirían tres más con la misma denominación y periodicidad bienal (Fig. 3). La organización de tales eventos recayó en las dos figuras preeminentes de la paleontología catalana, Crusafont y Villalta, encargándose de la secretaría Truyols, un joven y prometedor colaborador del primero en aquellos tiempos. Según relata este último, resulta difícil concebir hoy día cómo se las arreglaron sus organizadores para celebrar unos ciclos de conferencias de carácter marcadamente internacional en aquella España aislada de la posguerra, cuando ni siquiera existían las fotocopias y hacerse con una separata o un libro científico era poco menos que imposible (Truyols 2004). Pese a ello, los cursillos fueron todo un éxito, pues en el primero de ellos se inscribieron ya 60 participantes, lo que por un lado proporcionó a sus organizadores la oportunidad de dar a conocer los principales yacimientos fósiles de la región (en especial los de la cuenca del Vallés-Penedés, en la que se asienta la ciudad de Sabadell), así como las series estratigráficas en las que se ubican, y por otro las ideas que se venían generando en España sobre la paleontología y la filogenia de los mamíferos.

El cartel de personalidades científicas que acudieron a debatir en estos eventos es realmente impresionante, lo que avala el buen hacer y la calidad de la trayectoria científica de sus organizadores, contándose entre ellas a Jean Piveteau (Univ. de la Sorbona), autor del *Traité de Paléontologie*, Jean Viret (Museo de Historia Natural de Lyon), Johannes Hürzeler (Museo de Basilea), Piero Leonardi (Univ. Ferrara), G.H.R. von Koenigswald (Univ. Utrecht e Instituto de Investigación de Senckenberg), Frederic M. Bergounioux (Univ. Católica de Toulouse), Antony J. Sutcliffe (Museo de Historia Natural de Londres), Birger Bohlin (Univ. Uppsala), Björn Kurtén (Univ. Helsinki) y Donald E. Savage



Fig. 3. Los "Cursillos Internacionales de Paleontología de Sabadell" (1952-1958), como antecedentes del libro "*La Evolución*". **A:** sesión de comunicaciones durante el III Cursillo, celebrado en 1956; en primer término aparece el Prof. Miquel Crusafont i Pairó, organizador de estos eventos bienales, tras él se sitúa su colaborador, el Dr. Josep Fernández de Villalta, y a la derecha de Crusafont se encuentra el Prof. Jean Piveteau; al fondo aparece de pie el Prof. Jaime Truyols Santonja, secretario de los encuentros, proyectando las diapositivas. **B-D:** conferencias de Crusafont, Villalta y Piveteau, respectivamente, durante el I Cursillo. **E:** grupo de participantes españoles preparados para la excursión del II Cursillo; en la parte inferior izquierda aparece Villalta, uno de los organizadores, y en el centro se encuentra el Prof. Emiliano Aguirre. **F:** Truyols y Aguirre, este último todavía con sotana, intercambian impresiones sobre sus cámaras fotográficas durante el I Cursillo. **G:** explicación de campo de Truyols durante la celebración del I Cursillo. Fotografías facilitadas al autor por Montserrat Truyols Massoni.

(Univ. Berkeley). Algunas de las conferencias pronunciadas en los "cursillos", así como las contribuciones de los asistentes en temas relacionados con las actividades desarrolladas en paralelo a los mismos, por ejemplo la Primera Reunión del Terciario, se publicaron posteriormente en la serie *Cursillos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada*.

Por otra parte, tal y como relata Truyols (2004), durante la celebración de los cursillos se asistió a un cambio de paradigma en la paleontología europea, pues si bien “*en los dos primeros predominaban en las discusiones las posturas ortogenéticas y finalistas de los participantes, que en su mayoría eran franceses, italianos y españoles (la sombra de Teilhard de Chardin, de actualidad en la época, flotaba en el ambiente de manera ostensible), en los dos restantes, con presencia añadida de paleontólogos de formación distinta y de cultura anglosajona, la voz de un neodarwinismo no finalista se hizo oír de manera cada vez más insistente*”. Existía, no obstante, un precedente de tales debates, pues en el primer encuentro sobre Paleontología y Evolución de París, organizado por Piveteau en 1947, ya se confrontaron ideas sobre la ortogénesis por parte de las escuelas latina y angloamericana, representadas por Teilhard de Chardin y Simpson, respectivamente (Galleni 2011).

Llegados a este punto, cabe preguntarse por las claves que permitieron atraer a estos “cursillos”, en las condiciones difíciles de la época, a un elenco tan variado de participantes, entre los que se encontraban las figuras más prominentes de la paleontología europea. Ciertamente, el prestigio de la carrera investigadora de sus organizadores debió jugar un papel determinante en esta empresa y una de las claves de este prestigio se encuentra en los estudios biométricos desarrollados por Crusafont y Truyols sobre los carnívoros “fisípedos” del Cenozoico. Tales trabajos, publicados en las prestigiosas revistas *Evolution* y *Nature* en tiempos bien alejados de la demanda curricular impuesta actualmente por los sexenios, contribuyeron a dar a conocer internacionalmente la excelencia de sus enfoques “masterométricos”, lo que sin duda contribuyó decisivamente al éxito de la empresa.

La “masterometría” y el nacimiento de la Paleontología moderna en España

Los estudios del binomio Crusafont-Truyols, que tanto llegaron a impresionar a Simpson, comenzaron con un trabajo publicado en la revista *Estudios Geológicos* en el interludio entre el primer cursillo y el segundo (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja 1953). En él analizaban un ángulo (de ahí que en el título se hablase de un “ensayo goniométrico”) ligado a la funcionalidad de la carnífera inferior (m1) de los fisípedos, el llamado ángulo α , tomado en una vista labial de la pieza entre una línea tangente a las dos convexidades del esmalte en el cuello de la corona sobre el inicio de ambas raíces y otra línea, en este caso tangente al vértice del protocónido (la principal cúspide cortante del trigónido) y al saliente máximo del talónido de la

carnífera (que suele coincidir con el hipocónido). Dicho ángulo separa claramente a las formas hipercarnívoras, como ocurre con los félidos (en los que el talón de la carnífera se reduce en un grado extremo), de las hipocarnívoras, como en el caso de los úrsidos (en los que el talónido está más desarrollado que el trigónido). Posteriormente, añadieron a sus estudios un segundo módulo angular, el ángulo β , tomado en la vista oclusal de la carnífera superior (P4), el cual relaciona la longitud y anchura máximas de la pieza al nivel del protocono, estimando el ángulo que separa las líneas que unen el metacono con el punto más anterior del parastilo (cúspide secante) y con el protocono (cúspide machacadora). En este caso, los valores del ángulo son menores en las formas hipercarnívoras y más altos en las hipocarnívoras, obviamente, pues en estas últimas la cúspide interna (protocono) está más desarrollada (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja 1957). Finalmente, en este trabajo también analizaron sectorialmente la dentición yugal en la mandíbula, tomando las longitudes de tres regiones con distinto significado funcional (lacerante, cortante y triturante, en su terminología): (1) la que se extiende desde el borde anterior de la serie hasta el paracónido del m1 (P); (2) la que parte de este punto hasta el protocónido (C); y (3) la que discurre desde aquí al borde posterior de la última pieza dentaria (T).

Una vez definidas tales variables, y de ahí lo avanzado de sus planteamientos teóricos, caracterizaron biométricamente las diferentes familias de carnívoros fisípedos a partir de sus valores tanto en el caso de las especies modernas como en el de las extintas, procediendo a un ajuste entre α y β , por un lado, y entre las coordenadas triangulares de P, C y T, por otro (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja 1956, 1957, 1958). Ello les permitió definir sendos morfo-espacios empíricos (concepto desarrollado por David Raup en la siguiente década desde una perspectiva teórica para las conchas espiraladas) y, con ello, estimar los cambios en tales características durante la evolución del grupo a lo largo del Cenozoico. Este enfoque novedoso inspiró posteriormente a varios autores en la caracterización ecomorfológica de los carnívoros (véase, por ej., Van Valkenburgh 1985; Figueirido et al. 2011), siendo sin duda lo que motivó que Simpson se ofreciese a traducir sus trabajos al inglés para su publicación en un artículo en *Evolution* (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja 1956), revista de la *Society for the Study of Evolution* que representaba el órgano consagrado de los partidarios de la síntesis neodarwinista (Catalá-Gorgues 2013), y que realizase luego, transcurrida ya casi una década de la publicación original, una revisión crítica del mismo en dicha revista (Simpson 1965), la cual fue convenientemente replicada al año siguiente por los españoles (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja 1966).

Entrando en mayor detalle en el trabajo de Crusafont y Truyols de 1956 en *Evolution*, la principal novedad del mismo fue la caracterización funcional de las regiones ocupadas por los representantes de las diferentes familias de carnívoros en el morfoespacio definido por los ángulos α y β , así como la diversificación ecológica de dichas familias a lo largo del Cenozoico, puesta de manifiesto a partir de su ocupación progresiva del morfoespacio disponible, tal y como reconoció el propio Simpson en su revisión de 1965. Ahora bien, lo interesante desde un punto de vista conceptual es la explicación ofrecida por los autores a dicho patrón evolutivo. Así, para Crusafont y Truyols la distribución de las especies en el morfoespacio de los ángulos α y β se orientaba según un “eje canónico de variación” o “eje directriz” a ambos lados de los valores que tomaría una forma ancestral, el llamado sintetotipo, representado en la morfología del género *Cynodictis*. A partir de los valores centrales de α y β habría entonces dos direcciones posibles de cambio evolutivo (ortogenético), lo que en su terminología representaría la “extensión” o “avance filogenético” a lo largo de este eje directriz conduciría, por un lado, hacia valores mayores de α y menores de β los cuales conducirían a la rama aeluroide (Feliformia), cuyas familias ocuparían progresivamente la región más hipercarnívora del morfoespacio disponible; por otro, la evolución hacia valores menores de α y mayores de β conduciría a la aparición de los rasgos propios de las formas hipocarnívoras, representadas por las formas más derivadas de la rama arcoide (Caniformia). En cambio, la variación ortogonal al eje canónico vendría a representar una “dispersión” de especies que mostraban “valores aberrantes”. Tal y como señala Catalá-Gorgues (2013), el propio Huxley encontró un aval en este trabajo a sus ideas sobre la estasisgénesis o “evolución horizontal”, lo que motivó que realizase la traducción de un nuevo artículo de Crusafont y Truyols, en este caso nada más y nada menos que para su publicación en la revista *Nature*, lo que definitivamente significó la internacionalización de los estudios realizados por el binomio de paleontólogos españoles.

En su revisión de 1965 sobre el trabajo de Crusafont y Truyols de 1956, cuya aportación calificó Simpson como una herramienta morfométrica poderosa para el estudio de características adaptativas que hasta ese momento solo se habían podido estudiar cualitativamente, Simpson interpretó que el término correcto para la interpretación que daban Crusafont y Truyols a su “extensión filogenética” sería el de evolución cladogenética, mientras que su “dispersión” debería entenderse como cambio anagenético, conceptos más en consonancia con la síntesis neodarwinista; ahora bien, Simpson matizó que no se podía distinguir entre ambas, pues para él la

línea canónica no era más que la curva de regresión estadística de los valores de α y β , por lo que tanto la diversificación cladogenética (*splitting*) como la evolución anagenética implicarían desplazamientos a lo largo de dicho eje y dispersión en torno al mismo. En su argumentación posterior, que comenzaron explicando la condición de “amigo y colega” de Simpson, Crusafont y Truyols indicaban que su interpretación se fundamentaba en que los tipos más “primitivos”, con las adaptaciones básicas del “suborden fisípedos”, serían los que se sitúan sobre el “eje canónico”, por lo que dicho eje representaría el “florecimiento progresivo” de dichas adaptaciones. Más aún, contradijeron la observación de Simpson de que el número de formas situadas a ambos lados de los valores de $\alpha/2$ y $\beta/2$ era similar, pues las formas hipocarnívoras eran mucho más abundantes y, en cambio, se distanciaban menos del tipo ancestral que las hipercarnívoras, más especializadas. Como explicación, indicaron que la solución adaptativa de estas últimas, la supresión del metacónido, limitaba las posibles combinaciones entre la carnívoras superior y la inferior, lo que sería un claro anticipo de la idea de “*constraint adaptativo*”. Respecto a su sintetotipo, representado por *Cynodictis* o una forma similar, indicaron que se trataba del “punto de partida” en la evolución de los fisípedos según una lógica “ortogenética y tipogenética”, tal y como muestra la dentición decidua de los hipocarnívoros e hipercarnívoros actuales, que parte en todos ellos de valores de estos ángulos próximos a los del sintetotipo, lo que sugiere que la evolución de las carnívoras en las familias de fisípedos tuvo lugar mediante la segregación de los caracteres inicialmente presentes en dicha forma ancestral según diferentes “tendencias tipogenéticas”, encuadrables en la teoría de la “cosmogénesis” de Blanc. Una vez aclarado esto, y conscientes del posible rechazo que pudiese suscitar su posicionamiento en el mundo anglosajón, se ocuparon en aclarar que dicha interpretación no estaba en disonancia con la postura mantenida por los neodarwinistas, entre quienes ellos mismos se contaban, ya que en definitiva no pretendían desentrañar con su trabajo los “mecanismos internos” de la evolución, dejando libertad para su interpretación en función de la “escuela” de cada autor. Ahora bien, por si quedasen dudas, el trabajo finalizaba con la afirmación de que Crusafont intentó reconciliar en un artículo previo (Crusafont-Pairó 1965) los puntos de vista de los sinteticistas con la existencia de una “ortogénesis de fondo”, en el sentido teilhardiano de la evolución que lleva hacia la humanidad, el punto omega.

Con independencia de las posturas mantenidas en relación a la interpretación de los mecanismos de la evolución por los paleontólogos españoles en éstos y otros trabajos similares, no podemos

olvidar el papel que desempeñó esta disciplina a mediados del siglo pasado no solo a la hora de superar el aislamiento internacional de la ciencia española, sino colocándola en vanguardia en una serie de campos, como la morfometría. Aún hoy resulta profética su visión, plasmada en el capítulo de Truyols del libro “*La Evolución*” de la BAC, titulado “*Parámetros numéricos en la evolución orgánica: paleontología, evolución y matemática*”. En palabras de Truyols, “*He aquí, pues, el panorama de una Paleontología insólita, de una Paleontología totalmente insospechada por quienes la imaginan todavía bajo su primitiva faceta exclusivamente descriptiva [...] La Paleontología de hoy busca sus nuevos derroteros por el camino de la cuantificación progresiva. En su transformación, la Paleontología está jugando la baza de la matematización [...] Y es doloroso contemplar cómo, a pesar de ello, muchos paleontólogos, totalmente indiferentes al latido vital de su alrededor, no se dan cuenta [...] de que estamos sumergidos en el fragor de una verdadera, trascendental batalla*”. Lamentablemente, pese al carácter profético de estas palabras, la incorporación de los enfoques cuantitativos a la Paleontología española se demoraría al menos tres décadas más.

Agradecimientos

Esta comunicación está dedicada al Profesor Jaime Truyols Santonja, a quien tuve la fortuna de tratar personalmente con motivo de una tesis doctoral presentada en Málaga, cuyo tribunal presidió en 1997. Durante esos días “Don Jaime” nos habló de sus experiencias en el campo de la “masterometría”, explicándonos con humildad su relación con George G. Simpson y su propuesta de publicar sus trabajos en la revista *Evolution*. Ni que decir tiene que siendo yo entonces relativamente joven, conocer a un personaje de semejante talla humana y profesional me dejó una impronta indeleble.

REFERENCIAS

Acosta-Rizo, C. 2013. Un pie en el cielo y otro en la ciencia: las interacciones productivas de Miquel Crusafont (1910-1983). *Dynamis* 33: 321-342.

Bateson, W. 1894. *Materials for the Study of Variation: Treated with Especial Regard to Discontinuity in The Origin of Species*. Cambridge Univ. Press, Reino Unido.

Blanc, A.C. 1942-1943. Cosmolisi. Interpretazione genertico-storica delle entità e degli aggruppamenti biologici ed etnologici. *Rivista di Antropologia* 34: 179-290.

Blázquez-Paniagua, F. 2001. La Teoría Sintética de la Evolución en España. Primeros encuentros y desencuentros. *Llull: Revista de la Sociedad Española de Historia de las Ciencias y de las Técnicas* 24: 289-314.

Blázquez-Paniagua, F. 2009. La recepción del darwinismo en la universidad española (1939-1999). *Anuario de Historia de la Iglesia* 18: 55-68.

Blázquez-Paniagua, F. 2011. A Dios por la ciencia. Teología natural en el franquismo. *Asclepio* 63: 453-476.

Bonner, J.T. 1988. *The Evolution of Complexity*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Bowler, P.J. 1979. Theodor Eimer and orthogenesis: evolution by 'definitely directed variation'. *J. History of Medicine and Allied Sciences* 34: 40-73.

Catalá-Gorgues, J.I. 2013. Miquel Crusafont, George Simpson y la internacionalización de los estudios de paleontología evolutiva en España. *Dynamis* 33: 343-364.

Crusafont-Pairó, M. 1948. Concepciones cosmovitalistas del evolucionismo. *Publ. del Museo de Sabadell* fasc. IV: 5-29.

Crusafont-Pairó, M. 1965. Neo-darwinismo y ortogeneticismo: un intento de conciliación. *Atlántida* 16: 394-401.

Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. (eds.) 1966. *La Evolución*. La Editorial Católica, S.A. Biblioteca de Autores Cristianos, Sección VI (Filosofía) 258, Madrid.

Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnicera inferior de los fisípedos. *Estudios Geológicos* 18: 225-254.

Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1956. A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314-332.

Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1957. Estudios masterométricos en la evolución de los fisípedos. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España* 68: 83-224.

Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1958. A quantitative study of stasigenesis in fissipede carnivores. *Nature* 181: 289-290.

Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1966. Masterometry and evolution, again. *Evolution* 20: 204-210.

De Renzi, M. 2011. Miquel Crusafont como paleobiólogo teórico: Una perspectiva no convencional para la evolución orgánica. *Actas de las XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sabadell*, 3-18.

De Renzi, M. 2016. Miquel Crusafont, sus circunstancias iniciales y sus primeras ideas evolucionistas. *Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Cuadernos del Museo Geominero* 20: 521-526.

- Figueirido, B., MacLeod, N., Krieger, J., De Renzi, M., Pérez-Claros, J.A. y Palmqvist, P. 2011. Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape. *Paleobiology* 37: 490-518.
- Friedman, M. 2008. The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature* 454: 209-212.
- Galleni, L. 2011. Teilhard de chardin and the latin school of evolution: complexity, moving towards and equilibriums of nature. *Pensamiento. Rev. Inv. Info. Filos.* 67: 689-708.
- Glick, T.F. 2010. *Darwin en España*. Publ. Univ. de València.
- González Donoso, J.M. 2009. Darwin y los equilibrios intermitentes. Pp. 1-25. *En: Actas de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, "Darwin, la Teoría de la Evolución y la Paleontología", Ronda*.
- Hazan, O. 2010. *El Mito del Progreso Artístico. Estudio Crítico de un Concepto Fundador del Discurso Sobre el Arte Desde el Renacimiento*. Ed. Akal, Madrid.
- Huxley, J.S. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. George Allen & Unwin, London.
- Larson, E.J. 2006. *Evolución: La Asombrosa Historia de una Teoría Científica*. Ed. Debate, Madrid.
- Leonardi, P. 1952. Finalistic evolution or "Teleogenesis". *Laval Théologique et Philosophique* 8: 169-182.
- Levit, G.S. y Olsson, L. 2006. "Evolution on rails": mechanisms and levels of orthogenesis. *Annals for the History and Philosophy of Biology* 11: 97-136.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O., Wang, L.T. y Zhao, L.J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456: 497-501.
- McAtee, W.L. 1952. Racial senescence in relation to the theory of natural selection. *Ohio J. Sci.* 52: 339-342.
- McShea, D.W. 1998. Possible largest-scale trends in organismal evolution: Eight "live hypotheses". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 293-318.
- Meléndez, B. 1947. *Tratado de Paleontología*. Instituto "Lucas Mallada" de Investigaciones Geológicas, Madrid.
- Newell, N.D. 1949. Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution* 3: 103-124.
- Palmqvist, P., Duval, M., Diéguez, A., Ros-Montoya, S. y Espigares, M.P. 2015. On the fallacy of using orthogenetic models of rectilinear change in arvicolid teeth for estimating the age of the first human settlements in Western Europe. *Hist. Biol.* 28: 734-752.
- Pearcy, W.G., Meyer, S.L. y Munk, O. 1965. A 'four-eyed' fish from the deep-sea: *Bathylychnops exilis* Cohen, 1958. *Nature* 207: 1260-1262.
- Shindewolf, O.H. 1936. *Paläontologie, Entwicklungslehre and Genetik. Kritik und Synthese (Paleontology, Development and Genetics: A Critique and Synthesis)*. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- Schindewolf, O.H. 1993. *Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics*. Univ. Chicago Press, Chicago (Ed. original en alemán: Schindewolf, O.H. 1950. *Grundfragen der Paläontologie*, E. Schweitzbartsche Verlagbuchhandlung, Stuttgart).
- Simpson, G.G. 1949. *The Meaning of Evolution*. Yale Univ. Press, New Haven, USA.
- Simpson, G.G. 1965. A review of masterometry. *Evolution* 19: 249-255.
- Szathmary, E. y Smith, J.M. 1995. The major evolutionary transitions. *Nature* 374: 227-232.
- Turney, P. 1999. Increasing evolvability considered as a large-scale trend in evolution. Pp. 43-46. *En: Proceedings of the 1999 Genetic and Evolutionary Computation Conference (GECCO-99) Workshop Program, Orlando*.
- Truyols, J. 2004. Los Cursos Internacionales de Paleontología de Sabadell (1952-1958) en el desarrollo de Paleomastología de España. *Zona Arqueológica* 4: 616-623.
- Van Valkenburgh, B. 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 14: 155-173.
- Waddington, C.H. 1957. *The Strategy of the Genes. A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. Allen & Unwin, London.

Información del Autor

Paul Palmqvist Barrena es Catedrático de Paleontología en el Departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga (UMA). Especialista en Paleobiología cuantitativa, imparte asignaturas dedicadas a la Paleontología y la Evolución, la Teoría Evolutiva, la Evolución Humana y la Evolución de las Capacidades Cognitivas en los grados de Biología y de Filosofía, así como en los másteres de Biología Evolutiva y de Filosofía, Ciencia y Ciudadanía de la UMA. Buena parte de sus investigaciones se han realizado en los yacimientos paleontológicos del Pleistoceno inferior de Orce (Granada), los cuales registran las evidencias más antiguas de presencia humana en el margen occidental de Eurasia, ocupándose de sus aspectos tafonómicos y paleoecológicos.

Aportaciones de la genética y la genómica a la teoría evolutiva: ¿necesitamos una nueva síntesis?

Antonio Fontdevila

Grupo de Genómica, Bioinformática y Biología Evolutiva. Departamento de Genética y Microbiología. Universidad Autónoma de Barcelona. 08193 Bellaterra. Barcelona.
E-mail: antonio.fontdevila@uab.es

RESUMEN

La síntesis moderna de la evolución darwiniana, conocida como neodarwinismo, resolvió la adecuación del mendelismo con el darwinismo y demostró la supremacía de la selección natural en la evolución, pero la naturaleza material del gen seguía siendo una incógnita y la evolución de la forma no estaba sustentada por una teoría genética robusta. Desde entonces la base molecular del gen ha quedado descifrada mediante los estudios del ADN, los cuales han permitido conocer la estructura evolutiva del genotipo y entender como ésta es el resultado de la acción conjunta de la selección natural y de la deriva genética poblacional sobre las mutaciones. La teoría neutra de la evolución formaliza estos estudios y ha establecido un reloj molecular para los cambios evolutivos que ha resuelto muchas filogenias contenciosas. El estudio de la secuencia de genomas completos ha profundizado no sólo en la estructura del genoma sino, sobre todo, en la dinámica responsable de dicha estructura. La abundancia de ADN no codificante de proteínas, una sorpresa intrigante, está siendo entendida debido, por una parte, a su valor adaptativo en los mecanismos de regulación génica, y, por otra parte, debido a la fijación de multitud de secuencias de ADN que escapan a la acción de la selección, fruto de la dinámica evolutiva del genoma. Un mecanismo importante de esa dinámica se debe a la movilidad de muchas secuencias, las cuales se insertan a veces en lugares indetectables para la selección, pero que otras veces lo hacen en lugares donde inducen nuevos procesos de regulación y de innovación génicas de gran valor adaptativo. Los avances técnicos experimentales han permitido también dar una base molecular a los cambios morfológicos en el desarrollo de los organismos y dar un sentido evolutivo a los mismos. Las fases del desarrollo embriológico, conocidas desde antiguo, se explican ahora por cascadas sucesivas de expresión de genes en intrincadas redes de regulación. Esto ha fundamentado el concepto de unidad de tipo morfológico mediante la detección de numerosas homologías génicas, algunas muy antiguas (profundas) como los genes *hox*, las cuales explican el diseño y la complejidad de los seres vivos mediante procesos evolutivos naturales. El origen y la naturaleza de las especies, ese punto clave de la evolución, también se ha beneficiado de los avances en la genética y en la genómica, sobre todo desvelando el gran flujo génico entre las especies mediante procesos diversos tales como la hibridación y la transferencia horizontal de genes. El concepto de especie, tan debatido tradicionalmente, está siendo enriquecido con estos hallazgos y ha puesto de relieve que la selección natural juega un papel importante en el origen de las especies. En resumen, el proceso investigador en marcha de los últimos cincuenta años desde la publicación del libro “*La Evolución*”, ha afianzado y ampliado nuestra visión sobre la evolución reconstruyendo las ideas darwinistas originales. *eVOLUCIÓN* 12(1): 25-43 (2017).

Palabras Clave: Síntesis moderna, Selección natural, Deriva genética, Reloj molecular, Genoma, Homología génica, Unidad de tipo, Genes *Hox*, Hibridación, Transferencia horizontal.

ABSTRACT

While the Modern Synthesis of Darwinian evolution, often dubbed Neodarwinism, solved the adequacy of Mendelism with Darwinism and posited the primacy of natural selection in evolution, the material nature of the gene still was unknown and the evolution of form was not supported by a robust genetic theory. The DNA studies that followed have worked out the molecular structure of the gene, allowing a more thorough understanding of the evolutionary structure of genotypes and their evolution by the joint action of natural selection and genetic drift. The neutral theory of evolution explains it in a formal way and allows to use a “molecular clock” to solve many contentious phylogenies. Sequencing of whole genomes allowed us to enlarge our view of their structure and to understand their dynamic evolution. The abundance of non-coding DNA sequences, an intriguing surprise, is now explained in part by their role in gene regulation and also because many neutral or nearly neutral DNA sequences escape to natural selection and are fixed by drift. A large proportion of these sequences, as in the human genome, originate from mobile DNA sequences that insert in sites either undetectable by natural selection or where they induce new regulatory changes of adaptive value. Advances in molecular genetics fuelled the understanding of the genetic basis of development, which built the pillars of the evolutionary science of development. Now, the embryological

phases, long known but not genetically ever explained, are the result of serial cascades of expression genes involved in intricate regulatory networks. The concept of unity of morphological type is now bolstered by the detection of numerous gene homologies, some of them very ancient in the genealogies (dubbed as “deep” homologies), which, like the hox genes, explain the design complexity of living beings by means of evolutionary processes. The origin and nature of species, this key issue in evolution, has been enriched by these new developments in genetics and genomics. The concept of biological species has been superseded by new concepts that must cope with the evidence of the large gene flux between species by means of hybridization and/or horizontal gene transfer. Sympatric speciation and hybrid speciation are new scenarios for the origin of species that mainly emerged from this progress in genetics and genomic studies. In sum, the research endeavour of these last 50 years since the publication of “*La Evolución*” book has strengthen and enlarged our view on evolution reconstructing the original Darwinian ideas and filling gaps and omissions of the modern synthesis. *eVOLUCIÓN 12(1): 25-43 (2017)*.

Key Words: Modern synthesis, Natural selection, Genetic drift, Molecular clock, Genome, Gene homologies, Unity of type, Hox genes, Hybridization, Horizontal gene transfer.

Lo que se integró y lo que se omitió en la Síntesis Moderna

En 1947 se convocó una conferencia internacional en Princeton (USA) para discutir sobre la evolución desde los campos más diversos, incluyendo la taxonomía, la paleontología, la sistemática y la genética, entre otros. Esta reunión culminaba un periodo de grandes controversias y descubrimientos que se inició a partir del redescubrimiento, a principios del siglo XX, de las leyes de Mendel por tres investigadores independientes: DeVries, Correns y Tschermarck. La conferencia, en la que participaron científicos teóricos y experimentales de gran talla como Dobzhansky, Mayr, Huxley, Simpson, Wright, Sturtevant, Muller, Haldane y Rensch, entre otros, concluyó en un gran acuerdo.

Ernst Mayr (1980) lo resume como un consenso “*sobre el modo gradual de la evolución mediante la selección natural como el mecanismo básico y la única fuerza directora*”. Había nacido la Síntesis Moderna, también conocida como el Neodarwinismo.

Este acuerdo era el nacimiento de una larga gestación ya anunciado por Julián Huxley (1942) en su libro “*Evolution: The Modern Synthesis*”. Los dos puntos clave de este consenso pueden resumirse así: a) la adecuación de la genética mendeliana a los principios del darwinismo de que la variación heredable no es inducida por el ambiente, sino que su origen (la “mutación”) es al azar respecto a la adaptación (es decir “isotrópica”), y de que, al ser particulada, se mantiene a través de las generaciones; y b) la supremacía de la selección natural en la evolución adaptativa frente a otros procesos que como la mutación, la deriva y la migración también influyen en la evolución. Hay que observar que estos postulados desmienten varios de los conceptos aceptados hasta ese momento sobre la herencia (denominados por Mayr como la herencia blanda), que incluyen la inducción de los cambios genéticos adaptativos por el ambiente (el lamarckismo), el uso y el desuso, las

tendencias internas progresivas (la ortogénesis), o incluso algunas leyes de la herencia (por ej. la herencia de las mezclas). Por consiguiente, Mayr denuncia que “*probablemente la mayor contribución de la joven ciencia de la genética consiste en demostrar que la herencia blanda no existe*”.

A pesar de este esfuerzo de integración, la Síntesis Moderna omitió (y a veces malinterpretó) muchos temas fundamentales. La naturaleza material (molecular) del gen seguía siendo una incógnita y, aunque los estudios moleculares de la genética tenían ya un cierto relieve y se conocía que el ADN era la molécula de la herencia (Avery et al. 1944), no fue hasta años más tarde que los estudios con bacteriófagos (virus de bacterias) convencieran a la comunidad científica que los genes eran ADN y no proteínas (Hershey y Chase 1952). Pero el descubrimiento de Watson y Crick (1953) fue el broche de oro al proponer la estructura de doble hélice del ADN, la cual podía explicar la capacidad replicativa del ADN, y por consiguiente del gen, y también la aparición de mutaciones puntuales por errores en dicha replicación.

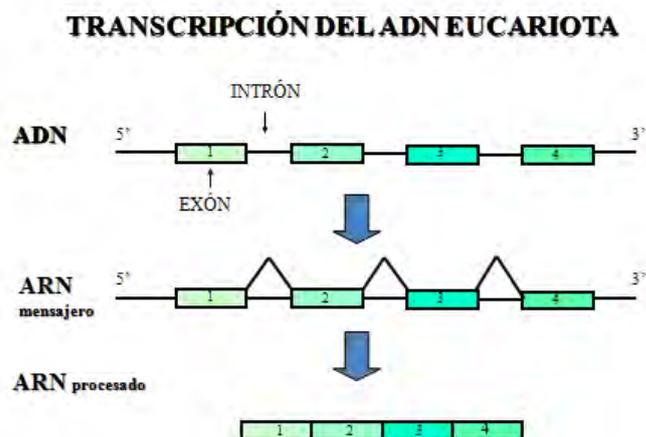


Fig. 1. La secuencia génica del ADN contiene segmentos codificantes (exones representados por rectángulos 1, 2, 3, 4) y segmentos intercalados no codificantes (intrones). Toda la secuencia de ADN se transcribe a una secuencia de ARN, que posteriormente se monta eliminando los intrones dando lugar al ARN procesado que contiene la información que posteriormente se traduce en la secuencia de aminoácidos de la proteína.

EL MONTAJE ALTERNATIVO

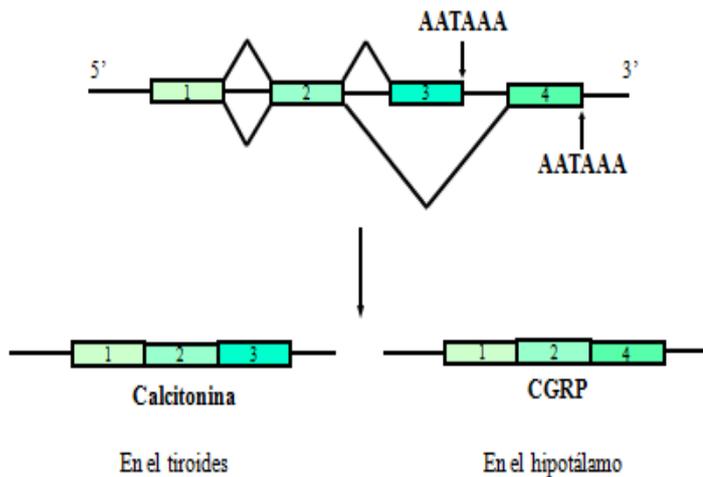


Fig. 2. El montaje de la secuencia de ADN puede hacerse de varias formas alternativas. En la figura se representan dos formas alternativas de un gen, una codifica para la calcitonina que se expresa en el tiroides y la otra para la proteína CGRP que se expresa en el hipotálamo del cerebro.

Aunque la macroevolución (los grandes cambios, principalmente morfológicos, observados en los niveles taxonómicos superiores) entendida como una extensión de la microevolución (los pequeños cambios genéticos en las poblaciones) fue también un consenso en la Síntesis Moderna, nadie sabía si los procesos responsables de los cambios genéticos en las poblaciones eran o no los mismos que generaban los grandes cambios en los planes corporales. Muchos neodarwinistas, aunque no todos, pensaron que los cambios en las frecuencias de los variantes de un gen (alelos) en las poblaciones era lo que importaba, y uno podía obviar el desarrollo como una “caja negra” que transforma dichos variantes genéticos en caracteres sujetos a la selección natural. Aunque ya existían numerosos trabajos embriológicos que sustentaban la teoría evolutiva, ya fuera porque los embriólogos ignoraban los genes del desarrollo, porque los neodarwinistas se equivocaron en valorar los procesos del desarrollo en la evolución o por ambas cosas, la genética y el desarrollo estuvieron divorciados prácticamente hasta la era molecular. Esta fue una de las grandes omisiones de la Síntesis Moderna de la que hablaremos más adelante.

Algunas aportaciones del enfoque genético molecular a la evolución

Hoy en día sabemos mucho sobre la naturaleza de los genes gracias a los grandes avances que sucedieron a los descubrimientos pioneros sobre el funcionamiento y la estructura del ADN. Las proteínas como promedio tienen un tamaño parecido en todos los eucariotas, pero esto no es

así con la longitud de los genes que las codifican. En la mayoría de los genes eucariotas el ADN está formado por secuencias codificantes (los exones) intercaladas por secuencias no codificantes (los intrones) que pueden ser muy largas. Así, en los humanos (y en la mayor parte de mamíferos) el intrón promedio es muy largo (mayor de 4Kb, una Kb equivale a mil bases de ADN), mayor que en la mayoría de invertebrados, mientras que los exones humanos casi nunca exceden los 300 pares de bases (pb). Esta arquitectura produce un paisaje génico en el que los diminutos exones parecen islas en un inmenso océano de intrones.

¿Tiene algún significado evolutivo esta especial organización génica? Sabemos que después de la copia del ADN (transcripción) a ARN mensajero (ARNm), este debe ser procesado (montado, “*spliced*” en inglés) mediante un mecanismo de “corte y pegado” que une los exones transcritos después de eliminar los intrones, también transcritos. La molécula de ARN procesado es la que lleva la información codificante al ribosoma donde se sintetizan las proteínas. El montaje del gen depende de mecanismos muy precisos que reconocen los extremos del exón y son específicos de tejidos celulares. Esta especificidad permite que se produzcan montajes alternativos del mismo gen que generan una gran cantidad de transcritos diferentes y por consiguiente de proteínas, lo cual aumenta la diversidad por cada gen (Figs. 1 y 2). Este mecanismo genera variabilidad genética y contribuye a la complejidad de los organismos, pero no es el único. La regulación de la expresión de los genes dirigida por otras secuencias génicas que constituyen una fracción importante del genoma, y de las que hablaremos más adelante, también permite el complejo desarrollo de los organismos.

En 1966 dos investigadores de la Universidad de Chicago (Hubby y Lewontin 1966), utilizando la técnica de la electroforesis, demostraron que la variabilidad genética medida por la diferente movilidad de las isoenzimas codificadas por un mismo gene (de ahí llamadas aloenzimas o alozimas) desvelaba una gran variabilidad genética en las poblaciones. Los genéticos de poblaciones no podían explicar el mantenimiento de toda esta variabilidad molecular debido al gran lastre mutacional que conlleva y que llevaría a la extinción de las poblaciones si toda ella estuviera sujeta a la selección natural. La solución de esta incógnita la proporcionó Kimura (1968) el cual postuló que la mayoría de estas variantes alozímicas eran neutras, es decir no eran detectadas por la selección natural porque no cambian la aptitud (“*fitness*” en inglés) de los organismos que las contienen (Fig. 3). La teoría neutra de la evolución, como se la designó, se basa en una formalización compleja, y en su versión más sencilla demuestra que la tasa de

LA ESTRUCTURA MOLECULAR DEL GENOTIPO

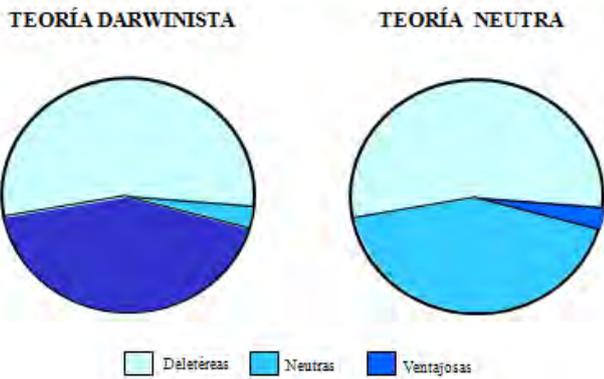


Fig. 3. Representación de la estructura del genotipo según las hipótesis darwinista i neutra. En ambas la mayoría de mutaciones son deletéreas, pero en la darwinista las ventajosas superan a las neutras, mientras en la neutra son éstas las más abundantes, dentro de las no deletéreas.

sustitución evolutiva de un mutante neutro es igual a su tasa de mutación. En este caso no es la selección natural la causante de la evolución génica sino el efecto aleatorio que ocurre en la transmisión de los genes de una generación a otra debido al tamaño finito de las poblaciones, un proceso evolutivo llamado deriva genética.

Una de las aplicaciones más importantes de esta teoría es que proporciona un reloj molecular para calibrar la genealogía de la evolución de las especies. Obsérvese que si la tasa de mutación es constante, también lo es la tasa de sustitución a lo largo del tiempo evolutivo. Aplicado a las secuencias de ADN, formadas como sabemos por eslabones alineados de nucleótidos, el tiempo relativo de divergencia entre dos secuencias vendrá reflejado por el número de sustituciones neutras de nucleótidos entre ellas. Si podemos calibrar el origen de un eslabón de una serie evolutiva mediante métodos independientes como el registro paleontológico, los organismos de la serie pueden ordenarse perfectamente utilizando ese reloj molecular. La aplicabilidad de este método se apoya en que la gran mayoría de sustituciones nucleotídicas son neutras, lo cual no es del todo cierto pero que con algunas correcciones puede aplicarse, y lo ha sido, con gran éxito (Fig. 4). Por ejemplo, hace unos 30 años el origen del linaje humano se databa en unos 12 millones de años (ma). Este cálculo se basaba en que un grupo de fósiles denominados *Ramapithecus*, de una antigüedad entre 9 y 12 ma, parecían presentar caracteres morfológicos derivados compartidos con *Homo*. Esta antigüedad fue corregida, mediante estudios moleculares, primero utilizando proteínas séricas y moléculas inmunológicas, pero sobre todo con secuencias de ADN, que databan la divergencia entre humanos y chimpancés en sólo unos 5 millones de años. Estos resultados contradictorios se zanjaron a

favor de las evidencias moleculares al reanalizar los datos paleontológicos.

El genoma dinámico y su impacto en evolución

La teoría neutra de la evolución molecular y la comprensión de la evolución de los mecanismos génicos son dos de los muchos ejemplos de cómo se ha enriquecido nuestra comprensión de la evolución desde la irrupción de la biología molecular hace unos 60 años.

En 2001 se publicaron dos borradores muy incompletos de la secuencia del genoma humano, uno por el *Consorcio Internacional del Genoma Humano* en el que colaboraron muchos laboratorios y el otro por la empresa privada *Celera*. Estas secuencias tuvieron que mejorarse y no fue hasta el 2003 cuando pudimos contar con una secuencia aceptable. Había nacido el genoma humano; desde entonces se ha ido perfeccionando y actualmente conocemos además el genoma de muchas especies. Esto es debido sobre todo al avance de las técnicas de secuenciación y ensamblaje, y también a su progresivo abaratamiento. Cuando observamos el contenido del genoma humano nos llama la atención que únicamente una fracción pequeña (1.5 %) del mismo es codificante, es decir codifica para proteínas; el resto contiene secuencias diversas, la función de muchas de las cuales sigue siendo una

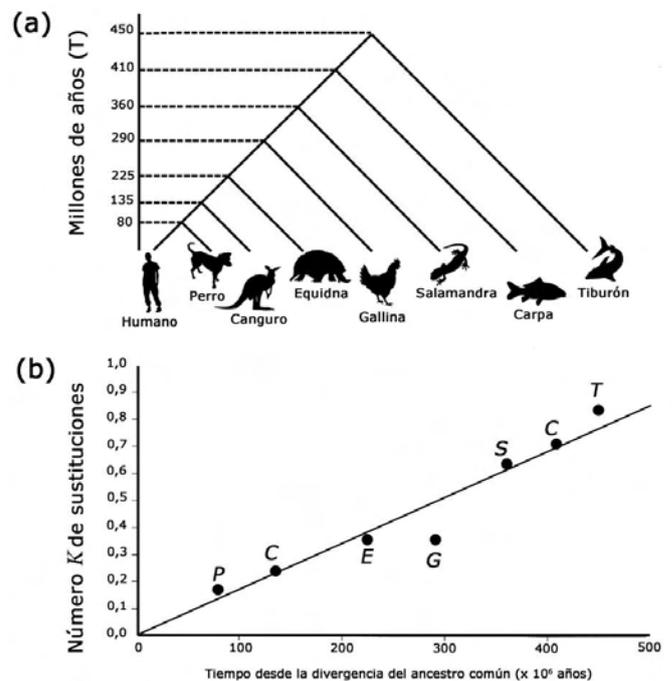


Fig. 4. El reloj molecular. En (a) se muestra un árbol filogenético de varias especies de vertebrados calibrado para el tiempo de divergencia en millones de años (T). En (b) se representa, para la cadena alfa de la hemoglobina, la relación entre el número medio de sustituciones de aminoácidos (K) desde la separación del linaje humano y del de cada especie, y el tiempo de divergencia en millones de años. La regresión lineal es significativa, lo cual indica que la tasa de sustitución es constante. Tomado de Kimura (1983), con permiso de Cambridge Univ. Press.

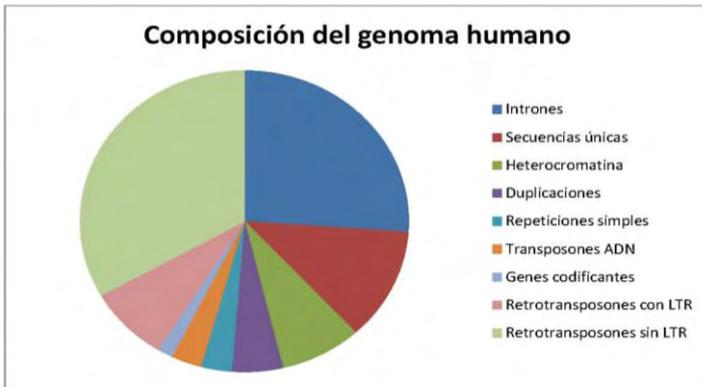


Fig. 5. En el genoma humano los genes codificantes de proteínas ocupan una pequeña fracción, el resto son secuencias no codificantes como los intrones y una serie de secuencias diversas entre las que sobresalen por su abundancia las derivadas de elementos transponibles (transposones ADN y retrotransposones). Muchas de estas secuencias se transcriben a moléculas implicadas en la regulación génica como diversas clases de ARNs, pero de otras se desconoce todavía su papel, sin descartar que una parte importante del genoma pueda ser ADN “chatarra”, sin funcionalidad adaptativa, acumulado evolutivamente por haber escapado a la acción de la selección. (ver texto para más detalles).

incógnita. Cabe señalar que algunas secuencias no codificantes participan en la codificación, como los intrones, y también algunas secuencias codifican ARNs que están implicados en la regulación génica y en la síntesis proteica (hasta un 5%). Otras secuencias se encuentran repetidas en tándem y algunas cooperan en la estructura que engloba el ADN y lo empaqueta en los cromosomas, como la heterocromatina (Fig. 5).

Pero en el caso del genoma humano la mayor parte del ADN no codificante (casi el 45 %) está formado por elementos transponibles (ETs). Estas secuencias pueden moverse y ocupar distintas posiciones en el genoma, ya sea transcribiéndose primero a ARN y retrotranscribiéndose después a ADN (retrotransposones), el cual se inserta en un lugar distinto, o bien escindiéndose el ADN y transponiéndose al nuevo lugar (transposones de ADN). Un experimento pionero de mediados de 1940 con maíz llevó a McClintock, una citogenética vegetal de la Carnegie Institution de Washington, a la conclusión de que muchas mutaciones eran debidas a la inserción de secuencias móviles de ADN en genes normales (Fig. 6a). A pesar de que sus experimentos eran impecables, la comunidad científica de su tiempo, preocupada en elaborar mapas génicos, no aceptó la realidad de estos elementos móviles que venían a trastocar la fijeza de la posición de los genes, su locus, como dió en llamarse. Hoy en día, nadie puede negar la abundante presencia de estas secuencias y no sólo su valor como agentes mutacionales por inserción, sino también su papel como reguladores en el desarrollo (Fig. 6b), algo que McClintock ya adelantó.

La mayoría de las inserciones en zonas codificantes son deletéreas, pero algunas pueden resultar beneficiosas. La mariposa *Biston betularia* presenta un fenotipo normal blanco (*typica*) (Fig. 7) que resulta críptico con el sustrato claro de los troncos de muchos árboles, como los abedules, lo cual la protege de la depredación por los pájaros. Existe una forma oscura a muy baja frecuencia, denominada *carbonaria*, que está sujeta a una fuerte selección por depredación sobre un sustrato claro. A mediados del siglo XIX, esta protección se hizo cada vez menos eficaz a medida que los contaminantes de la industrialización ennegrecieron los troncos de dichos árboles en Inglaterra. La forma *carbonaria* aumentó de frecuencia en las poblaciones a medida que el grado de contaminación se hacía mayor, debido a que pasaba más desapercibida para los pájaros depredadores. Este espectacular cambio de frecuencias en el polimorfismo de color, denominado melanismo industrial, es un ejemplo de texto para demostrar la dinámica de la selección natural en la naturaleza sobre las mutaciones favorables como la crisis de la forma *carbonaria* sobre un sustrato oscuro debido a la contaminación. Se ha podido localizar el locus *carbonaria* en una región de ADN de 200 kilobases (kbs), pero la identidad y la naturaleza de la diferencia entre ambas secuencias, *carbonaria* y *typica*, así como la naturaleza funcional del gen, no se han empezado a conocer hasta hace poco (van't Hoff et al. 2016). Ahora sabemos que la mutación se

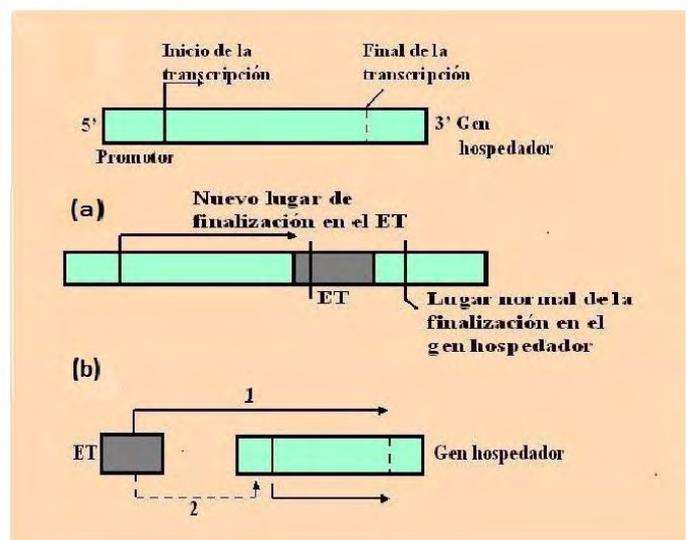


Fig. 6. Esquema de un gen hospedador con indicación del inicio y el final de la transcripción. (a) La inserción de un ET en el interior de un gen puede provocar diversos tipos de errores en el descifrado del código del gen. En el esquema se representa un ejemplo de error por interrupción de la transcripción debido a que el ET introduce un lugar de finalización. (b) En este caso el ET se inserta fuera del gen en posición cis (corriente arriba) y puede llevar una secuencia de iniciación de la transcripción generando un ARN de transferencia (1) distinto. Esta inserción puede generar una mutación deletérea, pero también puede producir una mutación reguladora favorable al modificar (2) el inicio normal de la transposición.



Fig. 7. Formas oscuras y claras de *Biston betularia* sobre troncos contaminados (derecha) por hollín y sin contaminación (izquierda). Obsérvese la protección diferencial frente a los depredadores debido al efecto críptico de ambas formas. Tomado de Darwin:100 Anys. Diputació de Barcelona/Àrea de Cultura (1982).

debe a la inserción de un largo ET, repetido en tándem, dentro del primer intrón del gen *cortex* que ocurrió alrededor de 1819, lo cual es consistente con los registros de la expansión del melanismo industrial. También empezamos a saber que esta inserción produce un aumento de la transcripción del gen, cuyo producto proteico juega un importante papel en la regulación del ciclo celular durante el desarrollo temprano del disco imaginal del ala.

La potencia metodológica de la era genómica está revelando cada vez más ejemplos de cambios reguladores promovidos por inserciones de elementos transponibles. Aunque las ideas visionarias de McClintock (1984), formuladas hace más de medio siglo, han sido continuamente sustentadas por numerosas observaciones (Kidwell y Lisch 2000), no ha sido hasta poder tener secuencias genómicas completas cuando hemos observado que muchos genes activos contienen ETs que influyen en su regulación. En humanos, por ejemplo, más de 200.000 *Alus* (un retro-transposón) están en los genes y más del 20% de nuestros genes contienen ETs o secuencias derivadas de ETs en regiones flanqueantes no codificantes pero con funciones reguladoras (Jordan et al. 2003). Puesto que la mayoría de inserciones son muy antiguas, anteriores a la radiación de los mamíferos o incluso más ancestrales, la acumulación masiva de cambios mutacionales en ellas hace difícil detectarlas. A pesar de estas dificultades, hemos podido demostrar el valor adaptativo de inserciones recientes en *Drosophila* cooptadas para regular la expresión génica. En *Drosophila melanogaster* la resistencia al DDT se debe a la sobreexpresión del gen del citocromo *Cyp6g1*. La resistencia a insecticidas es un ejemplo de cómo podemos observar la acción de la selección natural en un corto espacio de tiempo. Daborn y su equipo en la Universidad de Melbourne observaron que la regulación acentuada de este gen estaba correlacionada con la presencia de una larga secuencia terminal repetitiva (LTR,

acrónimo en inglés) de un ET denominado *Accord* (Daborn et al. 2002). Aunque correlación no implica necesariamente causación, posteriormente el mismo equipo (Chung et al. 2007) usando moscas transgénicas demostró que la LTR de *Accord* contenía secuencias responsables de la sobreexpresión de *Cyp6g1* en los tejidos implicados en la detoxificación del insecticida. Este trabajo pionero ha sido reforzado por otros trabajos de evolución paralela de la resistencia a insecticidas mediante otras inserciones de ETs en el mismo gen en especies distintas de *Drosophila* (Schlenke y Begun 2004).

La fuerza evolutiva del ADN chatarra

Durante mucho tiempo se ha sostenido que la gran abundancia de ADN genómico no codificante era básicamente producto de la fijación por deriva genética de secuencias neutras o casi neutras que escapan a la selección natural purificadora (Lynch 2007). Por eso ese ADN fue calificado de chatarra (“*junk DNA*” en terminología inglesa). En muchos genomas, incluido el nuestro, gran parte de esta “chatarra” está formada por ETs. Sin embargo, dado que muchos de estos ETs están insertos en los genes y su potencial mutagénico deletéreo es enorme, como lo atestigua el hecho de que más de 20 enfermedades humanas pueden explicarse por inserciones de *Alus*, cabe preguntarse como nuestro genoma puede soportar tal lastre mutacional negativo por inserción. Una posible explicación puede deducirse del hecho que actualmente la capacidad de transposición de nuestros ETs es muy baja, lo cual hace que solo un 2 por mil de nuestras mutaciones se deban a inserciones de retroelementos. Esto no ha sido así siempre; de hecho sabemos que hace unos 40 ma, durante la radiación de los primates, hubo una explosión de transposición de *Alus* (Bailey et al. 2003). Desde entonces nuestro genoma ha evolucionado reprimiendo esta alta tasa de transposición en un proceso que se ha denominado de “domesticación”.

La baja transposición actual de los ETs ha llevado a muchos investigadores a postular que su valor evolutivo era negligible. Sin embargo, muchos estudios recientes no apoyan esta afirmación. En primer lugar, los ETs no precisan estar activos para aparearse entre copias que ocupen diferentes posiciones y promover la recombinación entre ellas (Fig. 8) generando nuevas reordenaciones genómicas tales como grandes duplicaciones e inversiones, y también reordenaciones de pequeños fragmentos de hasta 250 kbs de ADN (conocidos como “*low copy repeats o LCR*” en inglés). La abundancia en exceso de *Alus* en estos LCRs y en sus flancos apoya su papel en la evolución de dichas repeticiones. En segundo lugar, sabemos que una gran parte de genes (en humanos del 40-60 %) presentan

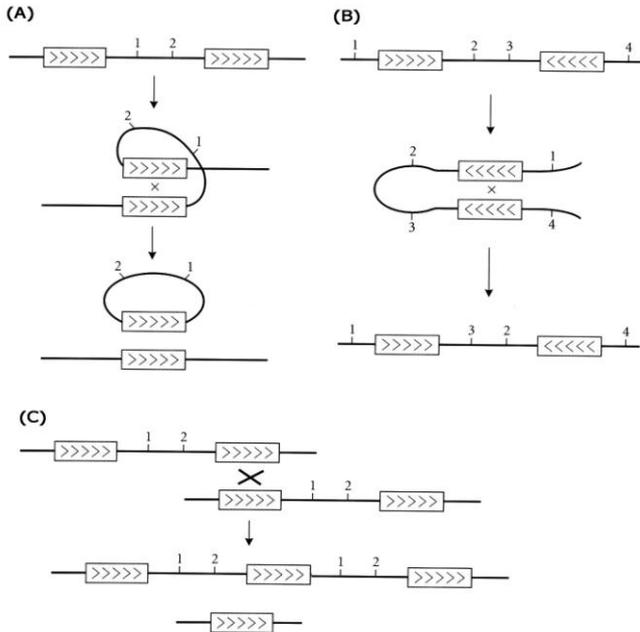


Fig. 8. Esquema de como la recombinación ectópica entre ETs genera delecciones (A: cuando ambas inserciones tienen la misma orientación), inversiones (B: cuando están en orientaciones opuestas) y duplicaciones (C: cuando están en cromosomas distintos). Tomado de Fontdevila (2011) con permiso de Oxford Univ. Press.

montajes alternativos, lo cual hace que organismos complejos como ratones y humanos puedan evolucionar nuevas funciones proteicas sin necesidad de aumentar el número de genes (Fig. 2). Está demostrado que los *Alus* insertos en muchos intrones humanos juegan un papel relevante en los patrones de montaje del ADN. En particular se estima que al menos un 5% de los exones que experimentan montaje alternativo han evolucionado a partir de inserciones de *Alu* en un proceso de “exonización”. La exonización es un mecanismo muy corriente; en el caso de los *Alus* un simple cambio mutacional en un par de bases en el lugar de montaje es suficiente para generar un exón a partir de un *Alu*. Es preciso señalar que muchas de estas mutaciones son probablemente deletéreas y generan enfermedades en humanos, como en el caso del síndrome de Alport en que la mutación consiste en la presencia de un exón *Alu* en todos los transcritos, lo cual se traduce en un colágeno defectuoso.

La reorganización es el proceso que subyace en gran parte de la evolución del genoma. Puede observarse desde grandes reorganizaciones, por ejemplo duplicaciones cromosómicas o de genomas completos, hasta pequeños rearrreglos, tales como LCRs o transposiciones de ETs. La estructura interrumpida del gen eucariota sugirió que muchos evolucionistas propusieron que los exones podrían ser las unidades constructivas de los genes, de modo que el ensamblaje de los exones se propuso como un mecanismo evolutivo. Esta hipótesis del “barajado de exones” (“*exón shuffling*” en inglés) se basa en dos observaciones. La primera es que a menudo cada

dominio de una proteína se corresponde con un exón de su gen codificante y que muchos complejos proteicos se construyen reuniendo diferentes dominios, algunos de ellos repetitivos y cada uno con una función específica, que están codificados por un número equivalente de exones. La segunda es que sabemos que los intrones recombinan debido a su homología de un modo análogo a la recombinación promovida por los ETs. El resultado final de la recombinación de intrones es el barajado de los exones para formar un nuevo gen (Fig. 9).

En resumen, la historia evolutiva del genoma ilustra su capacidad para generar variabilidad genética a través de diversos mecanismos como la recombinación desigual, la inserción por transposición, la exonización, o el barajado de exones, entre otros. Este dinamismo genómico, en gran parte debido a los ETs, genera muchas veces nuevas funciones, pero al mismo tiempo es responsable otras veces de fenotipos anómalos, como en cualquier fenómeno mutacional. Así, los ETs poseen una doble acción, positiva y negativa, y es la selección natural la que determina si una inserción (o cualquier otro producto de su dinámica) proporciona una ventaja selectiva al individuo para que prosiga su evolución.

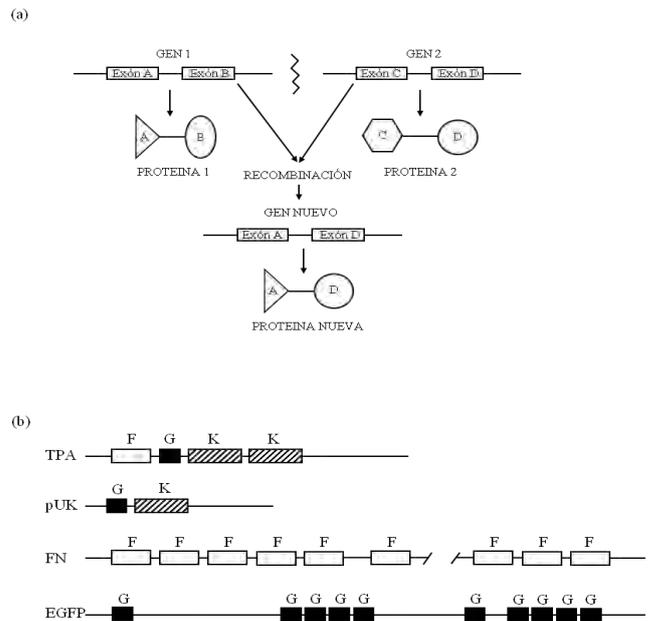


Fig. 9. (a) Esquema de la evolución proteica por ensamblado de dominios proteicos (A, B, C, D) como resultado de la recombinación de exones. (b) Ejemplos de ensamblado de dominios por recombinación de exones y duplicación. Los genes de la fibronectina humana (FN) y el factor precursor del crecimiento epidérmico (EGFP) evolucionaron por duplicación de múltiples copias de exones codificadores de dominios proteicos (F y G, respectivamente). Estos exones de dominios codificantes se encuentran en otros muchos genes; por ejemplo el activador plasminogénico tisular (TPA) evolucionó por recombinación de tres dominios de exones codificantes: F (de FN), G (de EGFP) y K (el dominio Kringle en el gen codificador de la proteína ApoA). También el gen de la prouroquinasa (pUK9) evolucionó ensamblando dos exones (G y K). Tomado de Fontdevila (2011) con permiso de Oxford Univ. Press.

La evolución de la forma

Ausente de la Síntesis Moderna, la evolución de la forma fue ya para Darwin una de sus preocupaciones más acuciantes. La embriología era una disciplina muy apreciada por Darwin, el cual la consideraba como uno de los pilares del cambio evolutivo. Así lo manifiesta cuando escribe: "*La embriología adquiere un gran interés, cuando miramos al embrión como una imagen, más o menos oscura, de la forma ancestral común de cada gran clase animal*" (Darwin 1859). La descendencia con modificación resume el proceso evolutivo *sensu Darwin*, y de ella se deduce la unidad de tipo, como ya anticipó Darwin en 1842 (Darwin 1842). Si existe un nexo heredable (genético) entre los distintos linajes evolutivos que se remonta a un origen común, todos los seres vivos deben compartir una unidad de tipo. Pero sin una teoría de la herencia, e incluso después de la formulación de la teoría mendeliana en la primera mitad del siglo XX, fue imposible sustentar una teoría unificada de la biodiversidad. El nacimiento de esta teoría tuvo que esperar la llegada de la genética molecular. En ningún lugar es más evidente la unidad de tipo que en el reciente descifrado de las redes de los genes del desarrollo. No ha sido hasta las últimas décadas cuando la genética se ha incorporado de lleno en los estudios del desarrollo, impulsando un espectacular avance en la teoría de la evolución. Este cuerpo de conocimientos, denominado biología evolutiva del desarrollo (*evolutionary developmental biology* en inglés, o su acrónimo "EvoDevo"), está desvelando los mecanismos más básicos, desconocidos por Darwin y por la Síntesis Moderna, que explican como la selección natural actúa en el origen de las "formas innumerables", en palabras de Darwin, que han evolucionado en nuestro planeta.

Sin embargo, el trabajo de los grandes anatomistas y embriólogos del siglo XIX fue de gran ayuda para sugerir que la miríada de formas corporales podía reducirse a unos pocos tipos o quizás a uno solo. Desde siempre la búsqueda de homologías, es decir las semejanzas corporales que derivan de un antepasado descendiente común, ha sido una tarea difícil. Y esto por dos razones. En primer lugar, si el tiempo de divergencia es grande, los cambios en la estructura corporal es de tal magnitud que las semejanzas son difíciles de detectar y a menudo las homologías no son aparentes en las estructuras adultas y solo lo son en los estadios tempranos embrionarios. Un ejemplo de esto lo constituye el tipo cordados (filum Chordata, en versión científica), al cual pertenecemos los vertebrados (mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces) a pesar de nuestras diferencias observadas superficialmente. Las diferencias con otros cordados son todavía más acusadas. El anfioxo es un pequeño cordado invertebrado marino de 5-8 cm de largo,

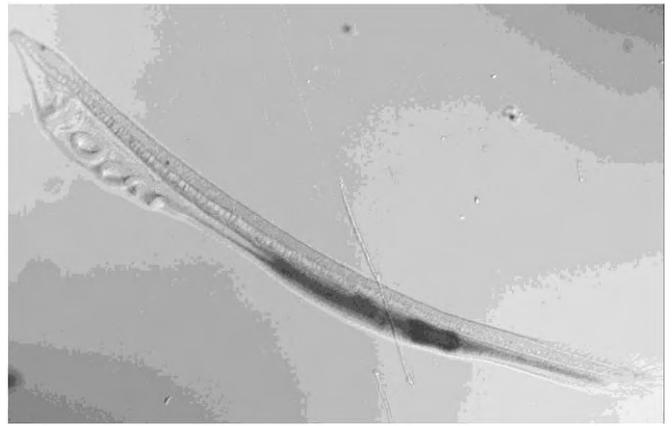


Fig. 10. Imagen de un anfioxo mostrando los tres caracteres diagnósticos de los cordados. *Cortesía de Jordi García Fernández.*

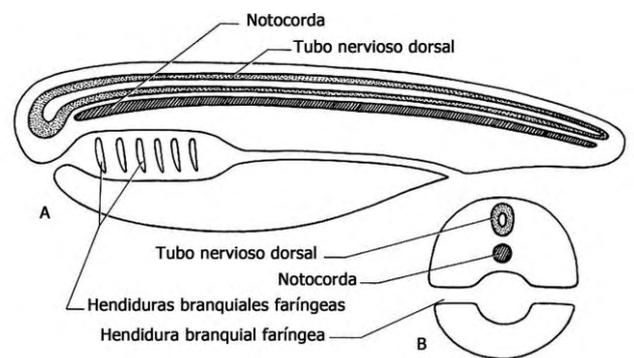


Fig. 11. Dos vistas (A: lateral; B: corte en la región branquial) de un cordado esquemático mostrando las tres estructuras corporales diagnósticas: el cordón nervioso, el notocordio y las hendiduras branquiales. Cuando embriones, nosotros tenemos las tres, pero perdemos nuestro notocordio y las hendiduras branquiales en el desarrollo temprano. El cordón nervioso da origen a nuestro cerebro y médula espinal. *Tomado de Fontdevila (2011) con permiso de Oxford Univ. Press.*

sin cabeza, que apenas se parece a los vertebrados (Fig. 10). Sin embargo, comparte con ellos algunas estructuras fundamentales, como un tubo nervioso dorsal, una notocorda tubular y hendiduras branquiales (Fig. 11), las cuales se encuentran siempre presentes en los embriones, pero pueden perderse en el estado adulto, como la notocorda y las hendiduras branquiales en nuestra especie. Por otra parte, los cambios divergentes no sólo se manifiestan en la estructura sino en la función. Por ejemplo, la transformación de las mandíbulas de reptiles en los huesecillos del oído medio de mamíferos es un excelente ejemplo de este tipo de homología. Cuando una estructura ancestral se modifica para realizar una nueva función adaptativa se dice que esta estructura ha sido "co-optada".

Estas dificultades no fueron óbice para arredrar a los grandes anatomistas y embriólogos del siglo XIX, los cuales hicieron un gran trabajo en la definición de los tipos corporales a través del

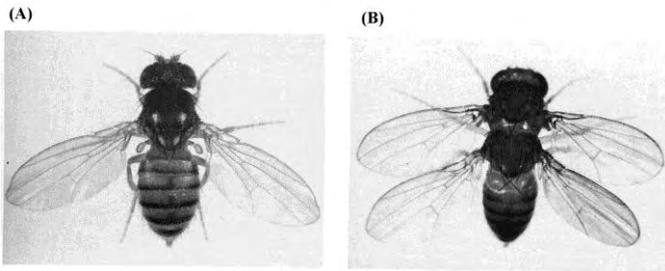


Fig. 12. Mutante homeótico *Ultrabithorax (Ubx)* de *Drosophila* (B) en el que el tercer segmento torácico se ha transformado en otro segundo segmento torácico con alas en vez de halterios, como se observa en el fenotipo normal de *Drosophila* (A). Cortesía de Pamela H. Lewis, viuda de Edward B. Lewis.

estudio de las homologías. Entre ellos sobresale Georges Cuvier quien en el Museo de Historia Natural de Paris puso los fundamentos de la anatomía comparada y redujo toda la biodiversidad animal a cuatro planes corporales que denominó Vertebrata (vertebrados), Mollusca (moluscos), Articulata (artrópodos) y Radiata (animales con simetría radiada). Cuvier consideró que estos tipos eran independientes y no podía existir ninguna posibilidad de transformación de uno a otro, de modo que “la realidad de la gradación a gran escala es un espejismo”, en sus propias palabras. La búsqueda de semejanzas entre los animales estuvo inspirada por los trabajos pioneros de muchos biólogos alemanes, los cuales, con el poeta y científico Goethe en primera línea, fundaron una escuela llamada “*Naturphilosophie*” que veía la biodiversidad como integrada por tipos ideales independientes, denominados arquetipos, a partir de los cuales todas las demás formas eran variaciones. Estas ideas fueron consideradas por algunos como pre-evolucionistas, pero esto no es cierto por el hecho de que la única explicación del origen de estos arquetipos era la creación independiente, tal y como defendían sus defensores, entre los cuales destaca el anatomista británico Richard Owen. Es cierto que unos pocos anatomistas como Etienne Geoffroy Saint-Hilaire llegaron a avanzar que existía una unidad de tipo en todas las formas animales, pero la idea generalizada de la época era que a lo sumo existían unos planes corporales independientes, lo cual negaba la transformación de las especies, *sensu Darwin*.

Esta situación desembocó en un divorcio entre la macroevolución, protagonizada por los estudios morfológicos y embriológicos, y la microevolución, que incorporó la genética mendeliana a la evolución darwinista, lo cual trató de ser superado en el consenso de que la macroevolución podía considerarse como una extrapolación de la microevolución según la Síntesis Moderna. Este consenso no satisfizo a muchos y el divorcio continuó hasta que la genética y el

desarrollo se encontraron en la era molecular, como hemos indicado antes.

De hecho el descubrimiento de los genes del desarrollo es antiguo y precede a la era molecular. En 1915 Calvin Bridges, un miembro del equipo de genéticos liderado por Thomas H. Morgan en la Columbia University (EEUU), describió un mutante espontáneo en *Drosophila melanogaster* con dos pares de alas, siendo el segundo par extra una modificación de los pequeños corpúsculos redondeados torácicos denominados halterios (Fig. 12). Este mutante fue denominado “bitorax” porque parte del halterio se había transformado en tejido alar como si la mosca hubiera duplicado un segmento torácico. Puesto que normalmente la estructura que ocupa un lugar inadecuado mimetiza otra estructura, estos mutantes se denominaron “homéoticos” (en griego *homeos* significa similar). Estos mutantes “monstruosos” no eran nuevos, muchos de ellos fueron descritos ya en 1894 en el libro “Material para el estudio de la variación” por William Bateson en organismos diversos desde abejorros a cangrejos, pasando por mariposas, ranas, e incluso humanos. Lo interesante de estos mutantes para los genéticos era que su aparente complejidad era debida a la alteración de uno o unos pocos genes, sugiriendo que la diferenciación de las partes corporales parecía controlada

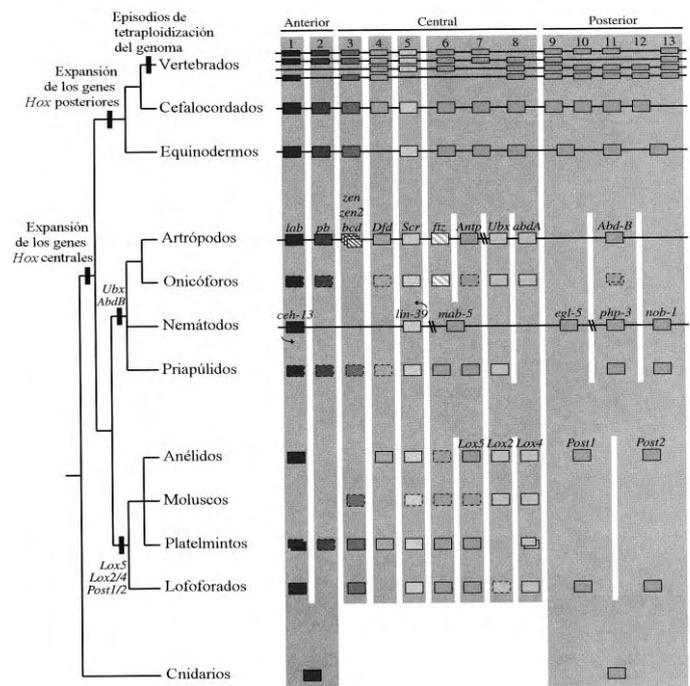


Fig. 13. El árbol filogenético de los filums animales (izquierda) se compara con la distribución de los genes Hox (derecha). Se observa cómo estos genes se han expandido a partir de dos genes ancestrales en el filum Cnidaria hasta organizarse en tres subcomplejos (anterior, central y posterior) en los demás filums. Durante la evolución temprana de los vertebrados todo el genoma se duplicó dos veces, generando cuatro complejos en los vertebrados. Obsérvese como algunos genes se pierden en ciertos linajes. Tomado de Carroll et al. (2001) con permiso de Wiley-Blackwell Publ..

por un pequeño número de genes “maestros”. Sin embargo, su caracterización genética completa tuvo que esperar hasta más adelante con el advenimiento de la EvoDevo.

Aunque la presencia de mutaciones homeóticas similares en muchos organismos podía sugerir que existían amplias homologías subyacentes, en la década de 1960 incluso los evolucionistas más convencidos pensaban que encontrar genes homólogos entre organismos alejados evolutivamente era muy difícil. El mismo Mayr (1963) afirmó rotundamente que “*la búsqueda de genes homólogos es altamente fútil excepto en organismos próximos*”. Hace 30 años los ocho genes responsables de los genes homeóticos de *Drosophila* fueron clonados y cartografiados en el tercer cromosoma. Todos estos genes comparten una secuencia de 180 nucleótidos (denominada homeobox o caja homeótica) muy similar, que codifica una cadena de 60 aminoácidos (un dominio proteico para los bioquímicos) que se conoce como homeo-dominio. Los estudios posteriores demostraron que este homeodominio era parecido al encontrado en proteínas que regulan la expresión de genes enlazándose a ciertas zonas del ADN, lo cual cualifica a los genes homeóticos como genes codificantes de proteínas reguladoras del desarrollo. Evolutivamente el descubrimiento más importante ha sido la sorprendente homología entre los genes homeóticos de organismos pertenecientes a todos los filums animales (Fig. 13). Por ejemplo, todos los 60 aminoácidos del homeodominio menos uno son idénticos en el ratón y *Drosophila*, dos organismos que divergieron antes de la explosión del Cámbrico hace más de 500 millones de años; algo que nadie ni el mismo Mayr habría predicho. La unidad de tipo parecía probada del todo al menos para los genes con homeodominio (llamados Hox por los genéticos).

La función del homeodominio es enlazarse con secuencias de ADN (signaturas) que rodean a los genes (elementos reguladores en cis: CREs en el acrónimo inglés) y que permiten a las proteínas Hox activarlos o reprimirlos. Pero, ¿cómo sabe un gen cuando y donde debe expresarse? Si nos limitamos a la dimensión longitudinal del embrión de una mosca observamos que desde el principio está inundado irregularmente con proteínas reguladoras o factores de transcripción (morfogenes si usamos el término embriológico clásico). Su acción secuencial estratifica longitudinalmente el embrión en bandas que determinan en un estadio avanzado 14 listas que persisten durante todo el desarrollo. Entonces se produce la segmentación y se expresan los genes Hox específicamente en diferentes conjuntos de segmentos. La amplitud longitudinal en la que un gen Hox se expresa viene dada por la presencia diferencial de factores de transcripción que activan o reprimen dicho gen a lo largo del

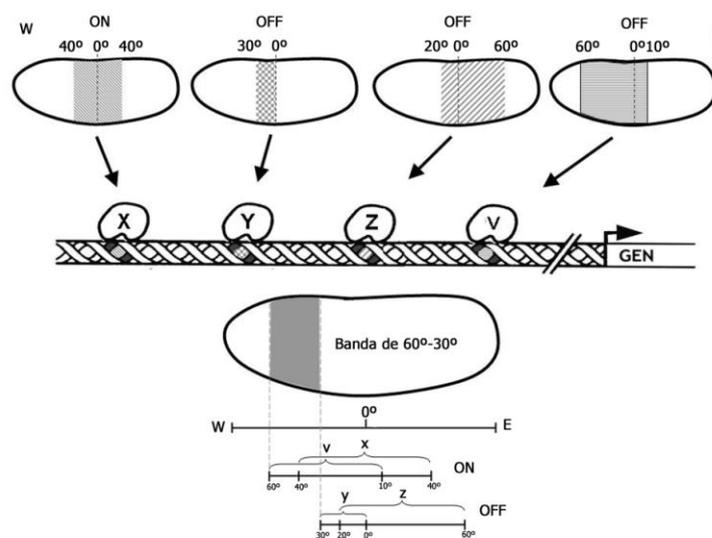


Fig. 14. Esquema del modo como los factores de transcripción se enlazan con las signaturas (CRE) a lo largo del eje corporal para combinar la activación y la represión de genes codificadores. Para simplificar consideremos solo un gen con cuatro signaturas, cada una enlazada por uno de cuatro factores de transcripción (dos activadores: V, X, y dos represores: Y, Z), cuya expresión diferencial se extiende longitudinalmente a lo largo del embrión como sigue: V desde 60° oeste (W) a 10° este (E); X desde 40° W a 40° E; Y desde 30° W a 0°; y Z desde 20° W a 60° E. La figura muestra como la combinación de la activación (V, X) y la represión (Y, Z) génicas produce una expresión neta en una banda de longitud 30-60° W. Dibujo de Montserrat Peiró inspirado en una figura dibujada por Joshua Klais, tomada de Carroll (2005) con permiso de Sean B. Carroll.

embrión (Fig. 14). Puesto que un gen puede tener hasta diez signaturas (CREs), su expresión se posiciona en un intervalo longitudinal donde la activación génica no está suprimida por ninguna proteína represora como resultado de la combinación de factores de transcripción.

Esta combinación de factores de transcripción de los genes Hox y otras proteínas maestras, complementada por otras como las hormonas, las proteínas de señalización y las de recepción celular, constituye una caja de herramientas proteicas codificadas por genes que afectan otros genes cuya intrincada madeja de interacciones construye complejas redes de regulación génica (GRN, *gene regulatory networks*, en inglés) cuya capacidad evolutiva es enorme.

La reducción de la complejidad: ayer y hoy

El joven Darwin era todavía un creacionista cuando embarcó en el Beagle a los 22 años. Darwin se declaraba encantado y totalmente convencido por el argumento del reverendo William Paley, un docente en Cambridge, que había publicado en 1802 un libro titulado “*Natural Theology*” de gran influencia en la demostración de la “necesidad” de un diseñador

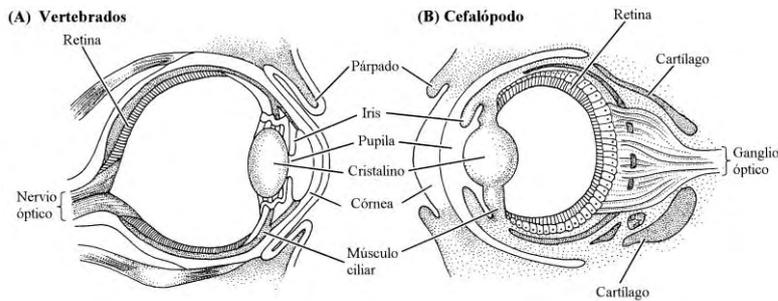


Fig. 15. Estructuras convergentes de los ojos de vertebrados (A) y cefalópodos (B). Aunque ambas estructuras presentan grandes semejanzas, también muestran diferencias básicas tales como la posición relativa de la retina y las fibras nerviosas retinales (axones). En el ojo de un cefalópodo los axones se proyectan directamente desde la base de las células de la retina al ganglio óptico, mientras que en los vertebrados los axones parten de la superficie anterior de la retina y convergen en el nervio óptico, el cual debe atravesar la retina en el “punto ciego” para llegar al cerebro. Este tipo de retina se llama invertida en contraposición a la retina de los cefalópodos. Tomado de Brusca y Brusca (1990) con permiso de Sinauer Associates, Inc. Publ.

omnipotente. Paley utiliza una variante de la metáfora muy célebre de la primera vía del pensador Santo Tomás de Aquino, que propone la necesidad de una primera máquina que mueva la máquina del cosmos sin ser movida. Si tropezamos con un reloj en el suelo, explica Paley ingenuamente, no solo deduciremos que tenía un propietario que lo ha perdido sino que el reloj, dada su complejidad de diseño, habría sido construido por un relojero. Análogamente, continua “razonando” Paley, lo mismo debe pasar con los diseños de la naturaleza. No es posible pensar que la complejidad del cuerpo de un animal o planta haya sido producto del azar, la lógica, o mejor la intuición, nos dice que ha sido un creador inteligente “relojero” su autor. Muy poco después del viaje del Beagle, Darwin abandonó esta hipótesis del diseño inteligente como atestigua en su biografía: “*El viejo argumento del diseño en la naturaleza, según Paley, que antes me parecía tan concluyente, se derrumba, ahora que hemos descubierto la ley de la selección natural. Por ejemplo, ya no podemos argumentar que la hermosa charnela de una concha de bivalvo debe haber sido hecha por un ser inteligente, como la bisagra de una puerta por el hombre. Parece ser que no existe mayor diseño en la variabilidad de los seres orgánicos ni en la acción de la selección natural que en el curso que sopla el viento*” (Darwin 1876).

Los argumentos antidarwinistas del origen de los órganos complejos están basados en dos falacias. La primera, el diseño inteligente, afirma que órganos complejos, y en general los organismos, tienen un diseño perfecto. La segunda, la complejidad irreducible, postula que es imposible la evolución gradual de un órgano complejo porque los estadios intermedios serían poco o nada aptos para la supervivencia y, por tanto, el origen del órgano ha de hacerse de golpe por

creación. Existen abundantes argumentos que desmontan el argumento del relojero. Los estudios profundos de la anatomía y la fisiología de los organismos nos muestran que los ejemplos de imperfección del diseño son abundantes y van desde estructuras innecesarias, como por ejemplo las alas inútiles de los pingüinos y de los avestruces, los dientes rudimentarios de las ballenas o nuestro hueso del coxis al final de la columna vertebral, hasta estructuras que están lejos de la perfección como el ojo de los vertebrados en que la posición anterior de las fibras nerviosas está por delante de la retina y no detrás como habría aconsejado un buen diseño. Es por eso que el ojo de los vertebrados se denomina de retina invertida, a diferencia de los ojos de retina normal presentes en otros organismos como los cefalópodos más evolucionados (pulpos, calamares y sepias) (Fig. 15). Esta diferencia entre los dos tipos de ojos se explica por su origen embriológico: en los cefalópodos los ojos se originan a partir de invaginaciones de la superficie de la cabeza, mientras que en el caso de los vertebrados, resultan de una extensión del cerebro.

La evolución del ojo en los moluscos constituye un ejemplo importante para entender cómo se alcanza un grado de complejidad mediante pasos sucesivos, y cómo estos pasos, de manera oportunista, van construyendo las sucesivas estructuras basándose en las anteriores, lo cual conlleva a un diseño final no óptimo pero perfectamente funcional (Fontdevila y Moya, 2003). En los moluscos, el órgano sensible a la luz más básico lo constituye el denominado “ojo plano”, el cual permite a su poseedor distinguir entre luz y oscuridad, pero no determinar la dirección de donde procede la luz. Estos “ojos planos” pueden observarse todavía en grupos de invertebrados primitivos, tales como las medusas, y también en las lapas (*Patella*) (Fig. 16.1). Estos ojos planos primitivos son útiles a los animales sésiles o que se mueven de manera pasiva. El movimiento dirigido de los moluscos más evolucionados exige la formación de órganos visuales más sofisticados. Como consecuencia, el epitelio sensible a la luz del ojo plano se invaginó para formar el ojo en cáliz o en copa, que posee una cavidad en su interior; de esta manera, las células sensitivas a cada lado de la copa pueden distinguir la luz y la sombra. Esto permite al animal saber de dónde procede la luz. Este tipo de ojos pueden observarse en moluscos sésiles o con movilidad reducida, como *Pleurotomaria* (Fig. 16.2).

Aunque un ojo en cáliz puede permitir diferenciar entre luz y sombra, no puede producir imágenes. En el transcurso de la evolución, la apertura ocular se redujo de tamaño, lo cual permitió que el ojo tuviese las propiedades de una denominada cámara de aguja (ojos de aguja) (Fig. 16.3). Este tipo de ojos pueden proyectar una

imagen enfocada, aunque poco luminosa, en la retina. En los moluscos estos ojos pueden observarse en los cefalópodos primitivos como *Nautilus*. En el ojo en cáliz y en el de aguja el espacio interior de la cavidad está ocupado por una secreción (pv) que difracta los rayos luminosos y, al menos de forma rudimentaria, resalta el brillo y enfoca la imagen. Esta cavidad interna del ojo evolucionó considerablemente cuando la apertura ocular se cerró por completo, quedando cubierta por un epitelio (ep) translúcido. En los caracoles marinos carnívoros como *Murex* (Fig. 16.5), esta burbuja llena de líquido del interior del ojo se transformó en una lente primitiva (cr), que permitía la percepción de imágenes bastante bien enfocadas, con un brillo aceptable. Este ojo de burbuja o vesicular ha alcanzado su máximo desarrollo en los caracoles terrestres. Los ojos más evolucionados de los moluscos se observan en los calamares, las sepias y los pulpos. Estos animales necesitan poseer una visión muy desarrollada para poder capturar a sus presas; sus ojos ya poseen una lente, un iris y, externamente, se parecen mucho a los ojos de los vertebrados (Fig. 15).

Estos ejemplos son una muestra de cómo la complejidad puede explicarse sin acudir a un diseño inteligente y es el producto de sucesivos avances graduales, cada uno de ellos con estructuras que mejoran las propiedades adaptativas de los organismos respecto a sus antecesores. Sin embargo, aunque los genes *Hox*, esenciales para la regulación espacial de la expresión de estructuras anatómicas, eran homólogos en todos los filums animales, nadie podía pensar que los genes de una mosca para construir un ojo o cualquier otro órgano complejo pudieran ser útiles para formar órganos similares en nosotros o en cualquier vertebrado. Y, sin embargo, sí lo son. Los distintos ojos sirven para la misma función, pero hasta hace 20 años se creía que habían evolucionado independientemente al menos 40 veces (Salvini-Plawen y Mayr 1977). Esta idea fue desacreditada por Walter Gehring y su equipo (Quiring et al. 1994) cuando aislaron el gen *eyeless*, necesario para la formación del ojo de *Drosophila*, y posteriormente otros genes similares en otros organismos tales como humanos (*Aniridia*) y ratones (*Small eye*). Sorprendentemente, todos estos genes codificaban la misma proteína, que se llamó después *Pax-6*. La homología altamente conservada del gene *Pax-6* fue demostrada cuando los investigadores activaron el gene del ratón en *Drosophila* para inducir tejido ocular en la mosca. Más tarde esta intercambiabilidad fue demostrada entre organismos tan diversos como pulpos y planarias. La interpretación obvia de estos experimentos indicaba que un ancestro común probablemente utilizó *Pax-6* para construir una estructura primitiva de ojo. Esta intercambiabilidad evolutiva no es única para la estructura del ojo, se

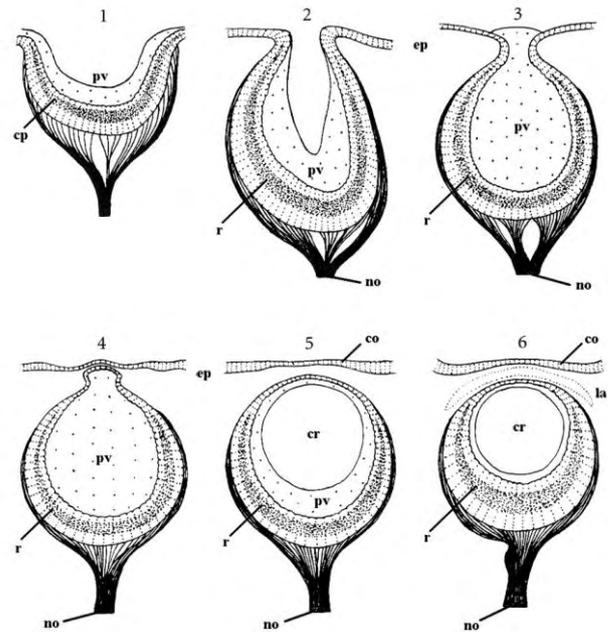


Fig. 16. Esquemas de ojos de gasterópodos ordenados en grado creciente de complejidad: **1)** Ojo en cáliz abierto de *Patella*; **2)** Cáliz más cerrado de *Pleurotomaria*; **3)** Ojo en “aguja” de *Haliotis*; **4)** Ojo cerrado de Turbo; **5)** Ojo con cristalino (cr) de *Murex*; **6)** Ojo con cristalino de *Nucella*. r: retina; pv: proteína vítrea; cp: células pigmentadas; no: nervio óptico; co: córnea; ep: epitelio. Tomado de Salvini-Plawen y Mayr (1977).

encuentra también en otros órganos complejos como las extremidades. Estos genes se han llamado “genes maestros”, hay muchos de ellos y, lo que es más importante, todas las proteínas que codifican contienen un homeodominio semejante aunque no idéntico al de los genes *Hox*.

El diseño natural no es, por tanto, tan perfecto como parece, más bien es un diseño imperfecto, impropio de un creador omnipotente, en todo caso propio de un relojero ciego, como lo ha calificado Richard Dawkins, o de un chatarrero, en palabras de François Monod, y tampoco el diseño es el resultado del azar sino de la fuerza oportunista de la selección natural. No merece la pena, pues, insistir demasiado en contra-argumentar aquí la hipótesis del relojero. Darwin ya nos dio una lección magistral de cómo, a pesar de su devoción inicial por la obra de Paley, su fascinación por las “maravillas” naturales, desde las delicadas adaptaciones de los pinzones de las Galápagos o de las orquídeas a las extraordinarias estructuras de los fósiles sudamericanos o a los cirrípedos, no le desvió del descubrimiento de que estas observaciones, seguidas por la posterior experimentación, le revelaban la teoría de la selección natural. Después de más de 150 años, desgraciadamente muchos contemporáneos nuestros no son capaces (o se resisten emocionalmente) de descubrir lo que estos “diseños” nos están diciendo sobre la naturaleza de los seres vivos, aferrándose a argumentos tipo Paley y

obviando todos los conocimientos de la teoría evolutiva, brevemente esbozados aquí. Estos neoreacionistas son los defensores del “diseño inteligente”.

La especiación hoy

En el viaje de vuelta del Beagle, Darwin hizo una parada en el Cabo de Buena Esperanza para visitar al famoso físico y filósofo Herschel. Este encuentro impresionó hasta tal punto a Darwin que en el primer párrafo de *“El Origen de las Especies”* atribuye a Herschel la famosa frase de que el proceso del origen de las especies es “*el misterio de los misterios*”. Darwin, plenamente consciente del problema, dedicó toda su vida a descifrar este “misterio”. Para entender el origen de las especies hemos de saber qué es una especie y si las especies existen realmente o son únicamente construcciones de nuestra mente. Darwin plantea la dificultad de distinguir las especies y prácticamente llega a negar su realidad cuando dice que “*la cantidad de diferencias consideradas necesarias para atribuir el rango de especie a dos formas es totalmente indefinido*” (Darwin 1859): <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?keywords=the%20characters%20species%20same%20general%20have%20as%20varieties&pageseq=73&itemID=F373&viewtype=text>.

Los padres de la Síntesis Moderna, principalmente Dobzhansky (1935, 1937) y Mayr (1942), propusieron el aislamiento reproductivo como un criterio básico para la distinción de las especies. El fundamento consiste en que una especie debe contemplarse como un acervo de genes en poblaciones aislado del de otras poblaciones análogas. En poblaciones sexuales esto se consigue si existe aislamiento reproductivo. Este concepto se denomina el concepto biológico de especie (CBE). Estos mismos autores desarrollaron el modelo alopátrida del origen de las especies que propone que para evolucionar dos especies a partir de una es preciso que se produzca una barrera geográfica que separe esta población en dos y que esta barrera se mantenga lo suficiente hasta que ambas subpoblaciones se diferencien lo suficiente para que no puedan reproducirse entre sí. El CBE ha tenido amplia aceptación por su fácil puesta a prueba como proyecto de investigación, llegando a considerarse que el origen de las especies podría equivaler al origen del aislamiento reproductivo. A pesar de sus ventajas prácticas, el concepto biológico de especie no ha resuelto del todo el problema de la identidad y el origen de las especies. A continuación se discute como los actuales conocimientos de la genómica y de la genética molecular están modificando nuestras ideas sobre el origen y el mantenimiento de las especies.

Los desafíos del modelo alopátrida

El papel de las barreras geográficas en la especiación es un hecho documentado en diversas ocasiones. Tal es el caso de los pares de especies (geminadas) de organismos marinos a ambos lados del istmo de Panamá, una barrera originada por los movimientos tectónicos, y también de los pares de especies hermanas de aves, una oriental y otra occidental, en los continentes del hemisferio norte producto del aislamiento debido a las glaciaciones recientes. Sin embargo, incluso en estos casos es preciso utilizar herramientas moleculares para su confirmación. Así, el estudio de la datación molecular de 35 de estos pares de especies hermanas de aves en Norteamérica reveló que solo en 11 de ellas se confirmaba que la separación pudo producirse debido a las glaciaciones del Cuaternario. El resto de especies divergió mucho antes, algunas antes de las épocas glaciares pleistocénicas, es decir hace más de tres millones de años. Este estudio representa una aportación importante de la genética molecular al problema de la especiación (Klicka y Zink 1997).

El año 1867 Benjamin Walsh, entomólogo y antiguo compañero de estudios de Darwin, comunicaba que la mosca *Rhagoletis pomonella*, que se alimenta de las plantas del espino (género *Crataegus*) en los EEUU, había invadido los manzanos de origen europeo en el nordeste de los EEUU y que, además, tenía la impresión que la mosca podría haber evolucionado hacia una nueva especie incipiente debido a este salto de hospedador. Este es probablemente uno de los primeros registros de especiación en la literatura científica sin necesidad de barreras geográficas. El caso *Rhagoletis* quedó ahogado, y olvidado, en un mar de literatura a favor del modelo alopátrida hasta que casi un siglo después Bush, un doctorando en Harvard, descubrió el trabajo de Walsh y vio que este insecto, como todos los insectos fitófagos, poseía las características precisas para formar especies en simpatría, es decir, sin barreras geográficas. Paradójicamente, Bush tenía en su comité de tesis a Mayr, uno de los grandes detractores de la especiación simpátrida. Cuando Bush le sugirió hacer un estudio sistemático y citogenético del género *Rhagoletis* como tesis doctoral, Mayr se mostró entusiasta, puesto que, según él, este estudio acabaría definitivamente con este ejemplo no resuelto de especiación simpátrida. Justo en ese momento Mayr estaba dando los últimos toques a su libro “*Especies Animales y Evolución*”, publicado en 1963, en el cual defiende la universalidad de la especiación alopátrida y refuta toda posibilidad de especiación simpátrida. El menosprecio de Mayr por la especiación simpátrida queda reflejado cuando dice que “*podría pensarse que no es necesario dedicar demasiado tiempo a este tema, pero la experiencia pasada nos permite predecir con seguridad que este asunto irá*

apareciendo regularmente. La especiación simpátrida es como la Hidra de Lerna que genera dos cabezas nuevas siempre que se corta una de las cabezas antiguas” (Mayr 1963). Es evidente que Mayr quería cortar de una vez por todas las cabezas de la hidra con el trabajo definitivo de la tesis de Bush. Pero la historia ha resultado muy diferente pues Bush y sus colaboradores han desarrollado durante más de 30 años un cuerpo de conocimientos que ha desafiado la exclusividad del modelo alopátrida, induciendo, más que deteniendo, un crecimiento recurrente de las cabezas de la hidra de Mayr (Bush 1998).

Muchas radiaciones de insectos que se alimentan de una sola planta (insectos monófagos), como la radiación de las más de 700 avispas que crían cada una en una sola especie de higuera, pueden explicarse por especiación simpátrida. Hay otros muchos ejemplos bien estudiados. Destaca el caso de las 70 especies de polillas armiño (género *Yponomeuta*), la mayoría monófagas de plantas de la familia *Celastraceae*, pero algunas asociadas a las familias de los manzanos (*Rosaceae*) y de los sauces (*Salicaceae*). Los ejemplos posibles de especiación simpátrida en los insectos monófagos son tan numerosos que el mismo Mayr los acepta cuando dice que éste “*es el único caso conocido que indica la posible presencia de una especie simpátrida incipiente*” (Mayr 1963). Si tenemos en cuenta que estos insectos representan un 40% de las especies animales conocidas, la especiación simpátrida no debería minusvalorarse por su rareza. Pero tenemos más ejemplos documentados de especiación simpátrida en otros grupos zoológicos, como los peces y los moluscos.

Si regresamos al caso de *Rhagoletis*, la historia de la especiación simpátrida está apoyada por numerosos experimentos que nos han permitido elaborar un modelo en animales. Gracias a estos trabajos se han podido conocer las señales y los caracteres responsables del reconocimiento de las plantas hospedadoras y del comportamiento sexual, así como las bases genéticas de la estructura poblacional de las razas de hospedador, el papel del tiempo de emergencia de las larvas después del periodo invernal (la diapausa) en la adaptación al hospedador, y un conjunto de detalles que han conducido a la formulación de este modelo. Esta historia se ha completado investigando la filogeografía y la filogenia del complejo *Rhagoletis*, que comprende seis o más especies sinmórficas distribuidas desde el altiplano mexicano hasta el nordeste de los EEUU. Feder, un antiguo doctorando de Bush, y su equipo (Feder et al. 2005) han descrito una diferenciación genética entre las poblaciones mexicanas y las del norte, asociada con un polimorfismo cromosómico de inversiones. Este resultado, juntamente con la observación que las inversiones contienen genes de diapausa impli-

cadadas en el salto de hospedador, ha sido interpretada como que hace un millón y medio de años se produjo un aislamiento geográfico en México que dividió en dos (la del norte y la del sur) la población original. Resumiendo, la especiación simpátrida parece comprobada y los procesos de especiación a largo plazo muestran a menudo una serie de episodios intercalados de alopatría y simpatría. Tal y como Mallet (2005a) puntualiza: “*la evidencia teórica y empírica favorece actualmente una visión más plural del modo geográfico de especiación*”. Es innegable que el argumento simpátrida ha desafiado la exclusividad del modelo alopátrida y, lo que es más importante, ha reivindicado el papel de la selección natural en el origen de las especies, un punto de vista totalmente defendido por Darwin.

El poder creativo del intercambio genético

Desde que Dobzhansky y Mayr propusieran el CBE y a pesar de su aparente aceptación general, amplios sectores de evolucionistas han mostrado un cierto escepticismo hacia la eficacia de las barreras de aislamiento como mecanismo exclusivo protector de la integridad de las especies. Es indudable que han sido los botánicos unos de los menos inclinados a aceptar la especie biológica. La razón fundamental de esta postura ha sido la observación secular de la abundancia de híbridos entre las especies vegetales.

La inviabilidad y/o la esterilidad híbrida inter-específica es justamente la prueba final de la integridad específica bajo el CBE y, por consiguiente, sus defensores se han visto obligados a considerar la hibridación inter-específica como excepcional, sino inexistente. Sin embargo, esta postura hace ya tiempo que ha sido desafiada por los botánicos y actualmente es totalmente difícil de mantener; sobre todo después que los trabajos de genómica comparada de las últimas décadas no solamente confirmasen el flujo génico fruto de la hibridación en plantas, sino que también demostrasen en animales casos de hibridación natural. Estas pruebas ponen en duda el rígido aislamiento reproductivo supuestamente necesario para mantener la integridad de las especies.

En una revisión reciente de casos de hibridación en la naturaleza, Mallet (2005b) documenta que “*al menos un 25% de especies de plantas y un 10 % de especies animales... participan en episodios de hibridación y de introgresión potencial con otras especies*”. Debido a la dificultad de reconocer a los híbridos como grupos morfológicamente uniformes, estas cifras podrían ser una subestimación, todo lo cual califica también a los animales como terreno potencial para la introgresión. Además, a medida que los estudios experimentales sobre los componentes de la aptitud se han hecho más precisos, hemos podido documentar que muchos híbridos

no muestran una aptitud inferior a las especies progenitoras.

Resumiendo, cuando estudiamos el genoma encontramos señales de que la hibridación es un proceso en marcha que genera flujo génico, sobre todo en aquellas regiones genómicas no implicadas en caracteres adaptativos específicos, principalmente reproductores, ecológicos y etológicos. Esta es una visión reticulada de la especiación que compatibiliza la divergencia y el flujo génico y contradice la exclusividad del aislamiento reproductivo en la integridad de las especies. Estos nuevos datos nos dicen que los genomas no son impermeables al flujo génico, más bien son semipermeables, y únicamente aquellos segmentos genómicos críticos para la integridad de la especie están aislados del flujo génico. Mallet (2005a) ha resumido este escenario diciendo que “*aunque las especies aisladas genéticamente juegan un papel en la diversificación, hoy en día sabemos que el progreso evolutivo puede continuar mientras las especies experimentan invasiones genómicas de otras especies*”.

El papel de la hibridación trasciende el efecto que el flujo génico tiene en modificar la arquitectura genómica de las especies, aunque se mantenga su integridad. A menudo la hibridación es también el punto de partida para generar nuevas especies. El genoma de una gran mayoría de plantas es de origen híbrido, el cual se ha duplicado para superar los problemas en el apareamiento meiótico del híbrido, denominándose a estas plantas aloploidoides. Este es un mecanismo extraordinario de especiación en un solo paso que por esta razón ha sido designado como de “especiación instantánea”. A pesar de que la aloploidoidía es un mecanismo muy frecuente de especiación por hibridación, hoy en día sabemos que muchas especies se pueden originar a partir de híbridos sin la duplicación de su genoma. Estas especies homoploides son también el resultado de superar la “inferior” fertilidad de los híbridos interespecíficos. En el apartado anterior ya hemos explicado que la supuesta baja aptitud de los híbridos no es universal, que la hibridación es frecuente en la naturaleza y que los híbridos sobreviven y generan mosaicos genómicos capaces de continuar evolucionando.

Un ejemplo muy bien estudiado es el de la especie de girasol *Helianthus anomalus*, originada por hibridación entre otros dos girasoles: *H. annuus* y *H. petiolaris*. Cuando se comparan los mapas genéticos de las tres especies se observa una amplia reorganización del genoma híbrido, producida por al menos tres roturas, tres fusiones y una duplicación en los cromosomas de las especies progenitoras. Rieseberg y sus colaboradores han estudiado la dinámica de esta reestructuración mediante cruzamientos híbridos en el laboratorio. Después de apenas cinco

generaciones de hibridación y retrocruzamientos recuperaron varias líneas híbridas fértiles. Así, comprobaron que los cromosomas híbridos se habían reorganizado y que el orden de los genes era muy parecido en todas las líneas híbridas sintéticas. Pero lo más sorprendente fue que esta estructura genómica reorganizada artificialmente era concordante con la de la especie híbrida natural, *H. anomalus*. Esta concordancia genómica, juntamente con el rápido aumento de la fertilidad de las líneas sintéticas en solo cinco generaciones, sugirieron a los investigadores que la selección para la fertilidad híbrida es rápida y depende de bloques específicos de genes (Rieseberg y Noyes 1998).

Aunque esta selección endógena para la fertilidad es un factor muy importante en la especiación híbrida, la selección ecológica (exógena) juega también un papel relevante. Desgraciadamente, el papel ecológico en la especiación fue poco considerado durante la segunda mitad del siglo pasado, lo cual generó un gran vacío en el progreso de la teoría evolutiva. Pero “*a medida que se han identificado más casos de especiación híbrida homoploide con datos moleculares, la importancia potencial de las barreras de aislamiento no cromosómicas, en especial las barreras ecológicas, se ha hecho más evidente*”, como Gross y Rieseberg (2005) han puntualizado recientemente.

La divergencia ecológica de los girasoles también ha sido estudiada en detalle. Hay al menos tres especies híbridas (*H. anomalus*, *H. deserticota* y *H. paradoxus*) que ocupan hábitats muy diferentes de los de las especies progenitoras, las cuales utilizan desde suelos arcillosos, pesados y húmedos (*H. annuus*) hasta suelos arenosos y áridos (*H. petiolaris*). Estas dos especies forman enjambres híbridos que a través de hibridaciones repetidas se estabilizan y hacen posible la evolución de los híbridos por adaptación ecológica a hábitats nuevos no ocupados, que pueden llegar a ser más extremos (transgresivos) que los de las especies progenitoras. Así, *H. anomalus* es endémico de las dunas activas, *H. deserticota* se encuentra en hábitats xéricos, y *H. paradoxus* ocupa los marjales salinos desérticos.

Hay muchos casos parecidos de divergencia ecológica en otras especies híbridas homoploides en plantas (por ej. en los géneros *Stephanomeria*, *Paeonia*, *Argyranthemum*, *Penstemon*, *Senecio*, *Pinus* e *Iris*). Pero la evidencia de divergencia ecológica no es una prueba fina de que la hibridación es realmente la responsable de la aparición de los caracteres seleccionados. Pudiera ser que estos caracteres adaptativos fueran el resultado de la acción gradual de mutaciones acumuladas después de la especiación. De nuevo, la capacidad de llevar a cabo experimentos tanto en invernaderos como en condiciones naturales con girasoles ha permitido reproducir en los

híbridos sintéticos los mismos caracteres extremos que se encuentran en las especies híbridas antiguas. Estos caracteres incluyen el contenido en nitrógeno y la succulencia de las hojas y del área foliar en *anomalus*, el diámetro del tallo y la época de floración en *deserticola*, y el contenido de azufre, calcio y boro y la forma y la succulencia de las hojas en *paradoxus*. Este trabajo se ha completado con estudios genéticos que demuestran que los caracteres extremos (transgresivos) de los híbridos se pueden generar mediante la acción complementaria de genes de los progenitores. Todos estos resultados constituyen un cuerpo formidable de pruebas que sostienen el papel principal de la selección ecológica en el origen de las especies híbridas homoploides.

Aunque la mayoría de estudios detallados de la genética y la ecología de la especiación híbrida se han hecho con plantas, a medida que hemos ido disponiendo de nuevas sondas genéticas también los animales han aportado ejemplos bien documentados. La familia de los peces ciprínidos (*Cyprinidae*) muestra una tasa de hibridación natural relativamente alta (11-17 %). Está demostrado que la especie *Gila seminuda* se originó por hibridación entre *G. elegans* y *G. robusta*. En realidad actualmente se considera que todo el género *Gila* ha evolucionado por procesos de hibridación que han intercambiado genes entre especies (reticulación) y que esta introgresión parece continuar actualmente en vista del extremo parecido del ADN mitocondrial entre algunas especies de *Gila*. El papel de la divergencia ecológica está sustentado también en *G. seminuda* por la observación de su distribución restringida al río Virgin, un pequeño afluente del río Colorado en el sudoeste de los Estados Unidos. En este afluente las especies progenitoras de *G. seminuda* nunca se han encontrado a pesar de que coexisten en todo el río Colorado y no parece que haya ninguna barrera geográfica que impida su migración. Las revisiones recientes de la especiación homoploide en animales describen un número de casos cada vez más amplio, algunos de ellos muy comprobados, incluyendo organismos tan diversos como las pulgas de agua (*Daphnia*), los corales (*Alcyonium*), los saltamontes (*Warrabama*), las ranas (*Rana*), las moscas (*Rhagoletis*) y los monos (*Macaca*). Es muy probable que esta lista aumente a medida que más métodos moleculares y nuevos enfoques sobre la especiación híbrida se vayan utilizando en el futuro.

El poder de la transferencia horizontal

El sexo no es el único mecanismo de intercambio de genes entre las especies. Aunque negada durante mucho tiempo, la transferencia horizontal (o lateral) de genes (THG), es decir la transferencia de material genético de un organismo a otro que no es un descendiente suyo, es

actualmente un mecanismo totalmente aceptado en procariotas (bacterias y arqueas). Este consenso está sustentado por numerosos estudios que demuestran un alto grado de introgresión genómica entre especies procariotas, como en el caso de la bacteria *Escherichia coli*, abundante en nuestro intestino, que contiene hasta un 18% de su genoma de origen ajeno.

Posiblemente los virus representen el escenario donde el poder del intercambio lateral sea más evidente. En particular, los virus de las bacterias (bacteriófagos), probablemente las formas vivas más abundantes de la biosfera, han merecido el interés de muchos evolucionistas por su papel fundamental en la evolución bacteriana y sobre todo porque a menudo contienen factores genéticos de virulencia que integran en el cromosoma bacteriano mediante un proceso denominado transducción. Sin embargo, la transducción no es el único mecanismo de intercambio lateral en las bacterias. Al menos se conocen dos mecanismos más, la transformación y la conjugación, que permiten la THG en las bacterias mediante los plásmidos y otros elementos genéticos móviles.

Es un hecho que la investigación de la última década está acumulando pruebas de que los genomas eucariotas son capaces de integrar fácilmente genes de origen procariota (y también eucariota), por lo menos en organismos unicelulares como los eucariotas fagotróficos. Entre estos los genomas de *Giardia*, *Trypanosoma*, *Entamoeba*, *Euglena*, *Cryptosporidium* y otros contienen genes de origen procariota y/o mitocondrial. Por ej., el genoma de *Entamoeba histolytica*, un protista patógeno responsable de la muerte por infecciones asociadas a la malaria, contiene al menos 96 genes probablemente de origen procariota.

En los organismos eucariotas multicelulares las pruebas de THG son menos abundantes, aunque éstas van aumentando progresivamente. Ya en 2003 Palmer y sus colaboradores (Bergthorsson et al. 2003) presentaron pruebas muy sólidas de que las filogenias discordantes de genes mitocondriales de las angiospermas (plantas con flores) podían ser debidas a THG entre plantas alejadas evolutivamente. Aparte de los casos de THG en eucariotas mediante los elementos transponibles, este es el primer caso que apoya sin ambigüedad que las plantas pueden transferir ADN a otras plantas. Pero esto “no es más que la punta del iceberg” como ya profetizaron Palmer y sus colaboradores, y desde entonces se han ido publicando muchos más casos de transferencia horizontal del ADN mitocondrial. Entre todos ellos cabe destacar los que implican la transferencia desde plantas parásitas a sus hospedadores porque indican que probablemente la THG se hace por contacto físico directo.

El género cosmopolita *Plantago* comprende muchas malas hierbas parasitadas por la cuscuta, una planta sin hojas y sin clorofila. El genoma de

algunas especies de *Plantago* de origen europeo contienen un pseudogen que procede de la cúscuta, también de origen europeo. Otras especies de *Plantago* que solo se encuentran en los Andes también contienen una variante de este pseudogen que procede de plantas parásitas del género *Bartsia* de distribución exclusivamente andina (Mower et al. 2004). Esta correspondencia biogeográfica hospedador-parásito entre genes y el hecho que las plantas parásitas penetren intracelularmente sus hospedadores mediante órganos denominados haustorios, apoya la transferencia horizontal por contacto directo. Hay miles de especies de plantas parásitas, lo cual proporciona amplias oportunidades de TGH entre hospedador y parásito.

La integración de secuencias virales en los genomas eucariotas mediante los retrotransposones es también un proceso bien caracterizado. En especies de *Nicotiana*, el género del tabaco, el ADN de geminivirus se encuentra integrado probablemente debido a un elemento transponible que capturó este ADN y lo integró juntamente con su propio ADN. Este no es el único caso descrito. Un caso más espectacular hace referencia a la integración de un retrovirus en el genoma del koala acaecida hace solo 100 años (Tarlington et al. 2006).

La transferencia de bacterias a eucariotas multicelulares es un proceso menos observado. Sin embargo, el estudio de los genomas de insectos y nemátodos ha descubierto inserciones del genoma de la bacteria endosimbionte *Wolbachia* que van desde fragmentos de menos de 1 Mb hasta casi todo el genoma de la bacteria. El hecho de que *Wolbachia* sea una de las bacterias intracelulares más frecuentes sugiere que la transferencia de procariota a eucariota multicelular podría ser más corriente de lo que se pensaba.

La Genética y la Genómica después de “*La Evolución*”

Hace 50 años apareció un volumen (Crusafont, M., Melendez, B. y Aguirre, E. (eds.) 1966 *La Evolución*) editado por la Biblioteca de Autores Cristianos que pretendió analizar el estado de los conocimientos evolutivos bajo diversos puntos de vista, desde aspectos filosóficos hasta conocimientos biológicos. Hace unos meses hemos conmemorado esa efeméride en un congreso denominado “La evolución tras *La Evolución*” en el que se ha pretendido poner al día los conocimientos evolutivos emitidos en aquella ocasión. Los avances en estos 50 años han sido enormes y en este escrito he tratado de esbozar los que me parecen más significativos en el campo de la genética y la genómica.

Para ello he planteado algunos conceptos fundamentales en los que se basa la teoría evolutiva y cómo la genética y la genómica han

contribuido a su consolidación. Posiblemente uno de los aspectos más confusos en la primitiva teoría darwinista era el mecanismo de la herencia. La genética particulada mendeliana resolvió el problema de la herencia de las mezclas, favorecida por Darwin, al asegurar el mantenimiento de la variabilidad genética a través de las generaciones y permitir un sustrato sobre el que pudiera actuar la selección natural. Pero esa misma herencia mendeliana discontinua y particulada planteó a los propios genéticos el problema de cómo los caracteres continuos, sobre los que se basaba la evolución darwinista, podían evolucionar por selección natural. No es de extrañar por tanto que esos primeros genéticos mendelianos favorecieran la mutación como el agente director de la evolución. Nuevamente fue la genética, en sus vertientes cuantitativa y de poblaciones, la que demostró, tanto experimental como teóricamente, que la selección natural podía actuar sobre la variabilidad continua y que ella era, y no la mutación, la fuerza directora de la evolución. Estas aportaciones de la genética contribuyeron decisivamente a mediados del siglo XX a una síntesis de la teoría evolutiva, la Síntesis Moderna o Neodarwinismo, en la que se reivindicó el papel predominante de la selección natural en el proceso evolutivo.

Sin embargo la Síntesis Moderna no pudo elaborar una teoría materialista (molecular) de la evolución porque la naturaleza material del gen era desconocida. Tampoco trató de la evolución de la forma, uno de los aspectos fundamentales de la evolución biológica. Nuevamente la genética en sus vertientes molecular y del desarrollo ha venido a subsanar estas carencias. El conocimiento molecular de la estructura y del funcionamiento del material hereditario nos ha permitido entender la naturaleza isotrópica de la mutación y de su valor adaptativo, introduciendo el concepto de neutralismo. La teoría neutra de la evolución molecular constituye una formalización rigurosa que permite detectar los mecanismos evolutivos (selectivos o no) con gran precisión en el juego interactivo de la selección, la mutación y la deriva poblacional. Proporciona además una hipótesis nula para contrastar nuestros datos empíricos y define un reloj molecular para establecer filogenias basándose en la abundancia de marcadores moleculares neutros.

Quizás uno de los avances más significativos respecto a la Síntesis Moderna ha sido la introducción de la genética en el estudio del desarrollo. Actualmente conocemos la naturaleza y el funcionamiento de los genes que determinan los intrincados senderos en redes y cascadas conducentes a la prolífica variedad de formas de los seres vivos. Los genes del desarrollo están sometidos a múltiples formas de expresión diferencial debido a multitud de elementos de control regulados por factores a su vez

codificados por otros genes. Es en la variabilidad mutacional de estos elementos reguladores, más que en las secuencias codificadoras, donde reside el sustrato básico de actuación de la selección natural. La detección de genes del desarrollo en organismos ancestrales, homólogos de genes presentes en organismos actuales, ha permitido fundamentar la unidad de tipo y validar a nivel morfológico el paradigma darwinista de la descendencia con modificación. La caracterización molecular de antiguas mutaciones homeóticas de gran efecto morfológico (por ej. *Ultrabitorax*) o de genes maestros de estructuras complejas como el ojo, ha resuelto también el problema del gradualismo y la complejidad. Ahora conocemos los cambios graduales moleculares que acompañan a estos genes del desarrollo y sabemos que la complejidad es reducible a dichos cambios.

La facilidad (metodológica y económica) cada vez más creciente de la secuenciación de genomas nos permite hoy en día estudiar, manipular y comparar genomas completos. Esto introduce una nueva dimensión al descifrado del dinamismo y la evolución del genoma, lo cual incide en el conocimiento de mecanismos evolutivos globales, como por ejemplo las grandes reordenaciones genómicas que se producen en episodios evolutivos que acompañan en el origen de las especies y en las grandes transiciones evolutivas. En particular, cabe citar el papel cada vez más determinante de los elementos transponibles en la dinámica genómica. La comprensión de la especiación se ha beneficiado también de la genómica, no sólo mejorando las filogenias moleculares, sino sobre todo detectando fenómenos de introgresión interespecífica, del origen híbrido de muchas especies y de la transmisión génica (horizontal) entre especies, algo mucho más difícil de fundamentar en la era pregenómica.

Todos estos avances han suscitado en algunos la tentación de cambiar el paradigma darwinista. Hemos de admitir que los avances en la comprensión de la dinámica molecular del genoma y de los genes han iluminado nuestra perspectiva de la evolución, sobre todo en aspectos incompletos (moleculares) o ausentes (desarrollo) de la Síntesis Moderna. Es preciso una reforma, pero de ahí a pensar que el paradigma darwinista está actualmente obsoleto va un abismo. Por ejemplo, ni la transmisión horizontal que visualiza una red de la vida más compleja que un árbol, ni la dinámica transposicional de los elementos móviles, ni la existencia de genes maestro del desarrollo, destruye el concepto de descendencia (herencia) con modificación (selección natural). De hecho, en muchos casos, como el del origen de las especies sin necesidad de barreras geográficas ni aislamiento reproductor, los nuevos conocimientos genéticos y genómicos proporcionan un

papel prioritario a la selección natural, todo lo cual se acerca más al concepto de Darwin sobre la evolución.

REFERENCIAS

- Avery, O.T., MacLeod, C.M. y McCarthy, M. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Induction to transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from *Pneumococcus* Type III. *J. Exp. Med.* 79: 137-158.
- Bailey, J.A., Liu, G. y Eichler, E.E. 2003. An Alu transposition model for the origin and expansion of human segmental duplications. *Am. J. Hum. Genet.* 73: 823-834
- Berghorsson, U., Adams, K.L., Thomason, B. y Palmer, J.D. 2003. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature* 424: 197-201.
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 2002. *Invertebrates* (2nd. ed.) Sinauer Associates, Inc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
- Bush, G.L. 1998. The conceptual radicalization of an evolutionary biologist. Pp. 425- 438. *En: Howard, D.J. y Berlocher, S. (eds.), Endless Forms: Species and Speciation*, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Carroll, S.B. 2005. *Endless Forms Most Beautiful*. W.W. Norton & Co., New York.
- Carroll, S.B., Grenier, J.K. y Weatherbee, S.D. 2001. *From DNA to Diversity. Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design* (2ª ed). Blackwell Publ., Malden.
- Chung, H., Bogwitz, M.R., McCart, C. et al. 2007. Cis-regulatory elements in the accord retrotransposon result in tissue-specific expression of the *Drosophila melanogaster* insecticide resistance gene *Cyp6g1*. *Genetics* 175: 1071-1077.
- Daborn, P.J., Yen, J.L., Bogwitz, M.R. et al. 2002. A single P450 allele associated with insecticide resistance in *Drosophila*. *Science* 297: 2253-2256.
- Darwin, C.R. 1842. The foundations of the origin of species, a sketch written in 1842, Darwin F. (edit) pág. 40. Cambridge Univ. Press (1909) <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?pageseq=1&itemID=F1555&viewtype=text>
- Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. (1ª ed.). John Murray, London. Traducción española de Antonio de Zulueta. 1988. *El Origen de las Especies*. (6ª ed.). Colección austral. Espasa-Calpe, S.A., Madrid.
- Darwin, C.R. 1876. 'Recollections of the development of my mind & character' [Autobiography [1876-4.1882] Transcribed by Kees Rookmaaker.

- <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?keywords=design%20argument%20the%20of%20in%20old%20nature&pageseq=107&itemID=CUL-DAR26.1-121&viewtype=text>
- Dobzhansky Th. 1935. A critique of the species concept in biology. *Phil. Sci.* 2: 344-355.
- Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.
- Feder, J.L., Xie, X., Rull, J. et al. 2005. Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 102: 6573-6580
- Fontdevila, A. 2011. *The Dynamic Genome: A Darwinian Approach*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Fontdevila, A. y Moya, A. 2003. *Evolución: Origen, Adaptación y Divergencia de las Especies*. Ed. Síntesis. Madrid.
- Gross, B.L. y Rieseberg, L.H. 2005. The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *J. Heredity* 96: 241-252.
- Hershey, A.D. y Chase, M. 1952. Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *J. Gen. Physiol.* 36: 39-56.
- Hubby, J.R. y Lewontin, L.C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 577-594
- Huxley, J.S. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. Allen and Unwin, London.
- Jordan, I.K., Rogozin, I.B., Glazko, G.V. y Koonin, E.V. 2003. Origin of a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements. *Trends Genet.* 19: 68-72.
- Kidwell, M.G. y Lisch, D.R. 2000. Transposable elements and host genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 15: 95-99
- Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.
- Klicka, J. y Zink, R.M. 1997. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science* 277: 1666-1669.
- Lynch, M. 2007. *The Origins of Genome Architecture*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Mallet, J. 2005a. Speciation in the 21st Century. *Heredity* 95: 105-109.
- Mallet, J. 2005b. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol. Evol.* 20: 229-237.
- Mayr, E. 1942 *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 1963 *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Mayr, E. 1980. Prologue: Some thoughts on the history of the Evolutionary Synthesis. En: Mayr, E. y Provine, W.B. (eds.), *The Evolutionary Synthesis*, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- McClintock, B. 1984. The significance of response of the genome to challenge. *Science* 226: 792-801.
- Mower, J.P., Stefanovic, S., Young, G.J. y Palmer, J.D. 2004. Gene transfer from parasitic to host plants. *Nature* 432: 165-166.
- Quiring, R., Walldorf, U., Kloter, U. y Gehring, W.J. 1994. Homology of the *eyeless* gene of *Drosophila* to the *Small eye* gene in mice and *Aniridia* in humans. *Science* 265: 785-789.
- Rieseberg, L.H. y Noyes, R.D. 1998. Genetic map-based studies of reticulate evolution in plants. *Trends Plant Sci.* 3: 254-259.
- Schlenke, T.A. y Begun, D.J. 2004. Strong selective sweep associated with a transposon insertion in *Drosophila simulans*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 1626-1631.
- Salvini-Plawen, L.V. y Mayr, E. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evol. Biol.* 10: 207-263.
- Tarlinton, R.E., Meers, J. y Young, P.R. 2006. Retroviral invasion of the koala genome. *Nature* 442: 79-81.
- Van't Hoff, A.E., Campagne, P. et al. 2016. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature* 534: 102-105.
- Watson, J.D. y Crick, F.H.C. 1953a. The molecular structure of nucleic acids. A structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171: 737-738.

Información del Autor

Antonio Fontdevila es Catedrático Emérito de la Universitat Autònoma de Barcelona. Profesor visitante invitado más de 40 veces en 15 países, investigador principal de más de 20 proyectos nacionales e internacionales, director de 18 tesis doctorales, autor de numerosas publicaciones, editor de un libro científico y autor de 4 libros. Sus trabajos de investigación tratan sobre el papel de la hibridación interespecífica en la movilización de los elementos transponibles y en el aislamiento reproductivo, y sobre la genética evolutiva de la colonización y la medida de la aptitud biológica en poblaciones naturales de *Drosophila*, como sistema modélico.

Ciencia y pensamiento evolutivo

Andrés Moya

Instituto de Biología Integrativa de Sistemas, Universitat de València-CSIC.
 Fundación para el Fomento de la Investigación Sanitaria y Biomédica de la Comunidad Valenciana (FISABIO), Valencia.
 CIBER en Epidemiología y Salud Pública, Madrid.
 E-mail: andres.moya@uv.es

RESUMEN

En este trabajo recorro a Monod para mostrar la importancia que tiene el poder distinguir entre hacer ciencia y pensar desde ella. Esta distinción no se tiene en cuenta muchas veces y se traspasa la fina línea que las separa formulándose reflexiones que, aun siendo de gran interés por su racionalidad y alcance, puede llevarnos a confundir entre lo que es y lo que puede ser una verdad establecida científicamente. Pero, por otro lado, tampoco hay que estigmatizar en exceso el ejercicio del pensamiento desde la ciencia, porque a veces las reflexiones que se llevan a cabo en su seno son anticipaciones que acaban por incorporarse al activo de la misma. Aquí trato sobre cuatro categorías relacionadas con la biología evolutiva, a las que denomino naturalización, darwinización, transevolución y complejificación, que nos ayudan a ver las sutiles y complejas interacciones existentes entre la ciencia y el pensamiento desde la ciencia.
eVOLUCIÓN 12(1): 45-50 (2017).

Palabras Clave: Naturalización, Darwinización, Transevolución, Contingencia, Necesidad.

ABSTRACT

In the present work, I implement Monod's train of thought to show the importance of distinguishing between actual science and thinking sparked by. Often such distinction is not taken into account and the fine line separating them is crossed, giving rise to thoughts that, although of interest in terms of rationality and achievement, can lead us to confuse what actually is and what could be considered a scientifically-based truth. In spite of this, we should not stigmatize the exercise of thinking sparked by science because sometimes the thoughts arising in this area are marvelous predictions that may eventually slot into the realm of science. In the present work, I formulate four categories related with Evolutionary Biology, which I call naturalization, darwinizing, transevolution and complexification. This classification will help us to appreciate the subtle and complex interactions existing between actual science and thinking sparked by science.
eVOLUCIÓN 12(1): 45-50 (2017).

Key Words: Naturalization, Darwinizing, Transevolution, Contingency, Necessity.

La advertencia de Monod

Empiezo este texto indicando la conveniencia de hacer una distinción explícita entre lo que es "hacer ciencia" y lo que es "pensar desde la ciencia". Como en su momento observara Jacques Monod (1971): "*debemos evitar la confusión entre las ideas sugeridas por la ciencia y la ciencia misma*" (Fig. 1). Él era consciente de que se trataba de dos actividades diferentes que no debían mezclarse. No creo que minusvalorase la segunda con respecto a la práctica científica en sí, dado que escribió el influyente texto "*Azar y Necesidad*" (Fig. 2), ese fundamental e influyente ensayo de Filosofía Natural en el que se piensa desde la ciencia. Muchos autores posteriores, profesionales de las ciencias de la vida entre otros, han llevado a cabo ensayos similares, lo que pone de manifiesto la importancia que parece tener el llevar a cabo reflexiones desde la ciencia,

reflexiones que, por otro lado, pueden contemplar el alcance de la ciencia que cada uno practica. Por alcance entiendo no una mera reflexión sobre los límites de la ciencia, que también, sino además hasta donde nos puede llevar cierto ejercicio de racionalidad que parte de verdades científicas consideradas como tales en un momento determinado de la historia de la ciencia. En esa línea se sitúa mi libro "*Naturaleza y Futuro del Hombre*" (Moya 2011). Me permito en él reflexionar, con la ciencia de mi tiempo en la mano, al menos la que creo dominar y entender, sobre aquellas cuestiones que siempre nos han preocupado y a las que, con suerte desigual, y por imperativo existencial, se han venido respondiendo desde la noche de los tiempos, a saber: ¿cuál es el origen del Universo?, ¿qué es y cómo apareció la vida?, ¿qué es y cómo apareció la especie humana? Existen conatos en la ciencia actual consistentes

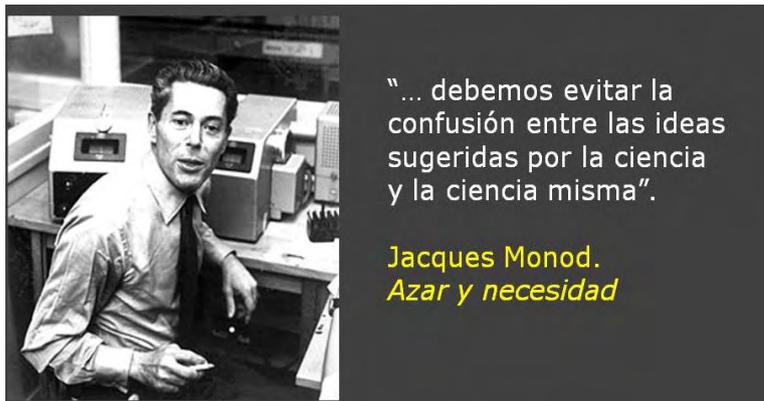


Fig. 1. Jacques Monod.

en la formulación de supuestas teorías que tratan de unificar los tres orígenes. Es muy difícil poder afirmar ciertamente que en realidad ya disponemos de una teoría bien asentada científicamente al respecto, y conviene tener muy en cuenta la reflexión de Monod para discriminar entre lo que la ciencia dice realmente y lo que la ciencia nos permite pensar racionalmente. Si el término teoría lo entendemos en el sentido fuerte de explicación contrastada, probablemente no estemos en condiciones de afirmar que dispongamos de ninguna teoría final sobre los tres orígenes. Si lo entendemos, por el contrario, en el sentido más laxo de mera posibilidad desde la óptica de la ciencia, pero sin contrastación empírica alguna, entonces cabría aceptar que nos encontramos con algún tipo de explicación que nos convence. La línea que delimita la ciencia y el pensar desde la ciencia, como puede verse, es muy tenue, pasando muchas veces de la una a la otra sin apenas darnos cuenta, en buena medida obligados por el ansia de buscar sentido a la existencia o, meramente, concluir que no lo tiene. La convicción en torno a la realidad de las teorías, por otro lado, depende mucho del científico que las reflexiona, sea físico o biólogo. Así, un biólogo evolucionista, por ejemplo, va a ser escéptico en torno a la supuesta disponibilidad de una teoría unificada sobre el origen y la evolución del Universo, incluyendo la vida y la evolución humana. Sin embargo, por su propio ámbito de trabajo, sí que tiene certidumbre sobre el hecho de que, una vez aparecida en nuestro planeta, la vida ha evolucionado y el hombre es un producto de la misma. Refiero este caso como ejemplo bien notorio de cómo la teoría evolutiva actual, utilizando el término teoría bajo la acepción fuerte mencionada anteriormente, nos abre un mundo de reflexiones desde la ciencia distinto a estadios anteriores de la historia de la misma en el que no disponíamos de la citada teoría explicativa, empíricamente contrastada. En aquel pasado pre-darwiniano podríamos creer que contábamos con una explicación de la evolución, o no, de los seres vivos, pero ahora disponemos de una teoría asentada y contrastada que nos

permite amplias reflexiones desde la ciencia de la evolución. La teoría darwiniana de la evolución, en lo que respecta al origen de nuestra especie, aporta la justificación fundamental de que nosotros somos un producto natural de la evolución.

El llegar a la demostración de que nuestra especie es una más en el proceso de la evolución biológica lo denomino categoría de “naturalización” (Moya 2011), algo que no deja de ser más que el lento proceso de atenta lectura objetiva del libro de la naturaleza. Porque otros eran los libros utilizados como referencia para interpretarnos y dar sentido a nuestra existencia antes de Darwin. Pero la perseverante y atenta mirada de los observadores de la naturaleza desde los albores de la ciencia moderna, culminan en Darwin con su afirmación de que somos producto de la evolución biológica. Él era consciente de que abría la caja de los truenos con semejante formulación. Pero la coherencia forma parte de los atributos de la ciencia y su teoría de la evolución, que se basa en el principio de la selección natural y en el origen común de todo lo vivo en el planeta (Fig. 3), lo que no deja ya lugar a dudas es que el hombre es un ente natural producto de la evolución.

El principio de selección natural, no obstante, ha sido llevado a categoría ontológica, a principio rector en la dinámica de entes de todo tipo, además de los biológicos, que compiten para su supervivencia. Así, Richard Dawkins en su “*El Gen Egoísta*” (1989) propone que los individuos no son más que la envuelta de sus genes, constructos pertrechados por ellos para maximizar

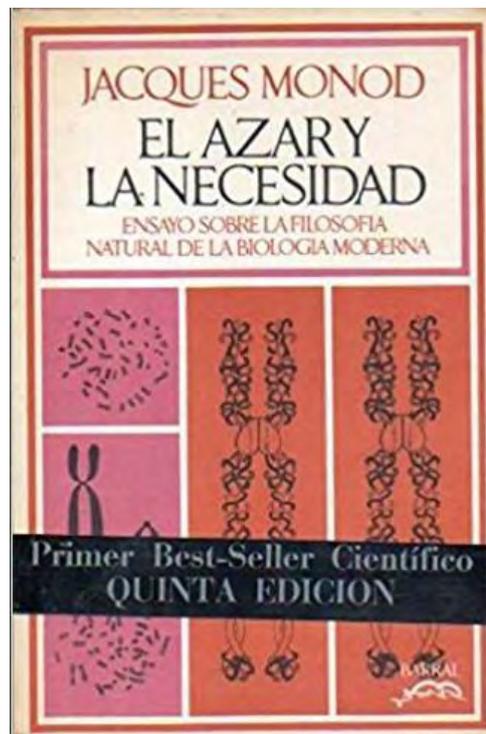


Fig. 2. Portada del libro "El Azar y la Necesidad" de Jacques Monod.

su supervivencia. Y, obviamente, nosotros, los humanos, seríamos un fino y elaborado producto de tal juego entre genes. Siendo esto una maravillosa metáfora, no deja de sorprender con qué sutileza, aunque también debido a la fuerza de la explicación racional se pasa, de nuevo, a aquello que la ciencia puede decirnos actualmente sobre hasta qué punto los genes determinan a los individuos, al pensamiento desde la ciencia, a saber: ¿y si realmente fuéramos un mero receptáculo de nuestros genes? Aunque defienda el pensamiento desde la ciencia, hemos de tener bien delimitado lo que la ciencia realmente nos dice al día de hoy, y no entrar en la confusión de Monod. Carlos Castrodeza (2009) o Matt Ridley (2015) son buenos ejemplos del uso del pensamiento desde la ciencia, llevando hasta el paroxismo a la selección natural como categoría ontológica que aplican a cualesquiera tipos de entes que compiten entre ellos para sobrevivir diferencialmente, ya sean tales entes culturas, lenguas, economías, gobiernos, educaciones, etc. Me pareció oportuna denominar a esta categoría como “darwinización”, haciendo homenaje a Castrodeza (2009) en su desarrollo del concepto de darwinización del mundo.

Admitamos por un momento la tesis de Dawkins de que los individuos son constructos de los genes. ¿Qué es entonces el ser humano? En realidad, cuesta admitir una tesis tal, pero no voy a relatar aquí que dispongo de la solución científica contra la misma, aunque más adelante presento alguna evidencia al respecto. De ser cierto, tendríamos que aceptar la idea de que la vida, y particularmente la humana, no tiene objetivo, significado o valor intrínseco y, por lo tanto, tener que admitir que la vida está abocada al nihilismo.

En el discurso que aquí presento recurro a una tercera categoría que, específicamente, es producto de la singularidad de nuestra especie. La denomino “transevolución” (Moya 2011). Nuestra especie probablemente sea la única que puede mirar retrospectivamente, reconstruir e interpretar su historia evolutiva y social y afirmar con mayor o menor acierto cómo y por qué estamos donde estamos en la evolución, al menos, de nuestro planeta. También somos una especie interventora, manipuladora de todo aquello que nos rodea y de nosotros mismos, lo que denomino lo natural-otro y lo natural-propio, respectivamente. Y es la ciencia biológica del momento, por ejemplo, la Biología Sintética, la que está dando grandes pasos hacia la posible construcción de organismos que nunca han existido, o a la modificación a la carta de los que actualmente existen (Church y Regis 2012). Estamos en la vía de la vida sintética, por no hablar de la super-inteligencia (artificial, por simulación completa del cerebro, por cognición biológica, por comunicación entre el hombre y la máquina o por las redes y organizaciones), tal y como ampliamente desa-

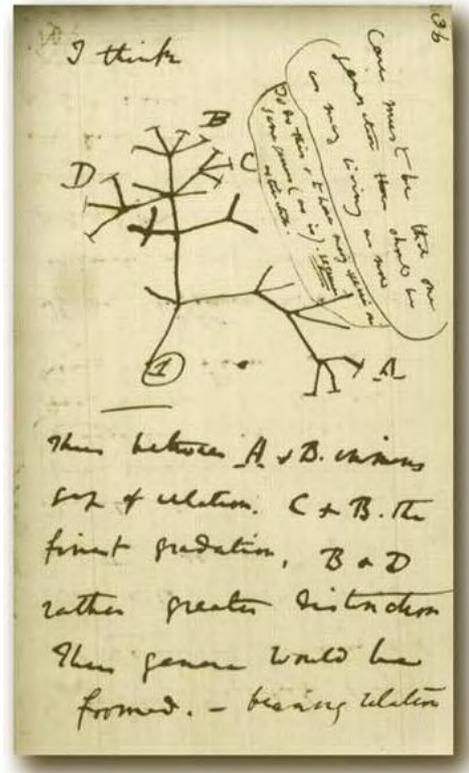


Fig. 3. El "árbol" de Darwin.

rolla Bostrom (2014). Traigo aquí estas dos líneas de desarrollo de la ciencia actual con la finalidad de poner de manifiesto que el intervencionismo de nuestra especie sobre lo natural-propio y, por lo tanto, sobre nuestros genes, además de la intervención sobre lo natural-otro, bien puede ayudar a sostener que algo más existe en nosotros que nos lleva a subvertir el orden de los genes y no ser meramente sus constructos. Es una tesis de pensamiento desde la ciencia, pero tan consistente como la del reduccionismo génico y que, en buena medida, se enfrenta al nihilismo. No sabría calificar ahora mismo qué tipo de anti-nihilismo comporta saber que somos entes interventores que pueden alterar el orden natural de las cosas, su evolución natural. Pero cabe pensar desde la ciencia, con cierto optimismo racional (Ridley 2011), que seremos capaces de sobrevivir en este mundo, o en otros, por medio de su transformación o de la nuestra, en formas inimaginables ahora mismo. Bajo esta perspectiva trans-evolutiva se pueden considerar las anticipatorias tesis metafísico-teológicas de Teilhard de Chardin (1971) o físico-teológicas de Tipler (1996). Para el primero la materia, la vida y el pensamiento evolucionan mientras que, para el segundo, los humanos no solo no somos accidentes de la evolución, sino que jugamos un papel fundamental en la futura evolución del Universo.

No encuentro mejor forma de alabar la obra de síntesis de la ciencia y el pensamiento evolutivo en la España de hace 50 años que presentar mi

propio pensamiento al amparo de los avances científicos que se han producido hasta el momento. Porque brillantes científicos españoles de por entonces estaban a caballo, como siempre ha sido, entre lo que la ciencia evolutiva del momento decía y el pensamiento que desde la misma se podía realizar. El libro que aquí conmemoramos (Crusafont et al. 1966) es un bello exponente de ello.

Sobre la evolución de la complejidad

También la obra de Monod (1971) me sirve para presentar, desarrollar y reflexionar sobre una problemática de la evolución biológica que, a buen seguro, sigue siendo una cuestión pendiente de resolución. Se trata de los papeles relativos de la contingencia (el azar) y la necesidad en la evolución de la complejidad. Lo que a continuación expongo debe tomarse como una reflexión desde la ciencia, aunque intuyo que estamos cerca de pasar el límite y considerar la cuestión como una más que hemos podido resolver de manos de la ciencia.

Los biólogos evolucionistas sostienen mayoritariamente la contingencia de los fenómenos biológicos, su carácter fortuito, aleatorio e impredecible. Aceptan, en efecto, la tendencia sistemática a que en el proceso evolutivo se elige la mejor opción entre un conjunto de elementos consecuencia de la acción de mecanismos biológicos que determinan que el elemento final que se impone, en un instante espacio-temporal concreto, es el más eficaz. Pero: ¿qué ha permitido la aparición de esos elementos que entran en conflicto darwiniano? La cuestión es aún más complicada puesto que si tales elementos han aparecido fortuitamente y la lógica selectiva impone uno, y luego otro, y así indefinidamente, entonces la historia evolutiva se nos aparece como una sucesión de contingencias. Pero, volviendo a dos de las permanentes cuestiones que nos preocupan: ¿son la vida y la vida inteligente dos experimentos irrepetibles? La noción de contingencia parece conducirnos por el camino de lo tan extraordinariamente azaroso que prácticamente es impensable su múltiple aparición. Así, una concepción de la vida basada en la historicidad contingente sería poco proclive a aceptar su inevitabilidad. Y lo mismo podría sostenerse sobre la aparición de vida inteligente. Pero ambas inevitabilidades tienen una carga de evidencia distinta. Probablemente nos encontremos más cerca de la vida como experimento irrepetible que de la vida inteligente como experimento irrepetible también. El cúmulo de evidencia en la evolución biológica que nos llevan a pensar, por la forma misma en cómo las categorías superiores del pensamiento han ido evolucionando hasta emerger de forma tan impresionante en nuestra especie, puede darnos ciertas pistas o apuntar a que la vida inteligente

podiera ser menos contingente y accidental de lo que parece.

Pues bien, aquellos que estudian el origen de la vida no parecen ir a la búsqueda de primeros principios que la expliquen, y admiten que la inevitabilidad de la misma habla por sí sola. Solamente andan en busca de explicaciones *ad hoc* que la hubieran podido promover o, todavía mejor, de lo que se consideraría un hallazgo espectacular: poder recrearla en el laboratorio o tener pruebas de su existencia en otros lugares del Universo. Si la opinión más refrendada para el origen de la vida y de nuestra especie, dos de las más grandes transiciones evolutivas, ha estado vinculada al carácter contingente de la evolución química y biológica, también hay que manifestar que asistimos durante las últimas décadas a visiones alternativas que se incluirían dentro del paraguas de una concepción de la evolución hacia una complejidad creciente y que existen una cierta carga de necesidad en la forma en cómo evoluciona la materia para dar materia viva y cómo la materia viva evoluciona para acabar generando materia inteligente (Kauffman 1993; McShea y Brandon 2010; Moya 2015) (Fig. 4). En efecto, cierta complejidad se requirió para el origen de la vida y cierta complejidad, también, para el origen de vida inteligente. Sostienen estos autores que la vida, así como sus manifestaciones fundamentales, es un fenómeno más repetible de lo que la tradición investigadora más conservadora del campo estaría dispuesta a sostener. Existe una tendencia inmanente de la materia a

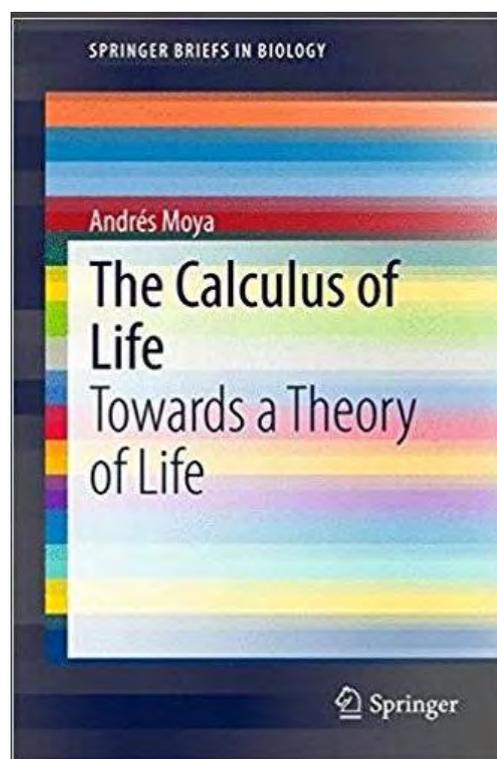


Fig. 4. Portada del libro "The Calculus of Life" de Andrés Moya.

hacerse más compleja, actuando recursivamente sobre sí misma, hecho que podría llevarnos a asegurar que la vida en nuestro planeta no es un experimento irreplicable, así como tampoco lo es la vida inteligente. El conocimiento de la evolución planetaria, la geología y la composición atmosférica de, por ejemplo, Marte o determinados satélites de Júpiter, hacen factible pensar en experimentos vitales con éxito en algún momento de la historia de aquellos, o incluso ahora mismo.

Centrándonos en el ente humano, no se trata de argumentar tanto que somos inevitables (no obstante, véase Conway-Morris 2003) como que los procesos de complejización de la materia hacen inevitable la aparición de algo parecido al ente humano, aquí y, eventualmente, en otros lugares del Universo. No se trata de una visión antropocéntrica de la evolución. La naturalización de la especie humana a la que he hecho referencia en el apartado anterior es una de las grandes contribuciones científicas de Darwin. No existe tal cosa que una escalera ascendente que lleva a la vida humana. Pero bien pudiera ser que sí existiera una tendencia intrínseca en la materia viva en evolución a desarrollar aquí y allá tendencias de complejidad creciente, perfectamente compatibles con la idea de evolución biológica, incluso evolución por selección natural. Esas tendencias marcan linajes más complejos aquí y allá en el gran árbol de la vida, uno de los cuales es el nuestro.

Creo que es legítimo traer aquí, algo que no se nos debe escapar, que una de las cuestiones de fondo que permea la literatura sobre la evolución biológica desde la formulación de Darwin de la teoría de la evolución por selección natural es la de la existencia o no de progreso biológico (Shanahan 2012). Aunque pueda resultar paradójico, Darwin veía progreso en la evolución, lo mismo que Huxley (1942). Para este autor, los organismos evolucionan para tener mayor capacidad de control e independencia del ambiente. Durante la década de los 80 y primera mitad de los 90 del siglo pasado se presenta una amplia reflexión en torno al progreso evolutivo (Bonner 1988; Nitecki 1988; Ruse 1996; Sober 1994). Particularmente conocido es el debate entre Dawkins (1996, 1997), que considera que el progreso evolutivo es inevitable, y Gould (1988, 1996), para quien el progreso es un concepto antropocéntrico que debe ser reemplazado por una definición operacional de direccionalidad. Como conclusión, no obstante, y con las matizaciones conceptuales apropiadas, especialmente cuando se debate conjuntamente con físicos y filósofos, es que cierto tipo de progreso existe en el Universo, en general, y en la evolución biológica en particular (Conway Morris 2003; Lineweaver et al. 2012).

La cuestión siguiente, una vez aparecida la inteligencia, es el curso que pueda tomar la

evolución (Moya 2011). No sostengo la centralidad de nuestra especie, puesto que no excluyo complejidades parecidas en otros lugares. En cambio, sí mantengo que somos los únicos, al menos por el momento, capaces de reconstruir nuestra historia e intervenir en ella.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación de proyectos del Ministerio de Ciencia y Competitividad de España (proyectos SAF2012-31187, SAF2013-49788-EXP y SAF2015-65878-R), del Instituto de Salud Carlos III de España (proyectos PIE14/00045 y AC15/00022) y de la Generalitat Valenciana, España (proyecto PrometeoII/2014/065), además de la cofinanciación de fondos FEDER de la Unión Europea.

REFERENCIAS

- Bonner, J.T. 1988. *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Bostrom, N. 2014. *Superintelligence*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Castrodeza, C. 2009. *La Darwinización del Mundo*. Herder, Barcelona.
- Church, G y Regis, E. 2012. *Regenesis*. Basic Books, New York.
- Conway Morris, S. 2003. *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Crusafont, M., Meléndez, B. y Aguirre, E. (eds.). 1966. *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid.
- Dawkins, R. 1989. *El Gen Egoísta*. Salvat Ciencia, Barcelona.
- Dawkins, R. 1996. *Climbing Mountain Improbable*. W.W. Norton, New York.
- Dawkins, R. 1997. Human chauvinism. *Evolution* 51: 1015-1020.
- Gould, S.J. 1988. On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality. Pp. 319-338. *En: Nitecki, M. (ed.), Evolutionary Progress*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Gould, S.J. 1996. *Full House: the Spread of Excellence from Plato to Darwin*. Harmony Books, New York.
- Huxley, J.S. 1942. *Evolution: the Modern Synthesis*. Allen and Unwin, London.
- Kauffman, S.A. 1993. *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford Univ. Press, New York.
- Lineweaver, C.H., Davies, P.C.W. y Ruse, M. (Eds.) 2012. *Complexity and the Arrow of Time*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- McShea, D.N. y Brandon, R.N. 2010. *Biology's First Law*. Chicago Univ. Press, Chicago.

- Monod, J. 1972. *Azar y Necesidad*. Barral, Barcelona.
- Moya, A. 2011. *Naturaleza y Futuro del Hombre*. Ed. Síntesis, Madrid.
- Moya, A. 2015. *The Calculus of Life*. Springer Verlag, New York.
- Niteki, M. (ed.) 1988. *Evolutionary Progress*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Ridley, M. 2015. *The Evolution of Everything*. Harper Collins Publ., New York.
- Ridley, M. 2011. *El Optimista Racional*. Taurus, Madrid.
- Shanahan, T. 2012. *Evolutionary Progress: Conceptual Issues*. eLS doi: 10.1002/9780470015902.a0003459.pub2.
- Sober, E. 1994. Progress and direction in evolution. Pp. 19-33. En: Campbell, J.H. y Schopf, J.W. (eds.), *Creative Evolution*. Jones and Bartlett, Boston.
- Teilhard de Chardin, P. 1971. *El Fenómeno Humano*. Taurus, Madrid.
- Tipler, F.J. 1996. *La Física de la Inmortalidad*. Alianza Ed., Madrid.

Información del Autor

Andrés Moya es Dr. en Biología y en Filosofía, Catedrático de Genética en la Universitat de València y director de la Cátedra FISABIO para el fomento de la investigación biomédica. Ha sido promotor del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de esa Universidad, del Centro de Astrobiología (INTA-CSIC) y del Centro Superior de Investigación en Salud Pública (CSISP), integrado actualmente en la Fundación para el Fomento de la Investigación Sanitaria y Biomédica de la Comunitat Valenciana (FISABIO). Su actividad científica e intelectual se sitúa en los campos de la Genética, la Evolución y la Filosofía. La evolución experimental y la genómica evolutiva son las áreas donde ha hecho contribuciones más significativas. Ha realizado una amplia labor de divulgación y reflexión sobre la ciencia y publicado varios libros, siendo la teoría evolutiva y el alcance del pensamiento evolutivo el núcleo central de toda esa actividad. Es presidente de la Sociedad Española de Biología Evolutiva.

Web personal: http://www.uv.es/cavanilles/personal/Andres_Moya/

1966-2016: 50 años de cambios en el paradigma zoológico

Adrià Casinos

Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales. Universidad de Barcelona.
Diagonal, 643. 08028 Barcelona.
E-mail: acasinos@ub.edu

RESUMEN

Se lleva a cabo una revisión de las contribuciones zoológicas al libro *La Evolución*, en sus dos ediciones (1966, 1974), partiendo de un análisis de la situación de la zoología en 1966, en un momento en que el paradigma dominante era el neodarwinismo. Complementariamente, se revisan los cambios metodológicos y conceptuales en los 50 años transcurridos, cambios causados fundamentalmente por la irrupción del cladismo y su repercusión en diferentes ámbitos de los estudios zoológicos. *eVOLUCIÓN 12(1): 51-66 (2017)*.

Palabras Clave: Neodarwinismo, Cladismo, Morfología, Filogenia, Biogeografía, Adaptación.

ABSTRACT

A review of the zoological contributions in the book *La Evolución*, both in the 1966 and 1974 editions, is done. The review is carried out considering the predominant paradigm in zoology in 1966, strongly influenced by the neo-Darwinism. Complementary, the conceptual and methodological changes that, under the eruption of the cladism, took place from 1966 to date, in different zoological disciplines, are also analysed. *eVOLUCIÓN 12(1): 51-66 (2017)*.

Key Words: Neo-Darwinism, Cladism, Morphology, Phylogeny, Biogeography, Adaptation.

Introducción

Sin lugar a dudas, en 1966 la explicación evolutiva predominante era la llamada teoría de la síntesis o neodarwinismo. Aunque la equivalencia entre ambos términos haya sido puesta en duda por algunos autores (véase, por ej., Reif et al. 2000), en adelante los utilizaré como conceptualmente equivalentes.

En dicha fecha (1966) estaban todavía recientes los fastos que habían conmemorado, en 1959, el centenario de la publicación del *Origen de las Especies*. Sin embargo, como veremos en su momento, es precisamente en ese año, en 1966, en el que se produce un importante punto de inflexión en determinados aspectos de la biología evolutiva, que se añade a otros que estaban ya en marcha o latentes.

Hacia 1950 se podía considerar que la síntesis estaba configurada. El compendio lo había llevado a cabo en cierta manera Julian Huxley (1887-1975) con su libro *Evolution. The Modern Synthesis* (1942). El neodarwinismo se había impuesto de forma aplastante en el área anglosajona, creando incluso una situación de marginalidad para los que asumían una posición heterodoxa (recordemos el caso de Richard Goldschmidt; Gould 1982), pero ¿cuál era la situación en la Europa continental? ¿Había sido el neodarwinismo asumido de forma equivalente? En diversos casos no era así, no solo en Francia, en dónde el neolamarckismo era casi una seña de

identidad, sino incluso en Alemania, como veremos más adelante.

El caso de España es, por supuesto, particular. El largo paréntesis que va desde la sublevación franquista (1936) y la II Guerra Mundial, hasta el fin del aislamiento diplomático en los primeros años de la década de 1950, coincide plenamente con el período, antes mencionado, de desarrollo del neodarwinismo. Los escasos trabajos pioneros que se habían llevado a cabo en el campo de la genética, por poner un ejemplo, en su laboratorio del Museo Nacional de Ciencias Naturales, por Antonio de Zulueta, quedaron truncados primero por su depuración y, luego, por el ostracismo a que quedó reducido dicho investigador (Pelayo, 2009).

Tal como señala también Pelayo (2009), es con ocasión del citado centenario celebrado en 1959, cuando se producen una serie de iniciativas, como el coloquio organizado por la Real Sociedad Española de Historia Natural, o el número monográfico de la Revista de la Universidad de Madrid, que rompen, hasta cierto punto, con la doctrina establecida, a propósito de la evolución biológica, por el nacional-catolicismo desde 1939.

Es sin embargo la publicación de la obra *La Evolución* en 1966, por la B.A.C., el punto definitivo de inflexión.

Mi pretensión en estas páginas es analizar la situación de la zoología en 1966, en especial hasta qué punto había influido en ella el

neodarwinismo, discutiendo también otras tendencias que se distanciaban de aquel; como se reflejaba todo ello en los capítulos de orientación zoológica publicados en *La Evolución*, y, finalmente, dar una panorámica de los cambios en la metodología zoológica, principalmente desde el punto de vista de la sistemática y la filogenia, que se han producido desde 1966 hasta la actualidad.

Zoología y neodarwinismo

Muchos autores consideran que las raíces del neodarwinismo se remontan a finales del siglo XIX, con los trabajos de August Weismann (1834-1914), quien con su propuesta de separar las líneas celulares germinal y somática, desterraba por primera vez la herencia de caracteres adquiridos, al menos en la línea germinal, de la teoría evolutiva. Pero es el libro de Theodosius Dobzhansky (1900-1975) *Genetics and the Origin of the Species* (1937) el que marca un antes y un después. Al mismo tiempo establece la trayectoria de lo que será la característica predominante del neodarwinismo: la síntesis entre la aportación más genuina de Charles Darwin, la teoría de la selección natural, y la genética de poblaciones.

El cambio metodológico, consecuencia del neodarwinismo, se inicia en zoología sin duda con Ernst Mayr (1904-2005) y su obra *Systematics and the Origin of the Species* (1942). Con él comienza Mayr su larga trayectoria para dotar a la sistemática zoológica de una base evolucionista. Cabe destacar que su propuesta sobre especie y especiación, era una fórmula doblemente heterodoxa con respecto a la tradición darwinista, ya que recuperaba las ideas de Moritz Wagner (1813-1887) sobre especiación geográfica y optaba por un concepto realista de la especie, frente al nominalista, que es el que había ido el ligado a las ideas evolucionistas desde los tiempos de Lamarck (Casinos 2017a).

El resultado fue la idea de especie biológica, basada en el principio de la hibridación y, de forma correspondiente, en el aislamiento reproductor. Sin tratarse de un concepto realmente nuevo (está presente ya en un fijista como Cuvier; Casinos 2009), Mayr lo formaliza, poniendo el énfasis en la especiación geográfica (alopátrida), en detrimento del aislamiento simpátrido, que sería el más lógico desde el punto de vista de la selección natural.

Casi sincrónico es el libro de Georges Gaylord Simpson (1902-1984) *Tempo and Mode in Evolution* (1944), un primer intento de reconducir la paleontología de acuerdo con el neodarwinismo. Posteriormente Simpson (1951) intentó adaptar a la realidad paleontológica el concepto de especie mediante la llamada “especie evolutiva”, que ha experimentado diferentes avatares (Wiley 1981).

La pregunta que cabe plantearse es cómo se plasmó en zoología la teoría sintética. A mi modo de ver, debe admitirse que tuvo un efecto muy limitado, aunque muy importante en aspectos concretos. La limitación vino impuesta porque la síntesis siempre estuvo más preocupada por la teoría evolutiva (*process*) que por los resultados concretos del fenómeno evolutivo (*pattern*), de forma que especie y especiación se consolidaron como el eje sobre el que giraba la deseada renovación metodológica en zoología.

A despecho de esa preocupación por el tema de la especie y su origen, es evidente que nunca se generó algo que propiamente pudiera ser reconocido como “taxonomía evolutiva”, en el sentido que hubiera habido un real cambio metodológico con respecto a la taxonomía tradicional. Eso se trasluce muy bien en Huxley (1940), concebido como una obra fundadora para una nueva sistemática, y que no va más allá del problema de la especie y su base genética.

Pero sería totalmente injusto olvidar que, además de la cuestión de la especie, a la luz de la síntesis hubo otras dos premisas que transformaron radicalmente la concepción de la evolución animal, a saber el énfasis en el concepto de función, en el plano morfológico, con el efecto correspondiente sobre el concepto de homología, y la superación de la hipótesis recapitulativa.

Funcionalismo

La aproximación funcional se traduce en un gran interés por el valor adaptativo de las estructuras y, consecuentemente, en el propio concepto de adaptación, en sus diferentes variantes (Casinos 2017b). Una consecuencia directa es que por primera vez se pone límites a la reconstrucción morfológica de lo ya no existente, en la medida de aceptar que los seres vivos extinguidos, con registro fósil o no, estaban sometidos a limitaciones ambientales similares a los actuales. Paralelamente, se hace obligado preguntarse sobre la presión selectiva que se ha ejercido para permitir la existencia de una determinada estructura. Clark (1964) es un ejemplo clásico al enfocar el origen del celoma ligado a la función hidrostática. Todo ello se traduce en lo que podríamos calificar como una “filogenia estructural”, que intenta explicar el origen y los cambios de las transformaciones morfológicas. En definitiva, el conocimiento de una determinada estructura no es total sin considerar su funcionalidad.

Homología

La visión funcional del neodarwinismo se ve también reflejada en cómo se aborda el tema de la homología. Si bien se intenta dar una definición evolutiva de la homología (un carácter presente

en dos o más taxones es homólogo si se halla en un posible antecesor común), a efectos prácticos la definición aporta poco o nada, partiendo de su condición de obviedad. Además, implica un serio riesgo de argumentación circular: la existencia del antecesor común, implica homología; a su vez, la existencia de homología es prueba de antecesor común. Pero lo más decepcionante es que no se incide en el problema principal, el reconocimiento de los caracteres homólogos. A lo sumo se modifican los criterios de Remane (véase más adelante), en el sentido de aludir a la función cuando antes solo se hablaba de estructura, en aras de poner el acento sobre la adaptación. El resultado, a mi parecer, es introducir un elemento de confusión, ya que, según las definiciones clásicas de Owen (1848), la función es una cuestión de analogía, mientras que la homología es de carácter estructural. Homología y analogía pueden o no excluirse. La exclusión, es decir, la existencia de una función común sin posibilidad de homología, es la homoplasia (Lankester 1870).

Recapitulación y heterocronía

La superación de la hipótesis recapitulativa, tal y como había sido formulada por Ernst Haeckel, conlleva la aparición de las ideas pedomórficas. Un ejemplo son las propuestas de Garstang (1928) sobre el origen de los vertebrados, que habían sido consecuencia de una revisión crítica de la ley biogenética fundamental por parte del mismo autor (Garstang 1922). De Beer [1951(1940)] sintetiza los casos de alteración en el tiempo ontogenético bajo la noción de heterocronía, en un sentido mucho más amplio que el que le había dado Haeckel. Gould (1977) y Alberch et al. (1979) delimitarían posteriormente la tipología heterocrónica y su análisis.

Es evidente que hasta bien entrado el siglo XX la llamada ley biogenética fundamental (que no era tal ley, ni desde el punto de vista de su proponente, ya que Haeckel admitía excepciones) fue una de las piedras angulares de la zoología. No es sorprendente, por lo tanto, que su cuestionamiento supusiera cambios de peso en el paradigma. Sería muy prolijo analizar de forma detallada cómo la superación de dicha ley influyó en diferentes aspectos de la zoología, pero lo que sí es factible es dilucidar los principales temas en los que incidió, a la par con el interés por el aspecto adaptativo, con independencia de que los planteamientos resultantes resultaran más o menos acertados: 1. Cambio en el concepto de protozoo; 2. Abandono de la teoría de la gastrea; 3. Nuevas hipótesis sobre el origen de los metazoos. 4. Posibilidad de polifiletismo en los metazoos.

El cambio en el concepto de protozoo es una consecuencia directa de la introducción del énfasis sobre la función. Bajo este punto de vista, la identificación entre una célula de metazoo y un

protozoo carece de sentido. Este equivale a la totalidad de aquel, ya que el protozoo es absolutamente autónomo desde el punto de vista funcional, mientras que cualquier célula de un metazoo es inseparable del conjunto. Como se verá más adelante, esta concepción justifica en parte algunas de las hipótesis heterodoxas que surgen en este período histórico sobre el origen de los animales pluricelulares. Tal y como apunta Hanson (1977), el término unicelular plantea inmediatamente preguntas sobre la transición hacia sistemas compuestos de muchas células.

Desde el punto de vista semántico, de acuerdo con esta idea de lo que son los protozoos, ya no se definirían como unicelulares, sino como acelulares (Hyman 1940).

La teoría de la gastrea (Haeckel 1874, 1875) no ha tenido tradicionalmente otra justificación que la aplicación estricta de la recapitulación. La blástula de los embriones actuales de metazoos se correspondería a un organismo basal, al que se le había dado el nombre de “blastea”. Se trataría de una forma esférica y, por lo tanto, de simetría radial, de vida pelágica, resultante de la agregación de células flageladas, con una cierta coordinación desde el punto de vista del movimiento. Las estructuras coloniales del género *Volvox* podrían considerarse un modelo. Incluso hay autores que proponían que en la “blastea” se podría haber dado ya una incipiente división entre la línea somática y la germinal (Willmer 1990). El siguiente paso en la evolución de los metazoos habría sido el organismo denominado “gastrea”, recapitulativo de la gástrula, en el que ya se habría producido una primera separación entre dos conjuntos celulares; uno interno, que habría originado el endodermo, con capacidad digestiva, y otro externo, con características locomotoras, origen del ectodermo. Los primeros metazoos, representados por los cnidarios, habrían sido por lo tanto radiados y diblásticos (solo dos capas celulares), que posteriormente habrían originado las formas triblásticas (con la aparición del mesodermo) y de simetría bilateral.

En algún momento se ha dicho que la teoría de la gastrea es demasiado perfecta para ser verdad (Willmer 1990). Pero es cierto que implica diversos errores de bulto, desde el punto de vista de la realidad zoológica. Por ejemplo, las esponjas, formas diblásticas, no desarrollan ni gástrula, ni el correspondiente arquenteron; en la mayor parte de los cnidarios, la gastrulación no se da por invaginación (Salvini-Plawen 1998), situación que Haeckel extendía a la ontogenia de todos los metazoos.

Complementariamente, se le pueden poner muchos peros a las analogías que pretende entre la ontogenia y la filogenia. Por ejemplo, partiendo de la simetría, ¿hay metazoos que se puedan considerar inequívocamente como radiados o siempre hay, aunque sea en esbozo, un eje

de simetría predominante, que marcaría bilateralidad? En los animales diblásticos existe una zona intermedia entre endodermo y ectodermo, que conocemos con el nombre de mesoglea. ¿Cómo la interpretamos, ya que puede haber una cierta celularización?

Algunos autores han querido ver en la mesoglea un mesodermo en regresión. Estas cuestiones están muy ligadas a la filogenia interna de los cnidarios. Si bien el punto de vista tradicional veía los hidrozooos como el grupo más primitivo, la idea actual, apoyada incluso en datos moleculares, apunta a que son los antozoos el grupo más basal (Valentine 2004). Y son precisamente los antopólipos los que muestran una mesoglea más compleja, con más cantidad de células procedentes tanto del endodermo, como del ectodermo, que llegan a integrarse en estructuras complejas (Nielsen 1995). Por supuesto que, a pesar de su complejidad, tal tipo de mesoglea dista mucho de lo que es el mesodermo que, por ejemplo, está separado de las otras capas blastodérmicas por membranas basales. Complementariamente, es también cierto que los antozoos son las formas, entre los cnidarios, que presentan más claramente un eje predominante de simetría bilateral.

El ejemplo de *Volvox* tampoco parece muy afortunado. Al igual que otras formas coloniales, que se pudieran ajustar a lo que se busca en la “blastea”, son inequívocamente vegetales. En la línea “animal” tan solo podríamos encontrar estructuras semejantes en las colonias de coanoflagelados, colonias que parecen menos integradas que las anteriores (Willmer 1990).

Pero por supuesto el punto débil de la teoría de la gastera es la no universalidad de la recapitulación, sobre todo entendida en el modo de Haeckel (los estadios embrionarios recapitularían adultos), en lugar de la interpretación de von Baer; a saber, lo que se recapitularía serían los propios estadios embrionarios (Løvtrup 1978).

Ideas heterodoxas sobre el origen y filogenia de los metazoos

Las dos teorías que surgen en el período histórico que se está evocando, referentes al origen de los metazoos y que suponen una clara fractura respecto a todo lo asumido hasta aquel momento, se deben a Jovan Hadži (1884-1972) y Otto Steinböck (1893-1969). Ambos abordaron el tema desde sus respectivas áreas de investigación: cnidarios en el caso de Hadži; turbelarios en el de Steinböck.

Hadži fue un típico ejemplo del pluralismo étnico, geográfico y cultural que caracterizó la monarquía dual de los Habsburgo. Nacido en Timisoara (entonces parte de Hungría; actualmente, Rumanía) de una familia serbia, siguió estudios secundarios en Zagreb y universitarios

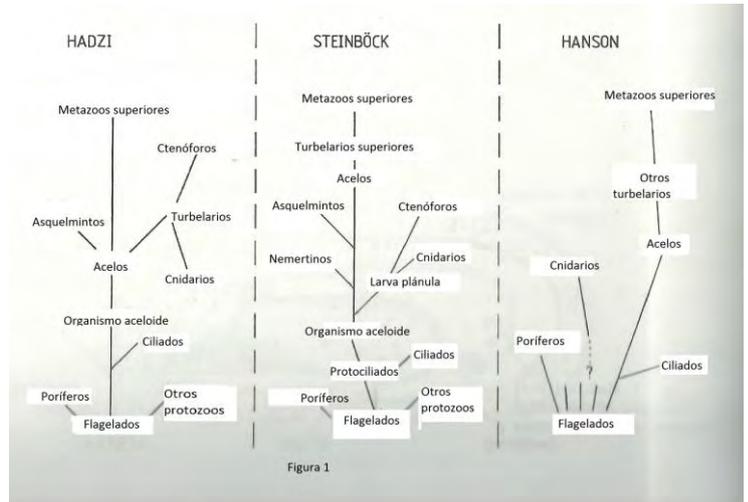


Fig. 1. Esquemas filogenéticos de Hadži, Steinböck y Hanson. Según Willmer (1990), modificado.

(Ciencias Naturales) en Viena. Al final de la I Guerra Mundial se convierte en profesor de la recién fundada universidad de Liubliana (Eslovenia), donde desarrolló toda su carrera profesional (Hadži 1963).

Steinböck, nacido en Graz (Austria), llegó tardíamente a la práctica zoológica, ya que por imposición familiar estudió primero Leyes. Su primer cargo docente en la Universidad de Innsbruck lo obtuvo en 1927. En dicha universidad desarrolló toda su carrera profesional, con un paréntesis durante la II Guerra Mundial y la inmediata postguerra (Janetschek 1970).

Ambos autores citados llegaron, de forma independiente (véase Hadži 1963), a propuestas muy semejantes. El grupo de protozoos del que habrían surgido los metazoos, ya no serían los flagelados, sino los ciliados; la transición se habría hecho por la vía sincicial, no la colonial; la condición acelomada, no sería derivada (por pérdida de la cavidad) sino primitiva y, consecuentemente, por su tamaño y simplicidad, los acelos podrían considerarse los metazoos basales (Steinböck 1963).

De hecho tanto Hadži como Steinböck no formulaban propuestas realmente polifiléticas de los metazoos (Fig. 1). Simplemente separaban las esponjas (poríferos) del resto de metazoos, a los que llamaban Eumetazoa. Hadži (véase Hadži 1963) fue especialmente beligerante en esta cuestión, basándose en la ausencia en las esponjas de orificio bucal y conducto digestivo, propiamente dichos y, supuestamente, de sistema nervioso, en contra de lo que contemporáneamente defendían Tuzet y sus seguidores (véase, por ej., Tuzet y Pavans de Cecatti 1952). La propuesta de polifiletismo metazoico se la debemos a Earl D. Hanson (véase Hanson 1977), probablemente el más genuino representante de una filogenia global de base neodarwinista. El citado autor distinguía al menos tres líneas filéticas en los animales pluricelulares: poríferos



Fig. 2. Carl Claus.

y cnidarios, ambos derivados de los flagelados, y eumetazoos, de antecesores ciliados.

El esquema de Hadži (1953, 1963) comparando un ciliado a un pequeño acelo, desde el punto de vista de tamaño y estructura, evoca una cuestión discutida anteriormente, la consideración de un protozoo como una forma acelular, más que unicelular. La interpretación que hacía Hadži de determinadas estructuras de los acelos más simples como sinciciales, ilustrarían según él la transición protozoo-metazoo.

Aparte de la descripción de las propuestas de cada uno de ellos, Hadži y Steinböck, vale la pena analizar si existía algún nexo de unión entre ambos que explicase las coincidencias entre sus respectivas teorías y, además, su heterodoxia compartida. Quizá su común formación en universidades austríacas, pudiera ser dicho nexo.

Ya en el último tercio del siglo XIX, y a causa de la figura de Carl Claus (1835-1899) (Fig. 2), la Universidad de Viena se convirtió en un foco de heterodoxia respecto a la predominante interpretación de la evolución en términos haeckelianos, en el resto del área germánica. En 1866-68 Claus publica *Grundzüge der Zoologie* (posteriormente, *Lehrbuch der Zoologie*), del que se llegaron a hacer diez ediciones en alemán y fue traducido a otras lenguas. Por ejemplo, al castellano, por sendos editores, Montaner y Simón y Juan Romà, ambos de Barcelona. Se considera el primer tratado de zoología que incorpora el evolucionismo darwinista. Claus tuvo importantes encontronazos con Haeckel a quien acusaba de

“construir castillos en el aire, no sustentados por estudios exhaustivos y detallados, ni por un método crítico y objetivo de comparación” (Ritvo 1990). Insinuaba incluso que muchas de las propuestas de Haeckel estaban enraizadas en el idealismo de la *Naturphilosophie* (Casinos 2009).

Si bien es cierto que Hadži llega como estudiante a Viena solo en 1903, unos pocos años después de la muerte de Claus (1899), y que se formó con Berthold Hatschek (1854-1941), mucho más influenciado por Ernst Haeckel que su predecesor, Claus, Hadži fue siempre radicalmente crítico con la llamada ley biogenética fundamental, y se congratulaba de que aquella hubiera sido paulatinamente abandonada por las nuevas generaciones de zoólogos (Hadži 1963).

El simposio desarrollado en Pacific Grove (California) en 1960, y que dio lugar a la subsiguiente publicación (Dougherty et al. 1963), podría calificarse de puesto de largo de todas esas citadas ideas heterodoxas. Pacific Grove implicó una confrontación entre zoólogos de base neodarwinista (Hanson, Clark, Hartmann), con una fuerte preocupación por el significado funcional de las estructuras, y los partidarios de la morfología idealista o especulativa, como Remane (véase a continuación), para quienes la cuestión adaptativa no solo quedaba al margen de la reconstrucción filogenética, sino de la explicación sobre el posible origen de las estructuras. De hecho en la década de 1960, la filogenia había caído en desprestigio, de forma que la gran especialista en invertebrados Libbie Hyman, en el último volumen de su monumental obra sobre aquellos, escribía, en referencia a cuestiones como el origen del celoma, de los metazoos, o de los bilaterales, entre otras: “*Anything said on these questions lies in the realm of fantasy*”.

Barnes (1983), escribiendo una especie de síntesis de las contribuciones contenidas en Conway-Morris et al. (1983), evocaba el simposio de 1960, estableciendo una cierta continuidad a pesar de los más de 20 años transcurridos.

Conway-Morris et al. (1983) es una muestra de lo muy poco que todavía por aquellas fechas había penetrado la cladística en el ámbito filogenético: los únicos análisis de ese tipo se circunscriben a los autores alemanes, especialmente al grupo de Gotinga, capitaneado por Peter Ax. La mayor parte de comunicaciones están todavía ancladas en la tradición neodarwinista, de forma que Barnes (1983), en la citada comparación con el simposio de 1960, escribe: “...*I think function is much more of a general concern in current phylogenetic speculation*”. Sin embargo, las propuestas de consenso que hace también Barnes (1983) sobre la filogenia de los metazoos, arrinconan la mayor parte de las ideas heterodoxas ya comentadas. Dichas propuestas se

podrían resumir como: 1, Condición mono-flagelada o monociliada de los metazoos más primitivos, que llevarían a aceptar el origen flagelado y colonial del grupo; 2, Monofiletismo de los animales pluricelulares, incluyendo las esponjas; 3, Condición plesiomórfica de la simetría radial y surgimiento de la bilateral, y consiguiente cefalización, como adaptación a la movilidad sobre un sustrato.

Neohaeckelianismo. Morfología idealista

La expresión “morfología idealista” puede interpretarse de diferentes maneras. Por un lado podría referirse a la tendencia ligada a la *Naturphilosophie*, en la que las especulaciones de raíz geométrica predominaban sobre la información anatómica (Casinos 2009). Es lo que Holmes (2012) denomina “misticismo científico”. Pero en el marco del presente trabajo “morfología idealista” se refiere a lo que Mayr (1999; citado por Zachos y Hoßfeld 2006) considera tradición tipológica, especialmente fuerte en Alemania, que se prolongó hasta tiempos relativamente recientes y que retrasó en el país la aceptación de la teoría de la síntesis (Rieppel 2016). Reif et al. (2000) consideran que si bien diversos autores del área germánica contribuyeron, en un primer momento, al neodarwinismo, con posterioridad a la II Guerra Mundial la síntesis quedó excluida de los programas de investigación por largos años

Alternativamente podría hablarse de “morfología especulativa”, por las razones que veremos más adelante. Independientemente del nombre que se le dé, dicha morfología estuvo fuertemente enraizada en las ideas de Haeckel, especialmente en las referentes a la recapitulación, tal y como destaca Hadži (1963).

Entre los representantes de dicha tendencia, Mayr (1999) cita Remane, Schindewolf y Troll. Dado que los dos últimos fueron paleontólogos, caen por lo tanto fuera de la consideración de estas páginas. En consecuencia me centraré en el primer autor (Remane) como exponente a tratar, entre otras cosas por la influencia que sus ideas tuvieron en (como mínimo) un par de zoólogos españoles entre los contribuyentes a *La Evolución* (véase más adelante).

Adolf Remane (1898-1976) (Fig. 3) nació en la ciudad prusiana de Krotoschin (actualmente Krotoszyn, Polonia). Realizó sus estudios universitarios en Berlín y, desde 1936 hasta su jubilación en 1967, con un breve intervalo después de la Segunda Guerra Mundial, en el que fue inhabilitado por sus vinculaciones con el nazismo (fue miembro del propio partido y de las SA) y sus trabajos sobre el concepto de raza (Rieppel 2016), fue director del Instituto y Museo de Zoología en Kiel. Autor prolífico y polifacético en el campo de la zoología, es muy conocido por su obra fundamental sobre teoría filogenética y clasificación (Remane 1951;



Fig. 3. Adolf Remane.

segunda edición, 1956), cuyo título puede traducirse como “*Los fundamentos del sistema natural, de la anatomía comparada y de la filogenia*”.

Zachos y Hoßfeld (2006) disienten de la antes citada opinión de Mayr (1999) de considerar Remane como un morfólogo idealista. La diferencia residiría en la concepción de lo que Adolf Remane llamaba “tipo sistemático” (en el original también utilizaba los términos *Urform* o *Urtyp*). Mientras Mayr (1999) ve en ello una equivalencia con el concepto pre-evolucionista de *Bauplan*, de claras connotaciones platónicas, Zachos y Hoßfeld (2006) no aprueban dicha identificación, ya que consideran que el tipo sistemático de Remane no es idealista, sino que hace referencia a un organismo real, antecesor del grupo monofilético.

No queda claro hasta qué punto la poca simpatía que Mayr tenía por Remane se limitaba al aspecto científico o influía el pasado nazi de este último. Rieppel (2012) la contrasta con la que Mayr sentía por Bernhard Rensch (1900-1990). El libro fundamental de Rensch fue publicado en inglés en 1959 (por sugerencia de Dobzhansky; Rieppel 2012), mientras que Ernst Mayr rechazó la posibilidad que le ofreció Jürgen Remane (1934-2004), profesor de geología en Neuchâtel, en 1986 de traducir a aquella lengua la obra fundamental de su padre (Remane 1952), a pesar de ponerle el señuelo de que podía ser un argumento contra el cladismo (Rieppel 2012).

Una de las mayores preocupaciones zoológicas de Adolf Remane fue la homología, no ya tanto

como concepto, sino por los criterios destinados a su identificación. Los resumía en tres: criterio de posición; criterio de calidad específica, y criterio de continuidad o de formas intermedias. Reconocía también tres criterios complementarios de carácter fundamentalmente cuantitativo. En esencia no se trataba de nada nuevo, al menos por lo que hace a los criterios principales, ya que en gran parte se remontan a Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (Rieppel 1988).

A mi modo de ver la vertiente más idealista o especulativa de Remane afecta a sus interpretaciones morfológicas de carácter filogenético. Su hipótesis sobre el origen enterocélico del celoma, derivado de unas supuestas cuatro bolsas gástricas existentes en un antopólipo, con una secundaria adquisición de simetría bilateral y aparición de la trimería celómica, carece de cualquier evidencia filogenética u ontogenética. Como ironizaba R.B. Clark hace ya años, en unas conferencias que dio en la Universidad de Barcelona, ¿por qué precisamente cuatro y no cualquier otro dígito? La asunción aparece como un puro artificio para defender el primitivismo de los celomados triméricos con respecto al resto, en lo que se ha llamado la teoría arquicelomada.

Rieppel (2012, 2016) remarca la gran influencia que Carl Gegenbaur (1826-1903) y su obra ejercieron sobre Adolf Remane. Y no debe olvidarse que Gegenbaur transformó su visión de la morfología, hacia una concepción evolutiva, a través de Ernst Haeckel. Hadži (1963) consideraba que Remane y su escuela intentaban salvar lo salvable de la llamada ley biogenética fundamental.

Contribuciones zoológicas en *La Evolución*

En la obra *La Evolución* hay hasta un total de seis contribuciones que se pueden calificar de propiamente zoológicas. Las iré revisando por el orden en que aparecen en el libro.

Ramón Margalef: *Las formas inferiores de vida*. Ramón Margalef López (1919-2004) ocupó en la Universidad de Barcelona la primera cátedra con perfil de Ecología que existió en España (1967). En 1966, cuando se publica la primera edición de *La Evolución* era investigador del Instituto de Investigaciones Pesqueras, donde ocupaba también la dirección.

Su contribución se basa en un enfoque muy descriptivo, con algunas particularidades con respecto al resto de aportaciones de carácter zoológico. En realidad va mucho más allá de lo estrictamente animal, ya que comienza con una cuidadosa diferenciación entre los organismos que normalmente se denominan procariotas y eucariotas, aunque sin utilizar los términos correspondientes, cosa que no deja de sorprender, ya que la nomenclatura estaba en el momento de la redacción más que consagrada (Peretó *in verbis*). Margalef se ocupa con detalle de los

protozoos, poniendo especial énfasis en dos grupos. Por un lado lleva a cabo una revisión de las formas unicelulares flageladas, tanto las de afinidad animal, como las más próximas a la consideración de vegetales. Por el otro, se detiene con detalle en la estructura de las formas ciliadas, destacando en especial su complejidad. En ese contexto, menciona genéricamente la “teoría” (*sic*) que sitúa el origen de los metazoos en los ciliados, a través de la estructura sincicial de transición, en clara referencia a las propuestas de Hadži y Steinböck, aunque sin mencionarlos literalmente.

Una simple ojeada al índice de *La Evolución* nos remite a un hecho curioso: el mundo vegetal es el gran ausente. No hay ningún capítulo dedicado en particular a él. La contribución de Ramón Margalef es la única incursión en el tema botánico en toda la obra. Y no solo sobre las formas más inferiores, lo que se justificaría en función del título, sino que dedica varias páginas a las plantas superiores. Cabe preguntarse si fue una iniciativa propia o si, en un tiempo ya de descuento, alguno de los editores se diera cuenta de la omisión y se le encargara remediarla en lo posible.

A destacar que es la única contribución de las que aquí se revisan que carece de bibliografía.

No existen diferencias entre los textos correspondientes a la primera (1966) y segunda edición (1974).

Enrique Gadea: *La evolución el mundo invertebrado*. Enrique Gadea Buisán (1922-2013) era catedrático de Invertebrados no Artrópodos de la Universidad de Barcelona.

La presente contribución es sin duda la más propiamente zoológica, ya que va mucho más allá de lo que presupone el título, dado que parte de una revisión de los criterios conceptuales básicos que inspiran la clasificación clásica de toda la escala animal (simetría, hojas blastodérmicas, tipos de celoma,...). Se trata de un enfoque totalmente enraizado en la morfología especulativa o idealista, especialmente en las ideas de Remane, de quien Gadea, como me consta personalmente, era un ferviente partidario. Esto es especialmente visible a propósito del celoma y de su origen, decantándose por una estructura gonoenterocélica plesiomórfica, de la que habrían derivado todas las demás funciones. De todas maneras, en la bibliografía cita a Clark (1964).

A pesar de la contribución de Margalef, ya comentada, dedica unas páginas a los protozoos, resaltando su autosuficiencia, y estableciendo una relación de antecesor-descendiente entre flagelados y ciliados. Defiende el monofiletismo de los metazoos. En cuanto a su origen, lo supone a partir de flagelados, manifestándose contras las ideas de Hadži y Steinböck, a quienes cita literalmente. Asume la teoría de la gastea, ligándola a la ley biogenética fundamental de Haeckel. Sin embargo, defiende el primitivismo de los anto-

zoos, respecto a los hidrozooos y, en consecuencia, de la organización pólipo respecto de la medusa.

Entre las ediciones de 1966 y 1974, hay tan solo una diferencia: Una pequeña “ADDENDA” (*sic*) como referencia al I Simposio Internacional de Zoofilogenia, que había tenido lugar en Salamanca, en 1969, y a las correspondientes actas (Alvarado, Gadea y de Haro 1971). El hecho merece un comentario.

El Simposio fue auspiciado por Andrés de Haro Vera (1925-2006), en aquel entonces catedrático de Zoología (Artrópodos) de la universidad decana española. A partir de 1970 ocuparía una cátedra, con idéntica denominación, en la Universidad Autónoma de Barcelona.

Los organizadores del Simposio hicieron un gran esfuerzo para invitar una serie de zoólogos de relieve, en especial extranjeros. Entre los que figuran en las Actas cabe destacar Ayala, Grassé, Rensch y Simpson. El mismo Simpson (1980) da testimonio de ello comentando que los invitados fueron “*entertained...royally*”. A destacar en las citadas Actas dos secciones dedicadas, respectivamente, a aspectos genéticos y moleculares. Las comunicaciones, en términos generales, hacen referencia a una concepción de la ciencia zoológica por aquellas fechas ya periclitada, con escasas referencias nedodarwinistas, una única a la taxonomía numérica y ninguna al cladismo. En definitiva, una filogenia a la que se le podría aplicar perfectamente la frase de Libbie Hyman antes recuperada.

Miguel Crusafont Pairó: *Diferenciación histórica de los vertebrados*. Miguel Crusafont Pairó (1910-1983) era catedrático de Paleontología de la Universidad de Barcelona desde 1963. Anteriormente lo había sido de la Universidad de Oviedo.

Crusafont desarrolla un enfoque fundamentalmente paleontológico, a través del cual el autor evidencia un buen conocimiento del tema en ese momento histórico. No en vano el texto está fundamentado en gran medida en los hallazgos e hipótesis de la escuela escandinava de paleontología de vertebrados, que tenía amplias conexiones con la francesa (Lehman 1959). Por su parte, la vinculación de Crusafont con sus colegas galos era particularmente estrecha y no tan solo con los círculos teilhardianos (Casinos 2016). Es especialmente evidente aquella influencia en la manera como se aborda la transición peces-tetrápodos, con la asunción del difiletismo de los anfibios, un punto de vista defendido durante largos años por diversos autores nórdicos (Casinos 2011).

El texto está organizado en torno a una exposición sistemática de los diferentes grupos de vertebrados, unas páginas sobre el origen del grupo, que sintetizan bien las hipótesis del momento y, finalmente, una relativamente larga y sintética exposición de la anatomía comparada de los vertebrados, a la que le desmerece las más



Fig. 4. Salustio Alvarado en su juventud.

que evidentes muestras de ortogénesis, con algunos títulos de los diferentes apartados realmente chocantes: “Los hitos de las ascensión estructural”, “Teoría del progreso evolutivo hacia la libertad y su control”. En definitiva, la presencia de argumentos finalistas es constante, asociados a la noción de progreso y eficacia progresiva, que culmina, por supuesto, en el hombre.

El texto es fundamentalmente idéntico en ambas ediciones, incluyendo la adenda en referencia al IV coloquio sobre evolución de los vertebrados que tuvo lugar en París en junio de 1966. En la edición de 1974, se trasluce un notable esfuerzo para actualizar la bibliografía.

Salustio Alvarado: *El problema de la adaptación*. Salustio Alvarado Fernández (1897-1981). Se trata del más veterano de los autores de las contribuciones zoológicas. Salustio Alvarado (Fig. 4) pertenecía a la generación que gozó, antes de la Guerra Civil, de la posibilidad de disfrutar de una formación fuera de España (en su caso en Berlín, Friburgo y Múnich; 1922-1923) gracias a las pensiones de la Junta de Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas. También era el único, entre los contribuyentes que aquí se analizan, que había obtenido la cátedra (Organografía y Fisiología animal) durante la República (1932). Por su edad, debía estar en 1966 a punto de jubilarse.

Quizá por esta formación fuera de España y haber vivido la atmósfera científica anterior al franquismo, tal y como destaca Blázquez Paniagua (2009), Salustio Alvarado fue una de las pocas voces, después de 1939, que reivindicó tanto el darwinismo como la teoría de la síntesis, por supuesto con las cautelas correspondientes,

tales como aceptar un principio creador o ir con mucha prudencia por lo que respecta a la evolución humana. Blázquez Paniagua (2009) señala que esa defensa del evolucionismo por parte de Salustio Alvarado, estaba totalmente ausente en los textos que publicó para la enseñanza preuniversitaria, posiblemente porque la censura estaba mucho más atenta respecto a ellos. Sus ideas evolucionistas habrían tenido siempre un cierto sesgo mutacionista.

Su contribución a *La Evolución* comienza contraponiendo el tema que le ocupa, la adaptación, del que se dispone de datos positivos, con los otros dos que considera también básicos en el proceso evolutivo, el origen de la vida y la diferenciación de los grandes tipos de organización. Con respecto a este último, sin llegar a formular nada parecido a lo hoy llamamos “explosión cámbrica”, resalta el hecho de que en ese momento de la historia del Planeta todos aquellos tipos estaban ya establecidos. Por lo que respecta a la adaptación, se mueve en una cierta confusión terminológica, ya que distingue entre adaptación micro y macroevolutiva, siendo en realidad la primera simple variabilidad (variaciones organológicas, citológicas y químicas). La confusión hace también al término cladogénesis, que define muy bien como “génesis de los clados” (citando a Rensch), pero que asocia al proceso adaptativo.

Destaca el papel de la selección natural, que paliaría los efectos del azar. Da diversos ejemplos de adaptación proteica. Formula ideas que hoy calificaríamos de claramente epigenéticas, en especial en lo que respecta a los sistemas circulatorio, endocrino y nervioso. En este marco, desarrolla un ejemplo concreto, la evolución del quiridio en los équidos, en comparación con otros perisodáctilos o, incluso, con otros grupos de mamíferos. Todo ello desde el análisis de la convergencia adaptativa, que implicaría un idéntico resultado somático con diferente base genética. Se detiene en el pleiotropismo, del que destaca su importancia para explicar precisamente que un cambio grande en el soma no tiene por qué corresponder a un cambio génico de igual importancia.

Cabe destacar que utiliza una bibliografía muy actualizada en aquel momento, en especial por lo que hace a contribuciones relevantes. Un ejemplo es el trabajo de Jacob y Monod (1961) sobre la regulación genética de la síntesis proteica.

Los textos publicados en 1966 y 1974 son idénticos, incluyendo la bibliografía, que se da a pie de página

Francisco Bernis: *Biogeografía y evolución*. Francisco Bernis Madrazo (1916-2003) era en aquel momento catedrático de Zoología (Cordados) en la Universidad de Madrid (actual Universidad Complutense de Madrid).

Lo primero que cabe destacar en la contribución de Bernis, es que apenas hay

relación entre título y contenido. Este es básicamente una revisión del concepto de microevolución en el marco geográfico. Partiendo de la aceptación del gradualismo, se puntualizan definiciones (especie, subespecie, población, raza, nicho, hábitat...). Se pone particular énfasis en la especiación geográfica (en especial, referida a aves). Se entra con bastante detalle en la cuestión de las clinas. Teniendo en cuenta una vez más el título, es sorprendente la ausencia total de un análisis de las causas de dispersión o poblamiento.

Sin variaciones en el texto y la bibliografía de las dos ediciones (1966, 1974). Con respecto a las referencias bibliográficas, a resaltar que se limita a citar textos, generales o temáticos, sobre especiación geográfica, y ninguno de tipo biogeográfico estricto.

Rafael Alvarado. *La especie biológica y la jerarquía taxonómica*. Rafael Alvarado Ballester (1924-2001) era desde 1953 catedrático de Zoología (Invertebrados no Artrópodos) de la Universidad de Madrid (actual Complutense de Madrid).

Su enfoque de la zoología no parece diferir en demasía del de Enrique Gadea. Se basaba también, a juzgar por Alvarado (1954), en especulaciones morfológicas enraizadas en el primer haeckelianismo (teoría de la gastera), con influencias también de las tendencias representadas en Alemania por Remane.

El enfoque que da Rafael Alvarado a su contribución, solo se puede calificar de confuso, con diversas digresiones que, se supone, de carácter filosófico. En una pequeña introducción, resalta las aportaciones del neodarwinismo, citando algunas de las obras más clásicas dentro de él, esbozando la evolución histórica de la clasificación. Siguen después apartados sobre sistemática y taxonomía, categorías taxonómicas, concepto de especie y, finalmente, nomenclatura. Desde siempre este autor estuvo interesado en la nomenclatura (no olvidemos que fue miembro de la Real Academia), llegando a hacer una versión castellana del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Alvarado 1960).

La contribución de Rafael Alvarado incluye la única cita en la obra de *La Evolución*, en ambas ediciones, de Hennig, tanto de la versión alemana (1950) de su obra fundamental, como de un trabajo de 1957 (*Systematik und Phylogenese*); así también con la obra que se puede considerar fundadora de la taxonomía numérica, como veremos más adelante (Sokal y Sneath 1963). En este marco, en la edición de 1974, añade algo más de tres páginas para explicar los fundamentos de aquella taxonomía (la taxonomía numérica, pp. 524-528).

Con algún error histórico, como considerar “sueco” al francés Michel Adanson (1727-1806), reconocido por muchos autores como un precedente de la moderna fenética, la descripción

que hace Alvarado Ballester de la taxonomía numérica adolece de la inclusión de unas cuantas fórmulas matemáticas que, además de ser bastante gratuitas en un contexto tan breve, no se razonan suficientemente. En pocas palabras, un texto muy poco útil para introducirse en el tema.

Sin duda en aquellos años el autor que nos ocupa estaba bastante interesado por el método fenético, ya que en las ya citadas Actas del I Simposio Internacional de Zoofilogenia, es coautor de un trabajo sobre la afinidad filogenética entre esponjas y antozoos (Alvarado y Bautista 1971), en el que se supone que se aplica aquel método, aunque no se va más allá de la presentación de una matriz de caracteres.

1966, el punto de inflexión

Aunque se trata puramente de una casualidad, no deja de ser curioso que 1966, el año en que ve la luz *La Evolución*, sea también la fecha de publicación de la versión inglesa del libro de Willi Hennig (1913-1976), con el título *Phylogenetic Systematics*. La edición original en lengua alemana (*Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*) había aparecido bastantes años antes, concretamente en 1950, como ya se ha citado, y no había cosechado mucha audiencia, ni siquiera en los países germánicos. Dos años después de la versión inglesa, 1968, aparece la versión castellana (*Elementos de una Sistemática Filogenética*) (Fig. 5) que, probablemente, hubiera podido ser simultánea o incluso anticiparse a la traducción anglosajona. El golpe militar en Argentina en el

mismo año que nos ocupa (1966), produjo no solo una interrupción de la vida democrática, sino el exilio de una parte muy importante del profesorado, incluyendo al que había sido el promotor de la iniciativa de la traducción, Osvaldo A. Reig (Ponsà Fontanals 2011).

Sería prolijo, e incluso un tanto gratuito, incidir aquí en el profundo cambio que representó el desarrollo de la metodología propuesta por Hennig para la filogenia y la sistemática. A partir de la edición en inglés de su libro se asiste, en los años siguientes, a un desarrollo encadenado del método, en el que sin lugar a dudas destaca *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics* (Wiley 1981).

Una vez más el cambio llegó con retraso a España, ya que en la segunda edición de *La Evolución* (1974), la única referencia al naciente cladismo no era otra que la mera cita, ya comentada, que hacía Rafael Alvarado de un artículo de Hennig (Hennig 1957), de igual manera que, en la edición anterior, los *Grundzüge* estaban en la bibliografía, aunque no se mencionaran en el texto. En el entonces Departamento de Zoología de Barcelona, existía un ejemplar de la citada edición inglesa, muy probablemente adquirido en el lapso de tiempo transcurrido entre las dos ediciones comentadas, cosa no sorprendente porque Enrique Gadea siempre estuvo muy atento a las novedades bibliográficas en el ámbito de la filogenia. Sin embargo, Gadea no incorpora ninguna cita de Hennig en la segunda edición.

Sin lugar a dudas el cladismo representó un aldabonazo, aumentado por las pocas, si no nulas, novedades que había introducido el neodarwinismo en la metodología de la sistemática, como ya se ha comentado. Serían muchas las aportaciones a destacar de la sistemática filogenética; podrían considerarse como más relevantes las siguientes: redefinición del concepto de homología, con la diferenciación entre plesiomorfía y apomorfía; concepto de parafiletismo, a partir del de plesiomorfía; esquema dicotómico como base del cladograma; sustitución de la relación antecesor-descendiente por la de grupos hermanos. De forma secundaria, puede añadirse en el haber del cladismo el ser la base de la biogeografía histórica, en especial del modelo vicariante, como veremos en su momento.

No mucho antes de la fecha que estamos evocando, había surgido otra alternativa a la sistemática o taxonomía tradicional, representada por la conocida como fenética o taxonomía numérica. La obra que puede considerarse como fundadora es *Principles of Numerical Taxonomy* (Sokal y Sneath 1963). La fenética parte del principio de que no hay forma segura de diferenciar entre caracteres homólogos y homoplásicos. En consecuencia, carece de sentido hacer uso de la ponderación de caracteres, muy apreciada por la taxonomía evolutiva (Ridley



Fig. 5. Portada del libro "Elementos de una Sistemática Filogenética" de Willi Hennig.

1986). Bajo esa óptica, opta por confiar en que la utilización del mayor número de caracteres, optimizada a través de herramientas estadísticas lo suficientemente potentes, conduciría a una clasificación coherente, a la que no se le niega el adjetivo de “natural”, en el sentido de que pueda reflejar el fenómeno evolutivo. No se trata pues de ninguna formulación que pretenda entrar en conflicto con la biología evolutiva, sino de aparcar los criterios de carácter evolucionista, ante la imposibilidad de una metodología que los refleje con rigor. Si la taxonomía evolutiva, nacida del neodarwinismo, estaba mucho más preocupada por la teoría (*process*) que por el hecho evolutivo (*pattern*), como se ha visto antes, la fenética invierte los términos.

En definitiva, hacia la década de 1970 las que se consideran las tres grandes escuelas de clasificación zoológica estaban establecidas y diferenciadas: taxonomía evolutiva; fenética, y sistemática filogenética o cladismo. Una comparación global entre dichas tres escuelas obliga a analizar la importancia que da, cada una de ellas, a la variabilidad inherente a la evolución y el tipo de variabilidad sobre el que pone respectivamente el acento.

La evolución se manifiesta a través de un doble fenómeno de variabilidad: la cladogénesis, o proceso de origen de nuevos taxones por fragmentación poblacional (en última instancia, especiación), y la anagénesis, u origen de la diferenciación fenotípica (Ax 1987). El origen de un nuevo clado siempre suele llevar aparejado un cierto grado de transformación anagenética, pero de forma muy variable. Es por eso que especies genéticamente muy próximas pueden ser fenotípicamente muy diferentes o, por el contrario, muy semejantes.

La fenética basa su metodología en la semejanza y es lo que intenta representar, confiando, como ya se ha comentado, en que el filtro del aparato estadístico aproximará la clasificación obtenida a la realidad evolutiva. En otras palabras, lo único que importa es la variabilidad anagenética.

Contrariamente, el cladismo pretende una clasificación que refleje tan solo la cladogénesis y de ahí la semejanza semántica de los términos. De hecho, el término “cladismo” nació como una denominación un tanto despectiva por parte de sus detractores. En cualquier caso, el nombre que Hennig le dio a su método, y que también es utilizado, “sistemática filogenética”, refleja también esa pretensión de reconstruir la variabilidad cladogenética.

¿Y qué puede decirse a ese propósito de la taxonomía evolutiva? En principio la pretensión es conseguir una clasificación en la que ambas, cladogénesis y anagénesis, sean tenidas en cuenta. Esta pretensión estuvo en el origen de la famosa polémica entre Mayr (1974) y Hennig (1975), en la que el primer autor defendía la

posibilidad de que incluso en un árbol filogenético no se representara solo la separación cladogenética, sino la diferencia anagenética asociada, el grado. En la práctica, el método, e incluso la representación, que Mayr proponía, era inviable.

Curiosamente en la década de 1980 se desarrolló, con supuestos fundamentos cladistas, una corriente que convergía metodológicamente con la fenética. Se trata del cladismo estructural (*pattern cladistics*).

El cladismo en su original versión hennigiana basa su metodología no ya en la distinción entre homología y homoplasia, como hace la taxonomía evolutiva, sino además en la distinción entre homologías recientes o derivadas (apomórficas) y homologías primitivas (plesiomórficas). El tris de la cuestión está pues en disponer de una metodología que permita dicha distinción. Hay definidos una serie de criterios para ello, de los cuales los más importantes, tal y como señala Ridley (1986), son el de grupo exterior, el embriológico y el paleontológico.

El de grupo exterior es sin duda el de uso más extendido, sobre todo en los instrumentos estadísticos destinados a la reconstrucción filogenética (PAUP, Hennig86,...).

A su vez dicho criterio se basa en el principio de la solución más económica o de la economía de hipótesis, con raíces en el pensador inglés Guillermo de Ockham (William of Ockham) (1288-1349), uno de los máximos representantes de la postura nominalista en la polémica medieval de los universales. Su principio lógico implica que cuándo se ha de buscar la explicación a un determinado fenómeno, lo más probable es que la correcta sea la más sencilla.

La aplicación de dicho principio a la evolución biológica se suele hacer bajo el término “parsimonia” o “solución más parsimoniosa”, por influencia de la forma inglesa “*parsimony*”, procedente a su vez de la expresión latina “*lex parsimonia*”. Dicha aplicación no deja de tener lógica, en la medida que los cambios evolutivos tienen un coste energético y están sometidos al azar. Por supuesto que no puede admitirse la solución más económica como un principio absoluto, porque eso nos llevaría a aceptar que la homoplasia no existe y que la semejanza indica siempre homología.

Pues bien, por lo que hace al criterio de grupo exterior, se demuestra que si como tal se considera un clado externo al grupo analizado, en el que aparezca el carácter homólogo en discusión, los cambios evolutivos se minimizan si se contempla que, en dicho grupo externo, el carácter está en situación plesiomórfica.

Es a la utilización de este criterio, o de cualquier otro que implique tener en cuenta la teoría evolutiva (*process*), a lo que se oponen los cladistas estructurales. Solo vale el *pattern* y de ahí la denominación inglesa. En la práctica pues,

y tal como se ha indicado antes, hay una fuerte convergencia metodológica con la escuela fenética. Conceptualmente van más allá, llegando a neutralizar la misma idea evolutiva (Ridley 1986; Scott-Ram 1990).

El cladismo ha tenido efectos colaterales en otra rama de la zoología, en principio muy distante de la filogenia o de la sistemática. Me refiero a la biogeografía.

El coautor, junto a Darwin, de la teoría de la selección natural, Alfred Russell Wallace (1823-1913), fue también el iniciador de una formulación biogeográfica entroncada en el evolucionismo. Es lo que se conoce como dispersionismo, que implica fundamentalmente que la distribución de la fauna es consecuencia de la actividad de los propios seres vivos, facilitada por factores exógenos, como balsas y precederos puentes intercontinentales. La identificación del centro de origen del taxón que se ha dispersado, es fundamental para el método. Esta visión dispersionista fue aceptada, con muy pocas modificaciones, por el neodarwinismo y, en gran parte, se basaba en la asunción de una distribución de las masas continentales fundamentalmente estática.

En la década de 1960 coinciden sincrónicamente la irrupción del cladismo y la de la tectónica de placas, la teoría geológica que no solo prueba que la distribución de los continentes ha ido variando a lo largo de las eras, sino que formula un mecanismo para explicar la traslación continental.

Por supuesto que aceptar la naturaleza cambiante de la corteza terrestre, implica asumir que la biosfera está sujeta a factores exógenos de naturaleza geológica, como la fragmentación del hábitat, fragmentación que puede afectar al conjunto de la biota, es decir, fenómenos de réplica en la distribución de numerosos taxones, ya sean animales o vegetales. Se trata de lo que genéricamente puede calificarse como biogeografía vicariante, uno de cuyos máximos exponentes fue León Croizat (1894-1982), piemontés establecido en Venezuela, quien popularizó el término “panbiogeografía”, para poner énfasis en el tratamiento global de la biota. Véase, por ejemplo, Croizat-Chaley (1976) (Fig. 6).

En realidad las ideas genéricamente vicariantes de Croizat son anteriores al cladismo, ya que su obra *Panbiogeography* se publicó en 1958 (Croizat 1958). Croizat siempre se quiso desmarcar del cladismo, a causa de su particular inquina hacia la figura de Hennig, a quien acusaba de haber plagiado al biólogo italiano Daniele Rosa (1857-1944) y a su obra fundamental *Ologenesi* [2001(1918)]. De hecho, no ha sido Croizat el único en apuntar la semejanza entre la obra de ambos, Hennig y Rosa; dicha semejanza era también remarcada, por ejemplo, por Margalef (Casinos 2016). La referida inquina trascendió del plano científico al

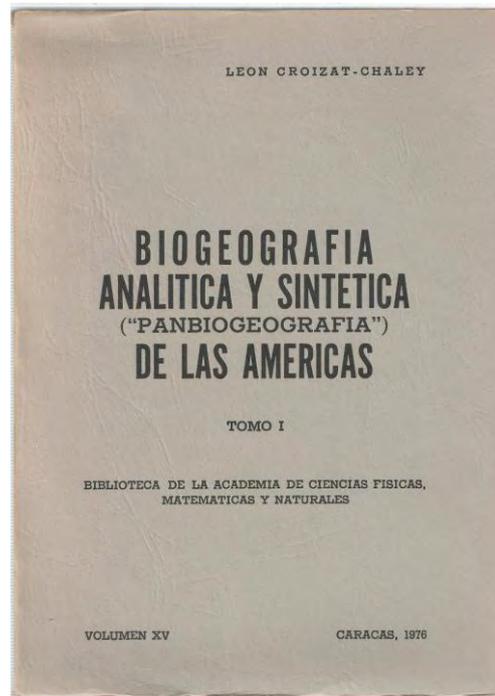


Fig. 6. Portada del libro "*Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Américas*" de Croizat-Chaley.

personal e ideológico, acusando Croizat a Hennig de connivencia con el nazismo (Hennig no fue nunca militante del partido, pero sí que estuvo afiliado a las SA, de un modo al parecer totalmente oportunista; véase Rieppel 1916, citando a Schmitt 2013). De hecho las primerizas buenas relaciones de León Croizat con diversos científicos del *American Museum of Natural History* de Nueva York (Nelson, Platnick, Rosen) se deterioraron en el momento en que aquellos llevaron a cabo una síntesis de las ideas panbiogeográficas del propio Croizat y el cladismo (Morrone 2000). La principal diferencia entre la panbiogeografía y la biogeografía cladista residiría en que mientras para la primera es el cambio vicariante en el espacio lo realmente importante, para la segunda el análisis filogenético, es decir, la forma, debe preceder a lo estrictamente geográfico (Morrone 2000).

A modo de conclusión

La revisión llevada a cabo lo ha sido desde el punto de vista morfológico, pero a pesar de ese enfoque, sería incompleta sin hacer referencia al gran desarrollo que ha experimentado la filogenia molecular en los últimos decenios. Dicho desarrollo se ha basado en los métodos de secuenciación de ADN. El análisis de los resultados ha derivado hacia la construcción de árboles filogenéticos que, en algunos casos, se ha hecho según el principio de la economía de cambios evolutivos (parsimonia), evocado anteriormente, mientras que otros muchos autores han utilizado métodos estadísticos, basados por

ejemplo en la simulación; lo cual implica un tipo de análisis más próximo de la fenética que del cladismo. La argumentación a favor de esos métodos está basada en una cuestión de operatividad, la necesidad de trabajar en muchas ocasiones con un número increíblemente grande de secuencias (Ronquist 2012). La construcción de dichos árboles se ha complementado con técnicas de datación de las divergencias, es decir, de los puntos de cladogénesis. El reloj molecular, como es conocido, se basó en un primer momento en la asunción que la tasa de cambio evolutivo era constante para las diferentes ramas de un árbol. Actualmente se parte del principio de que las tasas pueden ser diferentes.

Ante ese predominio apabullante de los datos moleculares para la reconstrucción del árbol de la vida, surge inmediatamente la pregunta de cuál es el destino presente de los estudios morfológicos.

Lo primero que hay que tener en cuenta es que los resultados del análisis molecular no son ni definitivos ni unívocos. El viejo problema de la sistemática y de la filogenia, a saber, diferenciar homologías de homoplasias, no se soluciona con la utilización de datos moleculares. Posada (2012) resalta los pros y los contras entre los dos tipos de reconstrucción, la morfológica y la molecular. Por ejemplo, si bien los estados moleculares son normalmente menos ambiguos que los morfológicos, establecer una homología molecular puede resultar más complejo que hacerlo con una morfológica.

Hay también una cuestión asociada al muestreo. Si se pretende conocer la filogenia de un determinado grupo, la construcción de una matriz de datos morfológica es más sencilla que llevar a cabo todas las secuenciaciones necesarias para tener una representación molecular equivalente. Esta situación motiva que a veces se disponga de datos moleculares sobre un número limitado, o muy limitado, de clados que, escogidos al azar, no tienen por qué ser realmente representativos. Salvando las distancias, podría ponerse como ejemplo el hecho de que Haeckel propusiera la gastrulación por invaginación como ancestral de los metazoos (cuestión mencionada anteriormente), porque fue a estudiar el desarrollo embrionario de una de las escasas especies de cnidarios que presentaban dicho tipo de gastrulación.

Pero aun admitiendo una superioridad del análisis molecular sobre el morfológico, cabe preguntarse si la única tarea de la filogenia ha de ser la reconstrucción cladogenética.

No tiene por qué ser así. Y aquí entra en juego el concepto de qué debe entenderse por factor histórico, evolutivamente hablando, cuestión que se remonta a las ya clásicas propuestas de Seilacher (1970) en lo que se ha llamado “morfolología constructivista”. Normalmente dicho tipo de análisis se explicita mediante un diagrama ternario que implica un vértice histórico, uno

funcional y otro estructural (Gould 2002). No se entiende demasiado a qué alude el término “histórico” en ese contexto y diferentes autores lo interpretan de forma distinta. Podría pensarse en que implica el factor filogenético, que por supuesto es histórico; pero también la estructura y la función son parte de la historia del clado.

De entrada, son numerosos los ejemplos de un cambio de función sin que haya modificación de la estructura. Sería uno de los tipos de preadaptación (Casinos 2017b). Paralelamente, desde el punto de vista estructural, un carácter tiene siempre una historia detrás; no considero adecuado aceptar la posibilidad *ex nihilo*, de tal manera que, retomando la célebre frase de Virchow, podría decirse que *omnis character ex caractere* (Casinos 2017b).

El conocimiento de la evolución de las estructuras es un aspecto pues muy fundamental. Por supuesto que en un análisis morfológico esa cuestión puede correr parejo con la cladogénesis, pero no es así cuando la reconstrucción filogenética se basa en datos no morfológicos. Que un grupo se considere monofilético según los resultados moleculares, no implica que la estructura en que se basó la definición en un primer momento, lo sea. La monofilia de los celomados no es obstáculo para admitir la posibilidad de que el celoma, dadas sus características, sea polifilético (Clark 1964). La filogenia no puede reducirse a los clados y dejar de lado el otro aspecto histórico, la adaptación (Casinos 1990).

Quisiera resaltar que muchas de las heterodoxias que se formularon en zoología vehiculizadas por el neodarwinismo, especialmente las que atañían a la transición unicelular-pluricelular o a la filogenia interna de los metazoos, vistas anteriormente, son hoy rechazadas. La vía colonial de formas flageladas como origen de los metazoos, vuelve a considerarse como una posibilidad muy plausible, en la línea de lo propuesto por Haeckel, aunque sin fijarse en clados concretos actuales de protozoos. Paralelamente, se ha recuperado la dicotomía radiados y diblásticos vs. bilaterales y triblásticos. El tema de las hojas blastodérmicas lo he analizado en otro momento, pero creo que la cuestión de la simetría aun merece un comentario.

Resulta difícil creer que el metazoo ancestral fuera más allá de ser una estructura muy simple, compuesta de unas pocas docenas de células. Es muy probable también que se tratara de una forma libre. En ese caso, y aun admitiendo una primera tipología esferoidal, cabe pensar que muy pronto se debió ejercer una presión selectiva muy fuerte hacia la adquisición de una cierta bilateralidad, que mitigara el fuerte rozamiento que, en el medio acuático, genera una esfera. Contrariamente, una forma mínimamente bilateral no solo reduce el rozamiento, sino que genera una presión positiva posterior, compensando en

parte la resistencia frontal (Vogel 2003). La simetría bilateral sería una condición asociada a la capacidad de movimiento y la radial un fenómeno secundario, que habría aparecido repetidas veces a lo largo de la escala de los metazoos, en función de la pérdida de movilidad y adaptación a la sesilidad.

Una larva plánula podría ser un buen modelo de ese primer metazoo bilateral. De hecho, los estados larvarios libres de vida acuática, tienden todos a desarrollar bilateralidad. La simetría radial externa existente en los cnidarios podría ser pues derivada, a causa del carácter sésil del tipo de organización pólipa. Sobre todo si, como es ampliamente admitido, los antozoos fueran los cnidarios más primitivos; que, sin embargo, responden a una clara simetría bilateral interna. En definitiva si la contraposición diblástico-triblástico parece fundamentada (resulta difícil creer en la hipótesis de que la mesoglea es fruto de la regresión del mesodermo), no parece que la dicotomía radiados-bilaterales vaya más allá de su valor semántico. Aun así, no me parece desacertada la propuesta formulada en su momento por Hadži (1963) de abandonar dicha terminología, por depender la simetría de factores muy adaptativos.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto CGL2016-78577-P, financiado por el Ministerio de Economía, Industria y Competitividad del Gobierno de España.

REFERENCIAS

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. y Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Alvarado, R. 1954. Sobre el origen y evolución de los metazoos celomados. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 52: 147-154.
- Alvarado, R. 1960. *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica; Traducción Íntegra de la Edición Original (Más un Apéndice de Notas y Bibliografía)*. Real Sociedad Española de Historia Natural. Instituto "José de Acosta" de Zoología, Madrid.
- Alvarado, R. y Bautista, C. 1971. Tabulación y comparación de caracteres, como base de la afinidad filogenética en esponjas y antozoos. Pp. 245-253. *En*: Alvarado, R., Gadea, E. y de Haro, A. (eds.), *Actas del I Simposio Internacional de Zoofilia (Salamanca, 13-17 octubre 1969)*. Univ. Salamanca, Salamanca.
- Alvarado, R., Gadea, E. y de Haro, A. (eds.) 1971. *Actas del I Simposio Internacional de Zoofilia (Salamanca, 13-17 octubre 1969)*. Univ. Salamanca, Salamanca.
- Ax, P. 1987. *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the Basis of their Phylogenesis*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Barnes, R.D. 1983. Current perspectives on the origins and relationships of lower invertebrates. Pp. 360-366. *En*: Conway Morris, S., George, J.D., Gibson, R. y Platt, H.M. (eds.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Clarendon Press, Oxford.
- Beer, G.R. de [1951(1940)]. *Embryos and Ancestors*. Clarendon Press, Oxford.
- Blázquez Paniagua, F. 2009. La recepción del darwinismo en la Universidad Española (1939-1999). *AHIg* 18: 55-68.
- Casinos, A. 1990. Adaptación y reconstrucción filogenética: una contribución al debate. Pp. 209-220. *En*: Ruiz, A. y Santos, M. (eds.), *Temas Actuales de Biología Evolutiva*. Facultat de Ciències, Univ. Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona.
- Casinos, A. 2009. *Las Vidas Paralelas de Georges Cuvier y Georg Wilhelm Friedrich Hegel. Naturaleza y Filosofía*. CSIC, Madrid.
- Casinos, A. 2011. The Fish-Tetrapod transition in the context of changing evolutionary ideas. Pp. 17-31. *En*: Bels, V., Casinos, A., Davenport, J., Gasc, J.-P., Jamon, M., Laurin, M. y Renous, S. (eds.), *How Vertebrates Moved Onto Land*. Publ. Scientifiques du Muséum, París.
- Casinos, A. 2016. Lucien Cuénot, Richard Goldschmidt y Miquel Crusafont Pairó. *Asclepio* 68: <http://dx.doi.org/10.3989/asclepio.2016.05>.
- Casinos, A. 2017a. *Intermezzos. En Torno a Evolución y Evolucionismo*. Ed. de Intervención Cultural /Biblioteca Buridán, Vilassar de Dalt, Barcelona.
- Casinos, A. 2017b. From Cuénot's *préadaptation* to Gould and Vrba's *exaptation*. A review. *Biol. J. Linn. Soc.* 121: 239-247.
- Clark, R.B. 1964. *Dynamics in Metazoan Evolution. The Origin of the Coelom and Segments*. Clarendon Press, Oxford.
- Conway Morris, S., George, J.D., Gibson, R. y Platt, H.M. (eds.) 1983. *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates*. Clarendon Press, Oxford.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. 2 vol. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat-Chaley, L. 1976. *Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Américas*. 2 vol. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- Croizat-Chaley, L. 1978. Hennig (1966) entre Rosa (1918) y Løvtrup (1977): medio siglo de "sistemática filogenética". *Bol. Acad. Cien. Fís. Mat. Nat.* 38: 59-147.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the Origin of the Species*. Columbia Univ. Press, Nueva York.

- Dougherty, E.C., Brown, Z.N., Hanson, E.D. y Hartman, W.D. (eds.) 1963. *The Lower Metazoa. Comparative Biology and Phylogeny*. Univ. California Press, Berkeley.
- Garstang, W. 1922. The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law. *J. Linn. Soc. Lond., Zool.*, 35: 81- 101.
- Garstang, W. 1928. The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata. *Q. J. Microscop. Sci.* 72: 51-187.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Gould, S.J. 1982. *The Uses of Heresy: an Introduction to Richard Goldschmidt's The Material Basis of Evolution*. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Hadži, J. 1953. An attempt to reconstruct the system of animal classification. *Syst. Zool.* 2: 145-154.
- Hadži, J. 1963. *The Evolution of Metazoa*. Pergamon Press, Oxford.
- Haeckel, E. 1874. Die gastraeatheorie, die phylogenetische classification des thierreichs un die homologie der keimblätter. *Jena Z. Naturwiss.* 8: 1-55.
- Haeckel, E. 1875. Die gastrula und die eifurchung der thiery. *Jena. Z. Naturwiss.* 8: 402-508.
- Hanson, E.D. 1977. *The Origin and Early Evolution of Animals*. Wesleyan Univ. Press, Middletown, Conn.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlín.
- Hennig, W. 1957. Systematik und Phylogenese. *Bericht Hunderjahrfeier Dtsch. Ent. Ges.* 55-70.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, Ill.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una Sistemática Filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- Hennig, W. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?" A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.* 24: 244-256.
- Holmes, R. 2012. *La Edad de los Prodigios. Terror y Belleza en la Ciencia del Romanticismo*. Turner, Madrid.
- Huxley, J. 1940. *The New Systematics*. The Systematics Association, Londres.
- Huxley, J. 1942. *Evolution. The Modern Synthesis*. Allen & Unwin, Londres.
- Hyman, L.H. 1940-1959. *The Invertebrates*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Jacob, F. y Monod, J. 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.* 3: 318-356.
- Janetschek, H. 1970. Otto Steinböck (1893-1969). *Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsb.* 58: 511-518.
- Lankester, E.R. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *J. Nat. Hist.* 6: 34-43.
- Lehman, J.P. 1959. *L'Evolution des Vertébrés Inférieurs*. Dunod, París.
- Løvtrup, S. 1978. On von Baerian and Haeckelian recapitulation. *Syst. Zool.* 27: 348-352.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of the Species*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- Mayr, E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Zool. Syst. Evol.-Forsch.* 12: 94-128.
- Mayr, E. 1999. Thoughts on the evolutionary synthesis in Germany. Pp. 19-29. *En: Junker, T. y Engels, E.-M. (eds.), Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930-1950*. Verlag für Wissenschaft und Bildung, Berlín.
- Morrone, J.J. 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 25: 41-47.
- Nielsen, C. 1995. *Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Owen, R. 1848. *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. Richard and John E. Taylor, Londres.
- Pelayo, F. 2009. Debatido sobre Darwin en España: antidarwinismo, teorías evolucionistas alternativas y síntesis moderna. *Asclepio* 61: 101-128.
- Ponsà Fontanals, M. 2011. *Oswaldo Reig. La Vida Itinerante de un Biólogo Evolucionista*. Eudeba, Buenos Aires.
- Posada, D. 2012. Reconstrucción de árboles filogenéticos. Pp. 543-552. *En: Vargas, P. y Zardoya, R. (eds.), El Arbol de la Vida; Sistemática y Evolución de los Seres Vivos*. International Union of Biological Sciences, (IUBS) Madrid.
- Reif, W.-E., Junker, T. y Hoßfeld, U. 2000. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theor. Biosci.* 119: 41-91.
- Remane, A. 1952. *Die Grundlage der natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik*. Geest & Portig K.-G., I. Leipzig.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and Classification. The Reformation of Cladism*. Longman, Londres.
- Rieppel, O.C. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser, Basilea.

- Rieppel, O.C. 2012. Styles of scientific reasoning: Adolf Remane (1898-1976) and the German evolutionary synthesis. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 51: 1-12.
- Rieppel, O.C. 2016. *Phylogenetic Systematics. Haeckel to Hennig*. CRC Press, Boca Ratón, FL.
- Ritvo, L.B. 1990. *Darwin's Influence on Freud. A Tale of two Sciences*. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- Ronquist F. 2012. Sistemática: reconstruir el árbol de la vida. Pp. 1-11. En: Vargas, P. y Zardoya, R. (eds.), *El Árbol de la Vida; Sistemática y Evolución de los Seres Vivos*. Madrid.
- Rosa, D. [2001(1918)]. *Ologenesi*. Giunti, Florencia.
- Salvini-Plawen, L. 1998. Morphologie: Haeckels gastraea-theorie und ihre folgen. *Stapfia* 56, N.F. 131: 147-168.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- Simpson, G.G. 1951. The species concept. *Evolution* 5: 285-298.
- Simpson, G.G. 1980. *Why and How: Some Problems and Methods in Historical Biology*. Pergamon Press, Oxford.
- Schmitt, M. 2013. *From Taxonomy to Phylogenetics – Life and work of Willi Hennig*. Brill, Leiden.
- Scott-Ram, N.R. 1990. *Transformed Cladistics, Taxonomy and Evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia* 3: 393-396.
- Sokal, R.R. y Sneath, P.H.A. 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Steinböck, O. 1963. Origin and affinities of the lower Metazoa. The “aceloid ancestry” of the Eumetazoa. Pp. 40-54. En: Dougherty, E.C., E.C., Brown, Z.N., Hanson, E.D. y Hartman, W.D. (eds.), *The Lower Metazoa. Comparative Biology and Phylogeny*. Univ. of California Press, Berkeley.
- Tuzet, O. y Pavans de Cecatti, M. 1952. Les cellules nerveuses de *Grantis compressa penniger* Haeckel (Éponge calcaire hétérocoele). *C. R. Acad. Sci. Paris* 235: 3088-3090.
- Valentine, J.W. 2004. *On the Origin of Phyla*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Vogel, S. 2003. *Comparative Biomechanics. Life's Physical World*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Willmer, P. 1990. *Invertebrates Relationships. Patterns in Animal Evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Zachos, F.E. y Hoßfeld, U. 2006. Adolf Remane (1898-1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis. *Theor. Biosci.* 124: 335-348.

Información del Autor

Adrià Casinos ha sido catedrático de zoología de la Universidad de Barcelona y es, actualmente, profesor emérito de la misma universidad. Su línea principal de investigación, desde su tesis doctoral, ha sido la morfología funcional y la biomecánica de los vertebrados. En ese marco ha desarrollado trabajos sobre el aparato bucal de los teleósteos, la locomoción de los mamíferos o las propiedades mecánicas de hueso y tendón, así como estudios alométricos de dichas estructuras. Paralelamente, se ha interesado por el desarrollo histórico de las teorías evolutivas. Autor de un centenar de artículos científicos, fue coeditor de “Vertebrate Biomechanics and Evolution” (2003) y coautor de “How Vertebrates Moved onto Land” (2011). En España ha publicado “Las Vidas Paralelas de Georges Cuvier y Georg Wilhelm Friedrich Hegel. Naturaleza y Filosofía” (2009) e “Intermezzos. En Torno a Evolución y Evolucionismo” (2017). En Argentina “Un Naturalista en el Plata. Florentino Ameghino (2012).

Aclaraciones al concepto de complejidad en biología. ¿Somos los humanos superiores en algún sentido?

Jaime Vilarroig Martín y Juan Miguel Esteve Esteve

Universidad CEU Cardenal Herrera, C. Grecia 31, 12006, Castellón de la Plana.
 E-mail: jaime.vilarroig@uchceu.es; jmesteve@uchceu.es

RESUMEN

Desde Darwin acá se cuestiona seriamente la preponderancia de la especie humana entre otras especies. Esto ha llegado a tal punto que se intenta modificar la representación gráfica del mundo animal: situando a todos los seres vivos en una línea horizontal dejaremos de transmitir a los alumnos de biología la idea de que el ser humano ocupa un lugar especial. Quizá el autor de divulgación que más haya incidido en este aspecto sea S. J. Gould. Pretendemos volver sobre la idea de que el ser humano es más perfecto en algún sentido y por tanto su representación gráfica en lugares superiores, también en textos de biología, está plenamente justificada. En primer lugar analizamos los argumentos que piden este cambio; en segundo lugar examinamos los argumentos a favor de seguir manteniendo las representaciones habituales. Si se entiende por perfección ajustabilidad al medio, en realidad cabe graduar a los seres vivos no por lo ajustado que están al medio, sino por lo ajustables que son a distintos medios. Si por perfección se entiende complejidad al menos es cierto que el cerebro humano es más complejo que el resto. Si perfección significa qué presupone qué, es evidente que las formas evolutivas posteriores presuponen las formas evolutivas anteriores, pero no a la inversa. Si perfección significa complejidad de vida, parece igualmente evidente que la complejidad de la vida humana es superior a la complejidad de la vida de las moscas, por ejemplo. *eVOLUCIÓN 12(1): 67-72 (2017)*.

Palabras Clave: Evolución, Escala, Complejidad, Perfección, Antropología filosófica.

ABSTRACT

From Darwin to nowadays, the preponderance of the human species among other species is seriously questioned. In fact, the graphic representation of the animal world is trying to be modified: If in our Biology lessons we place all living beings in a horizontal line, this could stop spreading the idea that the human being occupies a special place. Perhaps the most popular writer in this area is S. J. Gould. In this paper we try to go back to the idea that the human being is more perfect in some sense and therefore its graphic representation in higher places than the rest, also in texts of Biology, is fully justified. First, we study the arguments for this remarkable change; secondly, we review the arguments in favor of maintaining the usual representations. *eVOLUCIÓN 12(1): 67-72 (2017)*.

Key Words: Evolution, Scale, Complexity, Perfection, Philosophical anthropology.

"Si pudiéramos entendernos con un mosquito, llegaríamos a saber que también él (...) se siente el centro volante de este mundo. Nada hay en la naturaleza tan despreciable e insignificante que, con un mínimo soplo de aquel poder del conocimiento, no se hinche inmediatamente como un odre." F. Nietzsche

Planteamiento del Problema

La vulgarización científica es una tarea necesaria. Sin embargo, a menudo se introducen en dicha labor divulgadora ideas discutibles, que so capa de científicidad en realidad van más allá de los límites que marcan las disciplinas científicas. Una de dichas ideas discutibles es el supuesto destronamiento del ser humano que la

teoría de la evolución ha llevado a cabo. Pero si el ser humano es más o menos valioso que el resto de formas vivas, es una cuestión de valores que difícilmente la biología pueda dirimir, del mismo modo que la fisiología no puede llegar a juzgar acerca de la maldad moral del asesinato.

Un ejemplo de esta vulgarización la encontramos en la Fig. 1, tomada de una página de la Universidad de Berkeley (www.evolution.berkeley.edu) dedicada a difundir la teoría de la evolución a distintos niveles educativos. En la imagen se pueden contemplar dos formas distintas de representar la evolución: bien como una escala, bien como un arbusto en el que todas las ramas están al mismo nivel; y según los autores del diseño, la representación de la evolución como una escala en la que el ser humano está en la cúspide no es fiel a la realidad, sino que más bien habría que representarlo a la

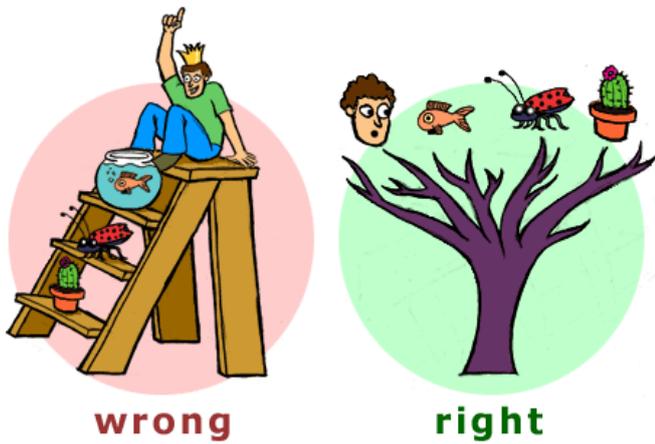


Fig. 1. ¿Debemos cambiar nuestra forma habitual de representar el puesto del hombre entre el resto de los seres vivos? (Tomada de www.evolution.berkeley.edu)

misma altura que los peces, los insectos o las plantas.

Primero habría que aclarar qué se quiere representar con las distintas imágenes. Los diagramas son de suyo significativos, independientemente del contenido que transmiten (Peirce 2005). Las representaciones horizontales, por ejemplo, pueden ser empleadas para figurar el paso del tiempo (si siguen un orden de izquierda a derecha) o para figurar cierta igualdad entre lo representado (como las líneas horizontales de un árbol genealógico). Los trazos verticales pueden indicar una jerarquía o escala de valores (por ejemplo la escala de dureza de los minerales, en términos de quién raya a quién; o la jerarquía de un gallinero, en términos de quién picotea a quién), o bien para figurar conjuntos y subconjuntos de elementos (como los taxones en biología). Las metáforas de que nos servimos para representar el mundo son ineludibles, y contienen buena parte de dicha representación (Lakoff 1991). Queremos discutir los argumentos a favor y en contra de dichas representaciones (o mejor: algunos de los sentidos asociados a dichas representaciones, porque todas, en algún sentido, son verdaderas), tomando como principal interlocutor a S.J. Gould, que ha sido uno de los principales promotores de esta idea en algunos de sus libros (Gould 1997, 2006).

Razones en contra de representar la evolución como una escala progresiva

Uno de los argumentos más socorridos para rechazar la representación de la evolución en forma de escala es asignar dicha representación a una cosmovisión religiosa de la vida. Se dirá, entonces, que dichas representaciones están presas de prejuicios religiosos mientras que rechazarlas es propio del científico. Y se aludirá a los conocidos versos del Génesis, donde Yahveh entrega el mundo para que el hombre lo someta (Gn, I, 28); y de ahí a la gran cadena del ser

(Lovejoy 1983), presente en pensadores cristianos como R. Llull (Fig. 2).

Pero no es así al menos por dos razones. En primer lugar hay cosmovisiones religiosas que estarían más dispuestas a adoptar una representación igualitaria de las formas de vida en lugar de la otra, como por ejemplo el jainismo, para el que todas las formas de vida son sagradas e igualmente importantes, llegando al extremo perfectamente lógico de evitar la respiración o ingesta de bacterias que provoquen la muerte de estas (Della Casa 1973). En segundo lugar el propio Gould nos ofrece el testimonio de agnósticos o ateos que participan de una cosmovisión en la que el ser humano está por encima; como es el caso del padre de la sociobiología E.O. Wilson, quien afirma: "... la media global a lo largo de la historia de la vida se ha movida desde lo simple y poco a lo complejo y numeroso" (citado en Gould 1997). Por tanto ni es cierto que la escala jerárquica evolutiva sea una representación religiosa, ni el arbusto igualitario evolutivo es una representación más científica.

La segunda razón que se puede aducir en contra de la representación escalar de la evolución es apelando a que la ciencia no se ocupa de transmitir valores, y como poner a los seres vivos en una escala es valorarlos de algún modo, entonces habría que evitar esto. La ciencia no se preocupa de transmitir visiones del mundo que incluyan valoraciones, sino tan solo descripciones precisas de lo que es el mundo.

A este argumento cabría responder que situar a todas las formas vivas en una misma línea horizontal, pretendiendo igualarlas, también es una determinada visión del mundo que incluye valoraciones. La representación horizontal de las formas vivas no deja de transmitir una valoración



Fig. 2. ¿La representación del hombre en los lugares superiores de la escala del ser es una cosmovisión religiosa?

acerca de la diversidad de la vida. Tan valorativo es creer que el ser humano está por encima, como creer que el ser humano no está por encima; y aunque dicho problema no se dirima desde la ciencia, no es menos cierto que la ciencia transmite una idea u otra en este sentido (porque en el fondo, no es posible describir el mundo desde la ciencia prescindiendo de algunos valores como el de verdad, que guía al científico en su trabajo). En este sentido, igual de científico (o acientífico, como se quiera) es decir que el ser humano es superior que afirmar que la revolución darwiniana no se completará hasta que el ser humano esté a la misma altura que el resto de animales (Gould 1997).

Habría quien seguiría insistiendo: pero es que el ser humano como puro animal está a la misma “altura” que el resto de formas vivas. Cabría entonces replicar: ¿pero cuándo se ha visto a un ser humano que sea un puro animal, que haga las mismas cosas que hacen los animales, del modo como lo hacen los animales? Fuera del caso de los niños lobo, es complicado encontrar a un ser humano que sea un “puro animal”, o que cumpla sus funciones de supervivencia y reproducción al modo animal. Lo que encontramos en cambio son personas que elaboran alta cocina y escriben cartas de amor. Y la complejidad de estas acciones, como diremos, son un indicio de que no estamos al mismo nivel porque el ser humano siempre vive mediado por la cultura. Por tanto no es cierto que la representación horizontal de las formas vivas sea más neutra que la otra.

El tercer argumento que podría esgrimirse para rechazar la representación de la evolución como una escala diría que en el fondo representar al ser humano como el rey de la creación es un acto de orgullo, que hacemos de modo interesado para aprovecharnos tiránicamente del resto de formas vivas. Es a lo que alude seguramente el texto de Nietzsche que introduce este trabajo (Nietzsche 1980).

Sin embargo, dicho argumento en realidad entra en un juicio de intenciones que de ninguna manera es evidente. Atribuir un orgullo desmedido a quien defiende que el ser humano es superior al resto de animales, o que dicha declaración oculta un menosprecio hacia los animales, es tan gratuito como afirmar que quienes pretenden igualar al ser humano con un insecto es porque esto es lo que piensan ellos de sus vecinos. No se pueden atribuir gratuitamente malas intenciones a quien no las declara. Y además el hecho de que algunos se sirvieran de la supuesta superioridad del hombre para masacrar al resto de formas vivas, no sería argumento lógicamente suficiente para invalidar la premisa sobre la superioridad del hombre. Que un político sea un corrupto no es argumento suficiente para negar que el político ocupa un puesto de mayor responsabilidad que el resto de ciudadanos. Por tanto, el mal uso que se

hace de determinadas cosmovisiones no invalida dichas cosmovisiones.

Como cuarto argumento en contra del posicionamiento superior del ser humano podríamos traer argumentos de autoridad científica. Como hemos dicho, S.J. Gould ha sido uno de los científicos y divulgadores que más ampliamente han difundido esta idea, sobre todo a través de dos magníficas obras como *La Grandeza de la Vida* o *La vida Maravillosa* (Gould 1997, 2006). En estos textos se afirma que la evolución no tiene direccionalidad, y que es puramente contingente: si rebobináramos la película de la vida y la volviéramos a pasar, no se repetiría y probablemente el ser humano no estaría aquí. En estos libros incluso se admite que hay distintos grados de complejidad en la escala filogenética, pero se niega que exista una direccionalidad en la evolución que vaya en la línea de mayor complejidad: la aparición de la complejidad es más bien un efecto de la evolución, pero no la dirección de la misma. En realidad, los reyes de la creación no son los humanos, sino las bacterias, si atendemos a su número, masa, adaptación al medio, etc. Por ello repite aquello de que la revolución darwiniana no se completará hasta que el hombre no sea desbancado.

Pero si atendemos a la argumentación de Gould, en ningún caso demuestra que el ser humano no sea superior: lo que demuestra es que la evolución no tienen direccionalidad, ni que culmina necesariamente en el ser humano. De hecho, el propio Gould reconoce que el ser humano es más complejo que una bacteria (Gould 1997). Quizá lo más sorprendente de todo es que Gould se empeña una y otra vez en que entendamos por evolución algo que nadie entiende por evolución: quiere que entendamos la evolución de las especies como un simple cambio, cuando la palabra evolución (etimológicamente y en el uso cotidiano) implica la mayor parte de las veces desarrollo, crecimiento y perfeccionamiento (“la evolución del niño”; “la evolución de la informática”, etc.).

Si siguiendo con las tesis de Gould, el quinto argumento contra el ser humano como algo superior diría que, puesto que la evolución es contingente y no está direccionada por el crecimiento hacia una mayor perfección, no estamos autorizados para transmitir una idea de la evolución en la que el ser humano ocupe los escalafones superiores. Ciertamente es uno de los argumentos más firmes, si no el que más. Pero si bien se piensa es un claro caso de *non sequitur*: Que la evolución sea contingente no demuestra que el ser humano no sea más perfecto; que la evolución carezca de direccionalidad no demuestra que el ser humano sea menos de lo que es (MacMullin 1998). Que no haya dirección en la evolución es lógicamente compatible con que con el paso del tiempo algunas especies hayan

ido creciendo en complejidad: que conduzca un borracho es lógicamente compatible con que el borracho llegue sano y salvo a su casa. Por tanto no es cierto que de la contingencia de la evolución hayamos de concluir que el ser humano no es más perfecto que el resto de formas vivas.

Argumentos a favor de representar la evolución como una escala progresiva

Vamos a examinar ahora los argumentos que encontramos a favor de la representación escalar de la evolución. Como hemos dicho más arriba, estaríamos justificados para poner al ser humano por encima o por debajo de otras formas vivas, simplemente para representar los ascendientes; es decir: para representar el paso del tiempo y la antigüedad, o simplemente para representar qué especies surgen de qué especies. Pero en realidad, pensamos que es legítimo representar al ser humano en zonas superiores por tratarse de un animal más “perfecto” en alguno de los sentidos que puede entrañar dicha palabra. Por ejemplo, el ser humano es más perfecto por tener mayor adaptabilidad al medio; y es más perfecto por ser más complejo que el resto de formas vivas.

El primer argumento, pues, es el de la adaptabilidad. Es evidente que no pretendemos afirmar que el ser humano está mejor adaptado a su medio que el resto de los animales. En este sentido, tiene toda la razón del mundo la biología al afirmarnos que cada ser vivo ocupa su nicho ecológico con toda legitimidad, mientras no cambian demasiado las cosas. Pero otra cosa distinta es que el ser humano sea más adaptable al medio que el resto de los animales; o mejor aún, como se ha señalado desde hace tiempo: es el ser que mejor adapta el medio a sus necesidades (Gehlen 1987). Es cierto que podemos observar algunos casos de animales modificando el ambiente en el que viven, pero siempre con ciertos límites. Es cierto que las bacterias han colonizado hábitats en los que el hombre no vive: pero no olvidemos que si a una bacteria termófila la cambiamos de ambiente muere irremediablemente, mientras que el ser humano es capaz mediante la técnica de vivir en dichos ambientes, sin necesidad de recurrir a una lista larguísima de descendientes que poco a poco irían gradualmente adaptándose al calor. Y si alguien replicara que en tanto que animal puro, el hombre no sobreviviría más que una bacteria, replicaríamos lo dicho más arriba: lo que negamos precisamente es que exista dicho hombre en tanto que “animal puro”. Así que el hombre es superior no porque esté más adaptado al medio, sino porque es más adaptable gracias a la modificación del ambiente que le rodea, como demuestra claramente la colonización del espacio.

El segundo argumento que justificaría la situación del ser humano por encima de los demás animales sería la complejidad. Ahora bien,

¿qué es complejidad? La complejidad de algo viene marcada, como mínimo, por el número de elementos que lo constituyen y el número de relaciones que se establece entre ellos. Aunque somos conscientes de que la calidad de los elementos o de las relaciones entre ellos también sería relevante, encontramos más difícil concretar dicha calidad. Cuantos más elementos y más relaciones hay en un objeto, dicho objeto será más complejo; y esta nos parece una buena pauta para representar en una escala a los seres vivos. Ahora bien, habría que definir los elementos en juego: se puede tratar de complejidad neuronal, complejidad genética, complejidad evolutiva y complejidad de vida.

Parece evidente que cuantas más neuronas en un sistema nervioso, sobre todo en el cerebro, y más relaciones se establezcan entre ellas, mayor complejidad del organismo. La complejidad no está sólo en el número de neuronas (puesto que un elefante no demuestra mayor inteligencia que un humano) sino en las relaciones entre ellas y en el tipo de función que ejercen dichas neuronas (por ej. en el córtex). Es curioso que Gould apenas mencione dicho dato evidente en los libros citados, puesto que fijarse en el sistema nervioso y sobre todo el cerebro no es fijarse en cualquier otro órgano como el ojo o el sistema de locomoción: es fijarse en el sistema de control central de todo el organismo, y por tanto nos parece una buena pauta estructural para definir la complejidad de un ser vivo. Esto es lo que Zubiri llamó como hiperformalización del cerebro (Zubiri 1980).

También podríamos tomar la genética como pauta para representar a los animales escalarmente, porque parecería evidente que a mayor complejidad genética, mayor cantidad de información se transmite de una generación a otra. Sin embargo, si en los estudios sobre neurociencia aún nos queda un buen trecho por descubrir, en biología genética parece que las cosas son más complicadas. Por ejemplo, no es cierto que el ser humano sea el organismo que más genes tiene; pero igual que en el cerebro no basta el número de neuronas, sino que hay que fijarse en la tarea a la que se dedican las neuronas, también en el campo de la genética la función, en este caso postranscripcional, del material genético parece relevante. Aun con todo, parece evidente que podríamos situar en dos planos distintos a los procariotas y a los eucariotas: un procariota está por debajo de un eucariota porque todo lo que hace “genéticamente” el procariota lo hace el eucariota, pero no a la inversa.

Hay otro sentido de complejidad que es bastante evidente cuando nos movemos en el marco de la teoría de la evolución y que permitiría representar a los seres vivos en una escala. La podríamos llamar complejidad evolutiva, y se trataría de representar a los seres vivos

en función de cuál presupone cuál. La idea es sencilla: las formas evolutivas posteriores presuponen las formas evolutivas anteriores, en el sentido en que aquellas surgieron de estas, pero no viceversa. Aunque la evolución no tuviera una dirección definida, es evidente que para llegar a la situación actual las especies han tenido que ir saliendo unas de otras; y este es el fundamento para representar un árbol o arbusto donde unas formas están por encima de otra. Además, algunos casos aislados de regresión evolutiva presentados por Gould precisamente para criticar la idea de que la evolución sea un crecimiento en complejidad, no son ni suficientes, ni están suficientemente claros para que impliquen un rechazo total de esta idea (Gould 1997).

Por último, aun cuando todo lo anterior no fuera cierto, hay un dato que nuevamente nos parece evidente y que justificaría por sí mismo la representación de los seres vivos en una escala. Se trata de lo que podríamos calificar como “complejidad de vida”, y que podría ser medida, por ejemplo, mediante etogramas. Las conductas de los animales pueden ser clasificadas también por niveles de complejidad. Pero en el ser humano nos encontramos con la imposibilidad de cerrar el catálogo de lo que serían “conductas posibles”. Decimos que las anteriores formas de entender la complejidad podrían ser falsas, y sin embargo este único elemento sería suficiente: aunque el ser humano tuviera un cerebro inferior, menor calidad de información genética o estuviera al principio de la evolución y no al final, la multiforme complejidad de la vida humana sería suficiente para dedicarle un puesto especial entre el resto de formas vivas. Y esta complejidad que se manifiesta en la cultura tiene que ver con el grado de conocimiento que el ser humano tiene del mundo circundante y de sí mismo, y con el abanico de posibilidades que se le abren en su actuación sobre el mundo a partir de dicho conocimiento.

Conclusiones

En realidad quizá la dicotomía no esté tanto entre el uso de un arbusto y el uso de una escala para representar la evolución. La discusión estaría en si podemos representar a todas las formas vivas al mismo nivel o no. Porque en realidad también un arbusto puede tener distintos niveles, superiores e inferiores, cosa que resulta necesaria en una escala. Quizá aquello a lo que nos resistimos por razones objetivas, es a que el ser humano esté al mismo nivel que un insecto; ni siquiera como “puro animal”, porque esto del hombre como “puro animal” en el fondo es una ficción.

Hemos dejado para el final un argumento que en cierta medida está implícito en lo último que hemos dicho sobre la complejidad de la vida: el ser humano está por encima del resto de formas

vivas porque hace congresos y publicaciones que discuten precisamente esta idea; y el animal no humano no lo hace. Es cierto, como dice Nietzsche, que la mosca se creará el centro volante del mundo, como el hombre se cree el centro andante de su mundo; lo que no parece verosímil es que la mosca se cuestione su propia centralidad en el mundo como el ser humano lo hace. Y este humano cuestionarse sobre nuestra posición en el mundo, nos sitúa en un lugar distinto al resto de formas vivas. Y no sólo somos el único animal que se cuestiona su propia centralidad en el mundo, sino que toma activamente parte en la defensa de la diversidad de la vida que le rodea, porque la encuentra valiosa por sí misma y más allá de intereses de supervivencia o reproducción.

Lo que sería deseable, en fin, es que la vulgarización científica no se convierta en mero avulgamiento (Unamuno); y esto por partida doble. En primer lugar, avulgamiento científico es hacer pasar por ideas científicas lo que son opiniones personales en el peor de los casos. En segundo lugar, avulgamiento científico consiste en rebajar al ser humano avulgarándolo, achatándolo, y diciendo que en fondo no es mejor que un cactus o un insecto. Es como decir de la Quinta de Beethoven: “Bueno, en el fondo no son más que variaciones de presión atmosférica impactando en una membrana timpánica”.

REFERENCIAS

- Gehlen, A. 1987. *El Hombre, su Naturaleza y su Lugar en el Mundo*. Sigüeme, Salamanca.
- Della Casa, C. 1973. *Jainismo*. En: Bleeker, C. J. y Widengren, G. (eds.), *Historia Religionum (II)*. Cristiandad, Madrid.
- Gould, S.J. 1997. *La Grandeza de la Vida*. Crítica, Barcelona.
- Gould, S.J. 2006. *La Vida Maravillosa*. Crítica, Barcelona.
- Lakoff, G. 1991. *Metáforas de la Vida Cotidiana*. Cátedra, Madrid.
- Lovejoy, A.O. 1983. *La Gran Cadena del Ser*. Icaria, Barcelona.
- Nietzsche, F. 1980. *Verdad y Mentira en Sentido Extramoral*. Teorema, Valencia.
- McMullin, E. 1998. Contingencia evolutiva y finalidad del cosmos. *Scrip. Theol.* 30: 227-251.
- Peirce, Ch.S. *El Icono, el Índice y el Símbolo*. Fuente textual en CP2.274-308.
- Zubiri, X. 1980. *Inteligencia Sentiente. Inteligencia y Realidad*. Alianza, Madrid.

Información de los Autores

Jaime Vilarroig es doctor en Filosofía con una tesis sobre Miguel de Unamuno, y licenciado en Filosofía y en Teología, además de un máster en

Bioética. Imparte clases de antropología filosófica en varios grados de la Universidad CEU Cardenal Herrera. Sus líneas de investigación son la antropología filosófica, la filosofía española y la teoría de la argumentación.

Juan Miguel Esteve es Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Valencia, y Premio Extraordinario de Doctorado. Ha desarrollado su labor investigadora postdoctoral durante 2 años en el Institute of Genetics and Molecular and Cellular Biology de Estrasburgo

(Francia) y durante 6 años en el Centro de Investigación Príncipe Felipe de Valencia. Actualmente, es profesor de Biología Celular en la Universidad CEU Cardenal Herrera, y su labor investigadora se centra en el estudio de la función de proteínas oncosupresoras en la apoptosis y la autofagia.

Ambos autores han publicado conjuntamente varios trabajos sobre filosofía de la biología, en torno al concepto de vida.

La evolución biológica en las exposiciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (1966-2016)

Soraya Peña de Camus Sáez y Carolina Martín Albaladejo

Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

E-mail: soraya@mncn.csic.es; carolina.martin@mncn.csic.es

RESUMEN

El presente trabajo tiene por objeto el estudio de la presencia de la evolución en las exposiciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales desde la publicación de la obra *La Evolución* (1966) hasta el presente (2016). Se han detectado dos formas fundamentales de aproximación a la evolución en las exposiciones, por un lado aquellas que lo hacen a través del registro fósil y por otro las que explican los mecanismos de la evolución en general. El trabajo se ha dividido en tres periodos coincidentes con otras tantas etapas del MNCN en cuanto a su organización y objetivos. *eVOLUCIÓN* 12(1): 73-79 (2017).

Palabras Clave: Exposiciones, Divulgación científica, Evolución, Paleontología, Selección natural.

ABSTRACT

The present work aims to study the presence of biological evolution in the exhibitions of the National Museum of Natural Sciences since the work *La Evolución* (1966) was published, to the present (2016). Two fundamental ways of approaching to evolution have been detected in exhibitions. On the one hand those which do it through the fossil record and on the other those which explain the mechanisms of evolution in general. The study has been divided in three periods coinciding with other stages of the MNCN in terms of its organization and objectives. *eVOLUCIÓN* 12(1): 73-79 (2017).

Key Words: Exhibitions, Scientific dissemination, Evolution, Paleontology, Natural selection.

Introducción

La función educativa ha estado ligada a los museos de historia natural prácticamente desde sus orígenes. No obstante, el objetivo didáctico y divulgativo de los museos de ciencias naturales no se generaliza hasta la segunda mitad del siglo XX en el que pasan de dirigirse a una élite especializada a hacerlo para el conjunto de la sociedad, muy influenciados además por el desarrollo de los museos interactivos de la ciencia (*science centres*) que promueven una actitud participativa de los visitantes. Más adelante explicaremos otros procesos del cambio en los museos de ciencias naturales.

Por otro lado la teoría de la evolución tiene un papel fundamental para entender la biología y sin embargo, por distintas razones, como por ejemplo son las religiosas o las políticas, su comprensión no ha calado de forma adecuada en la sociedad pues se constata se mantienen numerosas ideas erróneas al respecto (Martínez 2004). Aunque los museos de historia natural son instituciones muy adecuadas para dar a conocer los mecanismos de la evolución (Aguirre 1958) no todos han sido capaces de explicarla adecuadamente a sus visitantes y en algunos ni siquiera ha estado presente (Sánchez-Mora y Luz-Ramírez 2016).

A continuación examinamos el caso de cómo el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN)

ha abordado la divulgación de la evolución de distintas maneras en tiempos recientes. Un Museo, fundado en Madrid por Carlos III en 1771 como Real Gabinete de Historia Natural teniendo como objetivo, que ya tenía entonces, la utilidad e instrucción pública.

La evolución biológica en las exposiciones del MNCN

1966-1984: Estatismo y disgregación

Nuestro punto de partida es el año en 1966, año en el que se publica *La Evolución*, obra que cumplió 50 años en 2016 y a la que se homenajeó en el Congreso Internacional “La evolución tras *La Evolución*” (Valencia, del 26 al 28 de octubre de 2016). Las exposiciones en estos veinte años (1966-1985) son consecuencia de las actuaciones de otro periodo más amplio que comienza tras la guerra civil española y la incorporación del Museo al Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Efectivamente, después de la guerra, y tras una etapa brillante a principios de siglo XX de la mano de su director Ignacio Bolívar, el Museo sufre una drástica reorganización, de manera que la actividad investigadora de la institución queda encomendada al Instituto “José de Acosta” de Ciencias Naturales (1940) y al Centro de Investigaciones Geológicas “Lucas



Fig. 1. Sala de Paleontología y Prehistoria. Ca 1960. Archivo MNCN. Sig. 6407

Mallada” (1943), mientras que el Museo se hace cargo de las exposiciones y colecciones de Geología y Zoología a excepción de las de Entomología. Estas, junto con la investigación y las exposiciones en este ámbito, son asumidas por el Instituto Español de Entomología que también se crea en esos años (1941). En 1935 se realiza una ampliación del Museo en la parte sur del edificio donde se traslada el esqueleto del *Diplodocus* y las colecciones paleontológicas y mineralógicas para su “*exposición pública*” tal como explica el padre Barreiro en su historia del MNCN (Barreiro 1992). El fin de su relato es 1935 por lo que la descripción del nuevo montaje expositivo es somera: “*En primer lugar se conservan en idéntica disposición a la que tenían, cinco grandes vitrinas horizontales, conteniendo una colección de fósiles, ordenados estratigráficamente [...] comenzando en el Cámbrico y terminando en el Cuaternario [...] Quedan asimismo intactas, otras cuatro vitrinas horizontales, una con grandes placas de Ichthiosaurius, otra con restos vegetales carboníferos y otras dos con restos de cocodrilos, dinosaurios, tortugas y peces, todo del Wealdico español*”. Barreiro menciona, además, siete armarios de cristal donde provisionalmente se colocaron fósiles de distintos yacimientos españoles, como Libros (Teruel) y Castrillo de la Reina (Burgos), y hasta 13 ictiosaurios, un ejemplar de *Lauriosaurius balsami* de Estada (Huesca) y una mandíbula de *Antracotherium* de Sineu (Mallorca).

En fotografías que se conservan de la época se constata que había muchos ejemplares y pocos textos explicativos (Fig. 1). Hubo posteriormente escasas transformaciones y bastante deterioro, quizá debido a la desvinculación del Museo de la investigación paleontológica. La prensa recoge la incorporación de distintos ejemplares de fósiles al Museo, pero también se hace eco de su decadencia. Así, en 1976, con motivo de la celebración del segundo centenario del Museo, la prensa divulga las palabras de su director

Eugenio Ortiz: “*La situación actual del Museo de Ciencias Naturales [...] es lamentable, precaria*” (ABC. 22/7/1976, p. 32).

En resumen, durante este largo periodo, las exposiciones habían permanecido prácticamente sin variación desde antes de la guerra civil. En 1985, Emiliano Aguirre, director interino del MNCN, alerta al CSIC sobre el deterioro de ambas, colecciones y exposiciones, y se inicia una remodelación arquitectónica, museológica y administrativa del ya unificado MNCN.

1989-2008: La renovación

Comienza este periodo con la reapertura del Museo en 1989 y la inauguración de la exposición “*Historia de la Tierra y de la Vida*”, paso intermedio entre las exposiciones tradicionales y las planificadas posteriormente por el director Pere Alberch. Se abren nuevas salas para exposiciones permanentes y se inicia un dinámico programa de exhibiciones temporales. En ambos tipos de muestras la evolución se aborda desde dos perspectivas: las que exclusivamente lo hacen desde el registro paleontológico y las que tratan de explicar los mecanismos de la evolución.

La muestra “*Historia de la Tierra y de la Vida*” (1989-2006) ocupó el mismo espacio en el ala sur del Palacio que la exposición de 1935 y en ella permanecieron, entre otros, dos de los ejemplares emblemáticos del Museo, el diplodocus y el megaterio. Aunque se cambió drásticamente la museografía con nuevas vitrinas, soportes y paneles, en total más de 100 elementos expositivos, y se introdujeron por primera vez vídeos, esta muestra estaba todavía a caballo entre las exposiciones tradicionales y las más innovadoras propuestas posteriores (Fig. 2). En ella se hacía un recorrido por la vida en la Tierra a través los fósiles y constaba de los siguientes ámbitos: El origen de la Tierra; El origen de la Vida; La Conquista de la Tierra; Dinosaurios, Reptiles y Aves; Mamíferos; Los Minerales y el Hombre y Evolución Humana. La muestra se iniciaba con una explicación sobre qué son los fósiles y la fosilización, y posteriormente se

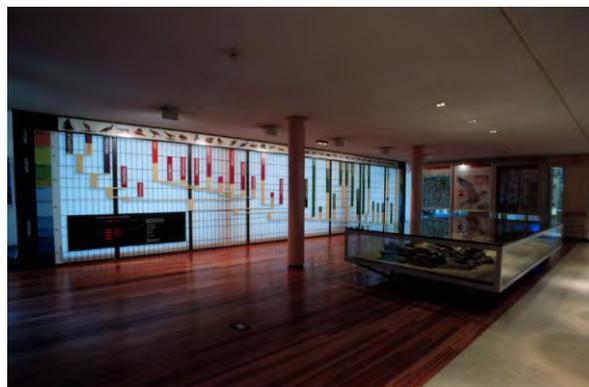


Fig. 2. Vista parcial de la exposición “Historia de la Tierra y de la Vida”. Servicio de Fotografía MNCN.

describían los diferentes grupos que han ido poblando la Tierra, prestando especial atención a las relaciones filogenéticas y al tiempo geológico. Como no podía ser de otra forma se explicaban las extinciones y la distinta distribución geográfica de los fósiles en nuestro planeta como consecuencia de la deriva continental, entre otros conceptos.

La inauguración de la exposición coincidió prácticamente con la llegada al Museo de Pere Alberch como director. Bajo su mandato se trató de dar una nueva orientación al Museo siguiendo como modelo al *Natural History Museum* de Londres. Según este nuevo enfoque, para explicar la vida no son tan necesarias la taxonomía, ni la exposición de todos los especímenes, como sí lo son los procesos que la hacen posible. En su caso, la muestra que abordaba más expresamente el tema de la evolución, “*Mecanismos de la Vida*”, nunca llegó a realizarse, lo cual no impidió que se iniciase un proceso de modernización del Museo. En el programa de exposiciones temporales los dinosaurios y la evolución humana fueron temas recurrentes. Al interés por este último contribuyeron los importantes hallazgos de los yacimientos de Atapuerca (Burgos); es el caso de las exposiciones “*Primeros Europeos*” (1993) y “*Atapuerca: nuestros antecesores*” (1999-2000).

En mayo de 1990 se presentaba al público la exposición “*Dinosaurios: monstruos fantásticos, animales conocidos*” (mayo de 1990/abril 1991), de gran espectacularidad, con maquetas animadas a escala real y pocos textos, fue todo un hito en la vida cultural de Madrid donde fue visitada por más de 500.000 personas (Fuente: Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, SAMNCN). Los conceptos en ella vertidos eran similares a los de la exposición permanente “*Historia de la Tierra y de la Vida*” pero referidos en exclusiva a este grupo de reptiles extinguidos: Origen y evolución; Relaciones de parentesco; Convergencia evolutiva; Deriva continental; Extinción, aunque su forma de presentación fue radicalmente distinta.

La llegada del nuevo director supuso además enfatizar el papel educativo y de entretenimiento de los museos y cambiar el foco de atención, de los objetos de las colecciones a los conceptos de la nueva biología, para todo lo cual serían incluso más importantes el guion, el diseño y los métodos de exhibición que los propios ejemplares de colecciones. Así, se insistía en la relevancia de los sistemas de comunicación empleados que habían de promover la participación activa de los visitantes con audiovisuales y sistemas interactivos y la necesidad de equipos multidisciplinares en torno a la figura del “comunicador” (Alberch, 1994). Desde esta nueva óptica comenzó el diseño de la exposición “*Mecanismos de la Vida*” destinada a ocupar la sala principal de la zona norte del edificio, conocida como sala de Biología. Con un comité científico asesor de

excepcional nivel en el que estaban incluidos entre otros Stephen J. Gould, Roger Miles, Lynn Margulis, Ramón Margalef, entre otros (según consta en documento promocional de la exposición) y un equipo de diseño y comunicación también internacional, el objetivo de la exposición era comunicar al visitante los mecanismos (procesos) que generan y mantienen la biodiversidad (Alberch 1992). Estaba estructurada en diferentes ámbitos dedicados a la reproducción, la evolución, la selección natural, la genética, la especiación, etc. No obstante, la crisis económica de principios de los 90 (el presupuesto era superior a los 300 millones de pesetas) unida, al parecer, a problemas de tipo arquitectónico y estructural, impidieron que el proyecto se realizase, dedicándose la sala en la que se iba a exponer a exposiciones temporales hasta 2012.

Dentro de la programación desarrollada en este espacio, y relacionada con el tema que nos ocupa, se presentaron distintas muestras de carácter paleontológico dedicadas a la evolución humana y a los dinosaurios, temas ambos que siempre han despertado gran interés entre el público. Entre las dedicadas a nuestros orígenes se presentó en colaboración con el *Natural History Museum* de Londres la denominada “*Primeros Europeos*” (1993) donde ya se daban a conocer los primeros hallazgos importantes del yacimiento de Atapuerca. La relevancia de esta muestra radicó fundamentalmente en que la versión que se realizó en el MNCN contó con la representación de casi la totalidad de los fósiles humanos originales conocidos hasta ese momento procedentes de yacimientos de la Península Ibérica. Este trabajo solo se pudo llevar a cabo gracias a la activa y generosa participación del Profesor Emiliano Aguirre (Seagrif 1993).

Unos años después el MNCN dedicó una exposición monográfica a los hallazgos paleoantropológicos de Atapuerca. Su trascendencia ya había tenido gran repercusión en los medios de



Fig. 3. Ámbito dedicado a Selección y Adaptación en la exposición “Especies”. Servicio de Fotografía MNCN.



Fig. 4. Ámbito dedicado a la Genética en la exposición “La Evolución de Darwin”. Servicio de Fotografía MNCN.

comunicación lo que, unido a la espectacularidad de la muestra con maquetas a tamaño real y a escala de los distintos yacimientos (Trinchera Galería, Gran Dolina, Sima de los Huesos) y a la presencia de fósiles originales tanto humanos como de fauna, industria lítica, y elementos interactivos y audiovisuales (teatro virtual, sala de ordenadores), supuso un gran éxito de público con más de 180.000 visitantes en un año. En la muestra se hacía especial referencia a la metodología empleada por los paleontólogos y arqueólogos (excavación, sistemas de datación de los fósiles...) y finalizaba con un ámbito que también despertaba gran interés denominado “¿Qué nos hizo humanos?”.

En cuanto a los dinosaurios, aparte de la ya citada “*Dinosaurios: monstruos fantásticos, animales conocidos*”, en 2003 se inauguró “*Mitología de los dinosaurios*” que hacía un recorrido por la interpretación que se ha dado a los restos fósiles de estos reptiles no solo desde el punto de vista científico, sino también desde la literatura y el cine. Incluía diferentes maquetas que representaban tanto a los dinosaurios reales, como a los fantásticos, y esqueletos de distintas especies (Sanz y Ortega 2003).

Pero no es hasta 2006 cuando aparecen por primera vez en el MNCN conceptos relacionados con los mecanismos de la evolución. Fue el caso de la exposición temporal denominada “*Especies*” (Dorda y Sánchiz 2006) que tenía como hilo conductor el concepto de especie, ¿qué es una especie?, ¿cuántas especies existen?, ¿cómo se nombran y clasifican?, ¿cuántas se conocen?, ¿cómo y por qué se extinguen? Pero también se explicaba la selección natural y el mimetismo, selección artificial y domesticación, la distribución geográfica de las especies, la evolución insular y finalmente la evolución humana (Fig. 3). La muestra “*Especies*” utilizó las líneas de investigación de diferentes equipos del MNCN (CSIC) para explicar procesos como extinción, multiplicación, evolución insular o mimetismo.

2009-2016: La actualización

En 2009, con motivo de la celebración del bicentenario del nacimiento de Darwin y del 150 aniversario de la publicación de “*El Origen de las Especies*” (1859), se celebró la exposición “*La evolución de Darwin*” (Feijó y Peña de Camus 2009) con la Fundación Gulbenkian de Lisboa y el *American Museum of Natural History* de Nueva York. En ella se efectuaba un recorrido por la vida del ilustre científico británico y se reflejaban las observaciones que en su viaje alrededor del mundo a bordo del *Beagle* le habían conducido a la elaboración de su teoría de la evolución a través de la selección natural. Además se presentaban publicaciones y objetos que reflejaban las repercusiones de la obra de Darwin en España, tanto desde el punto de vista de sus detractores como de aquellos que la apoyaron. Finalmente había un espacio dedicado a la genética y a los personajes que han contribuido a ampliar y desarrollar la teoría de la evolución en el siglo XX como Fisher (1890-1962), Haldane (1889-1988) o Dobzhansky (1900-1975) (Fig. 4).

Por otra parte, la renovación de las infraestructuras de las salas de exposiciones y la restauración de buena parte de los ejemplares naturalizados permitieron un cambio en los contenidos expositivos permanentes y la recuperación de nuevos espacios destinados a este fin. En 2010 se modernizó totalmente la exposición “*Historia de la Tierra y de la Vida*” con la que se reabrió el Museo en 1989, sustituyéndose por la denominada “*Minerales, fósiles y evolución humana*” (Bonilla y Peña de Camus 2013) con una renovada museografía y nuevos ejemplares entre los que se encontraban cinco réplicas de dinosaurios que acompañaron a la histórica del *Diplodocus carnegiei* (Fig. 5). Se renovó totalmente el ámbito dedicado a la evolución humana incluyendo los importantes



Fig. 5. Dinosaurios de la Formación Morrison en la exposición “Minerales, fósiles y Evolución humana”. Foto: Jesús Juez.



Fig. 6. Vista general de la exposición “Biodiversidad”.
Servicio de Fotografía MNCN.

hallazgos de los últimos años, fundamentalmente en Atapuerca. Se introdujeron reproducciones paisajísticas retroiluminadas a gran escala pero se mantuvo de alguna forma la distribución de la exposición anterior en la parte dedicada a la paleontología: ¿Qué es la fosilización?; La escala de tiempo geológico, Trilobites y ammonites; Peces y anfibios; El origen de los dinosaurios; ¿Qué es un mamífero? y Evolución humana son algunos de los principales ámbitos.

Finalmente, en 2012 se inauguró la exposición permanente “Biodiversidad” en la sala al norte del edificio (Peña de Camus 2014). Esta muestra

está estructurada, ya que todavía se exhibe, en tres áreas Biodiversidad, Evolución y Conservación. En la primera se explica qué es la biodiversidad, cómo se distribuye geográficamente, niveles de apreciación y clasificación. Todo ello para explicar en la segunda parte que la biodiversidad es fruto de la evolución (Fig. 6). También se expone la teoría de la evolución a través de la selección natural, así como la selección sexual y artificial. Además, en diversos apartados se da a conocer la base genética de la evolución y las pruebas paleontológicas que confirman esta teoría y se divulgan con ejemplos conceptos como especiación, coevolución, macroevolución, convergencia evolutiva o extinción. La última parte está dedicada a la conservación. Esta última renovación se caracteriza por la vuelta de muchos ejemplares de colecciones a las exposiciones, la actualización del discurso científico reflejando la actividad investigadora del centro y la incorporación de nuevas tecnologías.

La evolución en términos clave

Con el objetivo de conocer si los términos utilizados en los textos que acompañan las exposiciones pudieran ser índices de cómo se aborda el tema de la evolución se ha realizado un estudio de las publicaciones o catálogos que se editaron con motivo de las exposiciones reseñadas (excepto en el caso de la exposición

TABLA 1. Recuento de palabras clave relacionadas con la evolución biológica en diversas exposiciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (en gris exposiciones temporales).

TÉRMINOS EN CATÁLOGOS (Nº de repeticiones)	1989 Historia de la vida	2006 Especies	2009 La evolución de Darwin	2010 Minerales, fósiles y evolución humana	2012 Biodiversidad
Diversidad /Biodiversidad (hábitats, formas, taxones...)	8	37	12	10	55
Evolución, evolucionaba, evolucionando, evolucionista, coevolución, macro y microevolución	15	28	125	29	71
DNA, ADN	0	22	35	3	16
Selección (natural, sexual, artificial, o nada), seleccionar caracteres, seleccionar subpoblaciones	0	20	58	0	33
Fósil(es), fosilización, fosilizan	54	16	82	34	18
Darwin, neodarwinismo	0	10	+400	0	25
Genes, gen, genética, genoma, genotipo	0	38	113	4	61
Desarrollo embrionario, cámara embrionaria, embriología, pruebas embriológicas	3	1	7	4	12
Anatomía, anatomía comparada	0	10	3	4	4

“Especies” que se han utilizado los textos de los paneles al no existir la publicación correspondiente). Este análisis ha consistido en el recuento de algunas palabras clave seleccionadas y cuyos resultados se reflejan en la Tabla 1.

En primer lugar se observa que las palabras evolución y sus derivados, si bien aparecen en las exposiciones de contenido paleontológico “Historia de la Tierra y de la Vida” (15 veces) y “Minerales fósiles y evolución humana” (29), son mucho más frecuentes en la muestra permanente “Biodiversidad” (71), lo que no es de extrañar ya que en ella existe un ámbito específico dedicado a los mecanismos de la evolución. Más drástica es la presencia de los términos relacionados con la selección, incluyendo la selección natural, sexual o artificial que no aparecen ni una sola vez en aquellas muestras dedicadas a la paleontología y aparecen por primera vez en una exposición temporal “Especies” en 2006 (20) y en una permanente, “Biodiversidad” en 2012 (33). Como no podía ser de otra forma, es en la exposición dedicada a Darwin en 2009 donde se repiten mayor número de veces (58). Finalmente otro resultado que parece llamativo es que los términos genética, gen o genes tampoco aparecen en las muestras de fósiles, pero sí aparecen en las exposiciones “Especies” (38), “La Evolución de Darwin” (113) y “Biodiversidad” (61).

Conclusiones

En las exposiciones del MNCN el tema de la evolución se ha tratado tanto en exposiciones permanentes como en temporales. En el caso de las permanentes, el vehículo principal e inicial de comunicación han sido los fósiles y los temas a tratar se relacionan directamente con ellos (fosilización, distribución geográfica y temporal, deriva continental, relaciones filogenéticas,...). En estas exposiciones de contenido principalmente paleontológico se detecta que, aunque reflejan que los restos fósiles constituyen una evidencia de la evolución, no mencionan ni la base genética de la misma, ni tampoco se explica la selección natural.

Debido a que la exposición “Mecanismos de la vida” (1992) no pudo realizarse, hay que esperar hasta 2012, en que se inaugura la exposición “Biodiversidad”, para ver como conceptos relacionados con la evolución y sus mecanismos tienen presencia en una exposición permanente. En esta muestra se tratan, entre otros temas, la biodiversidad, la selección natural, sexual y artificial, evidencias paleontológicas y genéticas de la evolución, la evolución insular, origen y árbol de la vida, coevolución, micro y macroevolución y extinción.

Pero son las exhibiciones temporales las primeras que, por diversas circunstancias, ofrecen a los visitantes explicaciones sobre los mecanismos de la evolución. En concreto la

muestra “Especies” en 2006 es la primera que lo hace, introduciendo conceptos como especie, origen y árbol de la vida, variabilidad intraespecífica, selección natural, distribución geográfica de las especies, evolución insular, modos de especiación, domesticación, extinción, genética y evolución humana. Posteriormente, en la exposición “La evolución de Darwin” (2009) se daba cuenta de las evidencias (paleontológicas, embriológicas, la anatomía comparada...) que encontró Darwin para formular su teoría de la evolución a través de la selección natural y sexual. También se explicaba la base genética de la evolución y la consiguiente reformulación de su teoría: el neodarwinismo.

Las conclusiones que se obtienen al revisar los contenidos expositivos se ponen también en evidencia al observar, como se ha visto anteriormente, la diferencia numérica en la aparición de términos clave en los catálogos de las diferentes exposiciones.

El conocimiento de la evolución proporciona al público una base indispensable para conocer su lugar en el planeta y el origen y valor de la biodiversidad. Los museos de historia natural se han revelado como importantes centros para el aprendizaje informal de la ciencia por lo que son instituciones muy adecuadas para transmitir a la sociedad conceptos relacionados con la evolución y sus mecanismos y así tratar de desterrar las numerosas y variadas ideas erróneas que existen al respecto.

Agradecimientos

Agradecemos al Servicio de Fotografía del MNCN y a Jesús Juez el material gráfico que acompaña nuestro texto. También agradecemos al personal del Archivo del MNCN su colaboración en la búsqueda de documentación para la realización de este trabajo. Damos gracias al Instituto CEU de Humanidades “Ángel Ayala”, organizador del Congreso Internacional “La evolución tras *La Evolución*” celebrado en la Universidad CEU Cardenal Herrera (Valencia, 26 a 28 de octubre de 2016), la invitación a publicar nuestra comunicación en esta revista. Trabajo realizado dentro del proyecto “El Museo Nacional de Ciencias Naturales entre 1939 y 1985: de la disgregación a la reunificación en su contexto nacional e internacional” (Ref. HAR2016-76125-P).

REFERENCIAS

Aguirre, E. 1958. La exposición explicativa de la Evolución del Museo Británico de Historia Natural en el Centenario de Darwin-Wallace Londres. 1958. *Boletín Informativo* III, 85-91. Sección de Paleontología (CSIC). Museo de Sabadell.

- Aguirre, E. *et al.* 1991. *Historia de la Vida*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Madrid.
- Alberch, P. 1992. Objectes i conceptes: els museus d'història natural al final del segle XX. De *Museus. Quaderns de Museologia i Museografia* 3: 8-15.
- Alberch, P. 1994. The identity crisis of natural history museums at the end of the twentieth century. Pp. 193-198. En: Miles, R. y Zavala (eds.), *Towards the Museum of the Future: New European Perspectives*. Routledge, London.
- Barreiro, A.J. 1992. *El Museo Nacional de Ciencias Naturales (1771-1735)*. Ed. Doce Calles, Aranjuez, Madrid.
- Bonilla, E. y Peña de Camus, S. (coords.). 2013. *Minerales, Fósiles y Evolución Humana* (2 vols.). Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid.
- Crusafont, M.; Meléndez, B. y Aguirre, E. (eds.). 1966. *La Evolución*. La Editorial Católica, S.A. Biblioteca de Autores Cristianos [B.A.C.]. Sección VI (Filosofía), 258. Madrid.
- Corral Guillé, G. 2015. *El Nuevo Esquema Expositivo del Museo de Historia Natural de Londres, 1968-1981. Una Perspectiva Histórica*. Tesis Doctoral, Univ. Autónoma de Barcelona.
- Dorda, J. y Sánchiz, B. 2006. *Especies. Exposición Temporal*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (Documento policopiado).
- Martínez, C. 2004. *El Darwinismo en España y su Transmisión a Través de la Enseñanza (Estudio de Casos en Población Adulta)*. Tesis Doctoral. Univ. Complutense, Madrid.
- Peña de Camus, S. (coord.) 2014. *Biodiversidad*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid.
- Peña de Camus, S. y Feijó, J. (eds.) 2009. *La Evolución de Darwin*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid.
- Sánchez-Mora, M.C. y de la Luz-Ramírez, C. 2016. Efectos sobre el aprendizaje informal de la evolución biológica como resultado de la mediación museal. *Revista Eureka sobre Enseñanza y Divulgación de las Ciencias* 13: 315-341. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/10498/18291>
- Sanz, J.L. y Ortega, F. 2003. *Mitología de los Dinosaurios*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid.

Información de las Autoras

Soraya Peña de Camus Sáez es doctora por la Universidad Complutense de Madrid con una tesis sobre "Aprendizaje Informal de la Ciencia en Museos y Exposiciones". Se ha desempeñado profesionalmente como coordinadora y comisaria de exposiciones en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) desde 1991 y ha sido Vicedirectora de Exposiciones y Programas Públicos del MNCN desde 2009 a 2014. En la actualidad su actividad investigadora está centrada en la historia del MNCN.

Carolina Martín Albaladejo es Científica Titular del Museo Nacional de Ciencias Naturales responsable del Grupo "Historia y documentación de las Ciencias Naturales en España". Actualmente investiga en temas relacionados con la historia del MNCN y personajes relacionados con el centro. Otras líneas de investigación son la historiografía en el ámbito de la Entomología; los estudios dirigidos a la puesta en valor de recursos patrimoniales, como colecciones científicas y documentación histórica archivística; y los estudios históricos-científicos y sociológicos.

6º Congreso de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Del 17-01-2018 al 19-01-2018

Palma de Mallorca



Organizado por La Universitat de les Illes Balears

El congreso de 2018 intentará abarcar una amplia variedad de aspectos de la evolución en la que los miembros de la SESBE puedan estar interesados como la evolución humana, la evolución insular, la filogenia y sistemática molecular, la evolución en el campo de la conservación, la genómica y sus herramientas, entre otros muchos.

Comité Organizador

Miembros de la Universitat de les Illes Balears:

*Cori Ramon
José A. Castro
Bàrbara Terrasa
Antònia Picornell
Iris Alemany
Marta Bassitta
Joana Francisca Ferragut
Sergio Ramírez-Amaro
Joana Maria Buades*

Comité Científico:

*Rafael Zardoya
Julio Rozas
Andrés Moya
Carlos Juan
Valentín Pérez Mellado
Mariano Hernández
Arcadi Navarro
Inés Álvarez
Jordi García
Toni Gabaldón
Susanna Manrubia
Santiago Merino
Andrés Barbosa
Juan Arroyo*

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
Univ. Barcelona
Univ. València
Univ. Illes Balears
Univ. Salamanca
Univ. de La Laguna
Inst. Biología Evolutiva, Univ. Pompeu Fabra
Real Jardín Botánico (CSIC)
Univ. Barcelona
Centre for Genomic Regulation
Centro Nacional de Biotecnología (CSIC)
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
Univ. Sevilla

Conferencias Plenarias

Lluís Quintana

Scientific director, Institut Pasteur, Paris

Genomics insights into the demographic and adaptative history of humans

Antonio Amorím

Institute Molecular Pathology and Immunology of the University of Porto (Ipatimup)

Forensic Genetics - the evolutionary approach

Amparo Latorre

Universitat de València

*Symbiosis in *Blattella germanica*: a complex system*

Toni Gabaldón.

CRG Barcelona

Richard Brown

Liverpool John Moores University. United Kingdom

Bayesian estimation of divergence times with multiple partitions

Rafael Zardoya

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Madrid

Phylogenomics of the family Conidae and evolution of conotoxins

Anna Traveset

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA) (CSIC)

Evolutionary and demographic consequences of seed dispersal disruptions in the Balearic Islands

Valentín Pérez Mellado y Ana Pérez Cembranos

Universidad de Salamanca

Evolución de las estrategias de obtención de alimento en las islas

Cuota de inscripción

Convencidos de que las tarifas de las reuniones científicas deberían ser lo más bajas posible, intentamos reducir el registro. Por lo tanto, la inscripción al Congreso tendrá un costo de 220 euros, y el registro de los estudiantes será de 55 euros.

Mas información:

<http://sesbe.uib.es>

¡Os esperamos!

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

© 2017



ISSN 1989-046X