

Capítulo 4: EVIDENCIAS A FAVOR DE LA EVOLUCIÓN

Carmen Zamora Muñoz

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: czamora@ugr.es

La teoría de la evolución por selección natural de Darwin es la base del pensamiento evolutivo actual. En ella se propone que la actual diversidad de especies se ha producido por descendencia con modificación a partir de un antecesor común y que el principal mecanismo de cambio a lo largo del tiempo es la selección natural. En este capítulo se describen brevemente algunas de las pruebas más claras que se conocen en la actualidad de la existencia de la evolución de los organismos. Se exponen pruebas sobre la mutabilidad de las especies aportadas desde los campos de la paleontología y la biogeografía; se desarrolla cómo el estudio de las homologías morfológicas y moleculares aportan evidencias del origen común entre los organismos; y, por último, se describen algunos estudios en los que se ha demostrado cambio poblacional mediante la selección natural.

Introducción

A lo largo de la historia del pensamiento científico han surgido diversas teorías para explicar la gran diversidad biológica que observamos y que, en resumen, se engloban en teorías evolutivas, transformistas y fijistas (ver Capítulo 2). Frente a las ideas fijistas, que postulan la creación independiente e inmutabilidad de las especies, las ideas transformistas y evolutivas defienden que las especies cambian a lo largo del tiempo dando lugar a especies descendientes (Fig. 1). La diferencia entre estas últimas parte de considerar un origen común (evolutivas) o independiente (transformistas) para los seres vivos (Fig. 1). Así, las teorías evolutivas proponen que la actual diversidad de especies se ha producido por descendencia con modificación a partir de un antecesor común y, aunque fueron objeto de discusión de diversos autores precursores y contemporáneos de Darwin, éste fue el primero en organizar dichas ideas y formular una teoría co-

herente sobre la anagénesis y cladogénesis de los organismos actuales y fósiles (Darwin 1859). Darwin demostró que los organismos evolucionan, que los seres vivos actuales proceden de antepasados muy diferentes a ellos y que las especies están relacionadas entre ellas por tener antepasados comunes.

Pero la principal y revolucionaria idea de Darwin, plasmada en su obra “The Origin of Species” (Darwin 1859), no estuvo en evidenciar la evolución sino en proponer a la selección natural como el mecanismo causante del cambio evolutivo, como bien detalla Darwin a Baden Powell en una carta tras la publicación de su obra: “La única novedad de mi trabajo es el intento de mostrar cómo las especies han llegado a modificarse;... y en estas consideraciones no he recibido asistencia de mis predecesores” (De Beer 1959). A partir de ese momento evolución y selección natural son términos que se relacionan, sin embargo no tienen por qué estar ligados. En la actualidad se sigue considerando a la selección natural el principal motor de

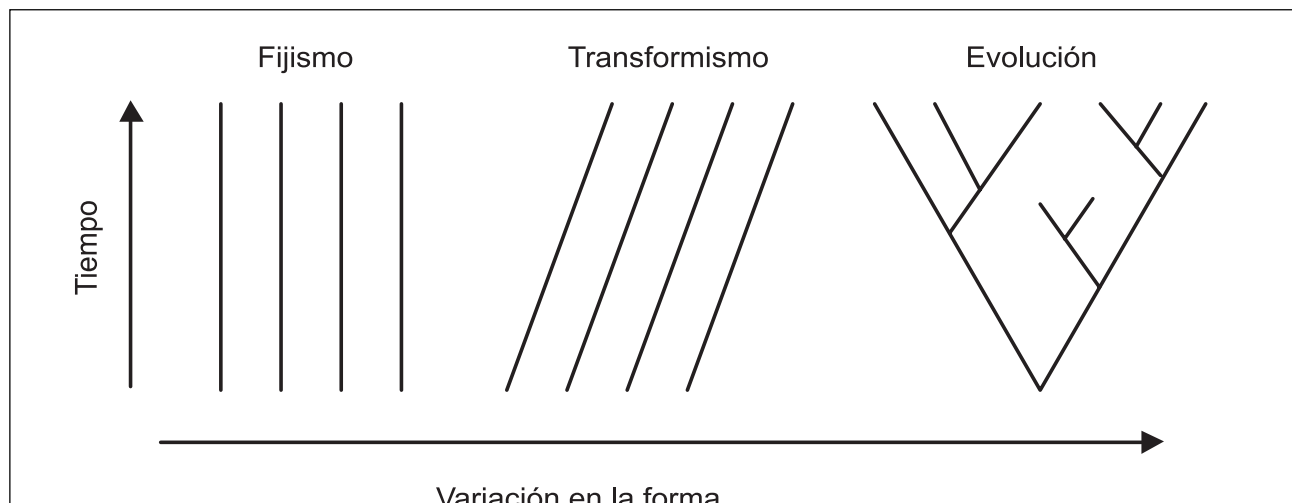


Figura 1. Hipótesis para explicar la diversidad biológica: fijismo o creación independiente, transformismo y evolución (basado en Ridley, 1993).

la evolución, pero se han descrito otros procesos, como la deriva genética, la migración y las mutaciones, que pueden dar lugar al cambio evolutivo (Endler 1986; Ridley 1993; ver Capítulos 6 y 7).

Antes de Darwin, las adaptaciones de los organismos a su ambiente se explicaban bajo una base no científica, atribuida a un perfecto diseño de un Dios Creador. Darwin consigue dar una explicación natural, intrínseca a las características de los organismos, para explicar el diseño funcional de los seres vivos: que las aves posean alas para volar y los peces aletas para nadar.

En su teoría de la evolución por selección natural, Darwin rompió con la idea dominante en la época de que las especies eran entidades fijas y que las diferencias en la forma, conducta y fisiología de los organismos no eran más que imperfecciones en el ideal de una especie. Precisamente, esas variaciones individuales son esenciales para que se produzca el cambio evolutivo y la materia prima a partir de la que se crea la diversidad biológica. Basándose en observaciones naturales y en la experiencia de ganaderos y agricultores que practicaban la selección artificial, Darwin argumenta que ciertas variantes o características hereditarias de los organismos deben ser más ventajosas que otras, es decir, proveen a sus portadores de una mayor probabilidad de supervivencia y reproducción que los organismos que carecen de ellas. Así, tras generaciones, se llegará a un aumento de las variantes beneficiosas y a la eliminación de las perjudiciales.

La mayor dificultad a la que se enfrentaba la teoría darwinista era el desconocimiento de una teoría sobre la herencia de los caracteres sobre los que actúa la selección natural; problema que quedó solventado con la formulación de la teoría sintética de la evolución, que integra la selección natural darwiniana y la genética mendeliana (Dobzhansky 1937). Bajo este prisma, la selección natural es un proceso originado por la existencia de diferencias biológicas heredables entre los individuos y que puede conducir al cambio genético en poblaciones o especies (Endler 1986; ver Capítulos 6 y 7). Básicamente, si en una población existe variación fenotípica entre los individuos para un determinado carácter, la variación de ese carácter es heredable y, además, proporciona a los individuos una eficacia biológica diferencial (una mayor descendencia y/o supervivencia), en generaciones sucesivas se producirá una variación en la composición genética de los individuos que forman la población hacia la variante más eficaz, y esto es lo que se denomina selección natural (ver Capítulo 7).

Todas esas características que proporcionan una ventaja en la supervivencia o reproducción de los individuos que las poseen frente a los que carecen de ellas se consideran adaptaciones. Las adaptaciones son, por tanto, un producto de la selección natural.

Darwin trabajó durante más de veinte años en sus ideas sobre la evolución de los organismos, que desarrolló en "The Origin of Species", pero tras su publicación tanto el mismo Darwin como muchos evolucionistas siguieron investigando y descubriendo pruebas a favor de la evolución, por lo que existen numerosos ejemplos en la literatura

científica de evidencias que demuestran el hecho de la evolución. Las primeras evidencias que se encontraron sobre el hecho de que las especies cambiaban a lo largo del tiempo (la mutabilidad de las especies) provenían de los campos de la biogeografía y la paleontología, pero pronto se encontraron que la anatomía y la embriología comparadas ofrecían pruebas importantes de las relaciones entre especies sólo explicables si procedían de un antecesor común. Otras disciplinas biológicas más recientes como la genética, la bioquímica, la fisiología, la ecología, la etología, y sobre todo la biología molecular han confirmado con posterioridad que la evolución es un hecho.

El concepto darwiniano de evolución postula que la actual diversidad de especies se ha producido por "descendencia con modificación a partir de un origen común", y que el principal mecanismo para ese cambio en las especies, la selección natural, explica las adaptaciones que presentan los organismos. A lo largo de este capítulo expondré mediante la explicación de varios estudios científicos clásicos algunas de las pruebas más concluyentes de que se disponen en la actualidad a favor de estas premisas de la teoría evolutiva: que las especies cambian a lo largo del tiempo, que presentan antepasados comunes y que se diversifican mediante la selección natural.

Pruebas de la mutabilidad de las especies

Aportadas por la paleontología

Muchas de las pruebas de que los organismos evolucionan nos las aportan los fósiles. El registro fósil nos muestra que muchos tipos de organismos extintos fueron muy diferentes de las formas actuales y a pesar de que, en muchos casos, este registro es tremendamente incompleto, en otros los fósiles nos muestran la sucesión de organismos en el tiempo e incluso los estadios intermedios en la transición de una forma a otra.

En general, el sustrato sobre el que vivían los organismos y el proceso de fosilización son de gran influencia para la posterior conservación de los fósiles, así como la presencia o no de elementos esqueléticos en sus cuerpos. De hecho, los organismos que carecen de partes esqueléticas duras están pobremente representados o mal conservados.

Aunque los fósiles más antiguos conocidos (organismos semejantes a las bacterias y cianobacterias actuales) datan de hace 3.000 millones de años (ma), los primeros fósiles animales se encontraron en materiales de hace aproximadamente 600 ma, la llamada fauna de Ediacara (Field et al. 1988, Conway Morris 1993), pero no será hasta el comienzo del período Cámbrico (hace unos 550 ma) cuando se detectan en el registro fósil la mayoría de los distintos tipos de organización actuales (Conway Morris 1989). El tiempo de divergencia estimado mediante análisis moleculares entre los distintos filos de Metazoos pone de manifiesto que podría haber ocurrido bastante tiempo antes de lo que puede mostrarnos el registro fósil

(Wray et al. 1996, Wang et al. 1999), simplemente por razones de preservación. La rápida aparición de diversos taxones esqueletizados en el registro fósil durante el Cámbrico temprano (fauna de Burgess Shale, por ejemplo) puede reflejar un excepcional periodo de innovación morfológica simultánea dentro de los distintos linajes más que una rápida diversificación de filos (Wray et al. 1996).

Por tanto, muy a menudo, los orígenes de las especies o taxones superiores (ya sean graduales o no; ver Capítulo 19) no están documentados. Generalmente vemos el producto de la especiación y la aparición de nuevas morfologías, pero no los procesos que han conducido a ello. Sin embargo, en ciertas localidades, y de forma puntual, el registro fósil nos ofrece la posibilidad de observar detalladamente la historia evolutiva de algunos organismos. En estos pocos casos, en que se han podido documentar los cambios producidos a lo largo del tiempo en una misma especie, se ha visto que los caracteres a menudo fluctúan rápidamente, en cortos espacios de tiempo, y con pocos cambios en conjunto.

Cambios morfológicos en especies y especiación en el registro fósil

Uno de estos detallados y continuos registros fue localizado por Michael Bell y sus colaboradores en Nevada y comprendía una serie completa de estratos depositados anualmente durante 110.000 años. En ellos estudiaron fósiles del Mioceno de una especie de pez espinoso, *Gasterosteus doryssus*, (Bell et al. 1985). Midieron tres caracteres esqueléticos en muestras de este pez cada 5.000 años aproximadamente: la estructura pélvica, el número de espinas dorsales y el número de radios de la aleta dorsal; y encontraron que todos ellos fluctuaron con el tiempo (Fig. 2). Las puntuaciones en las medidas de la estructura pélvica representan un rango desde huesos pélvicos y aletas bien desarrolladas hasta una condición vestigial. La ausencia de elementos pélvicos es una característica importante de ciertas familias de peces, pero varía entre las especies fósiles y actuales del género *Gasterosteus*. La importancia de la investigación de Bell y sus colaboradores reside en el hecho de que si las muestras se hubieran tomado en un tiempo más espaciado, como es lo normal en los estudios del registro fósil, muchos de los cambios producidos podrían haber resultado más discontinuos de lo que los autores han demostrado que fueron.

Otro estudio que puede ponerse como ejemplo de variación morfológica dentro de una misma especie en el registro fósil es la evolución en la forma en el linaje del foraminífero *Globorotalia* (Malmgren et al. 1983). Malmgren y sus colaboradores estudiaron un linaje de foraminíferos durante 10 ma, desde finales del Mioceno hasta la actualidad, encontrando que, en el límite entre el Mioceno y el Pleistoceno, hubo un cambio rápido en la forma que duró unos 0.6 ma; seguido de un intervalo de 5 ma en los que la forma varió dentro de unos límites muy estrechos.

El concepto de especie para los paleontólogos y los biólogos difiere en cierta medida por el hecho de que para los paleontólogos es imposible demostrar si existía o no

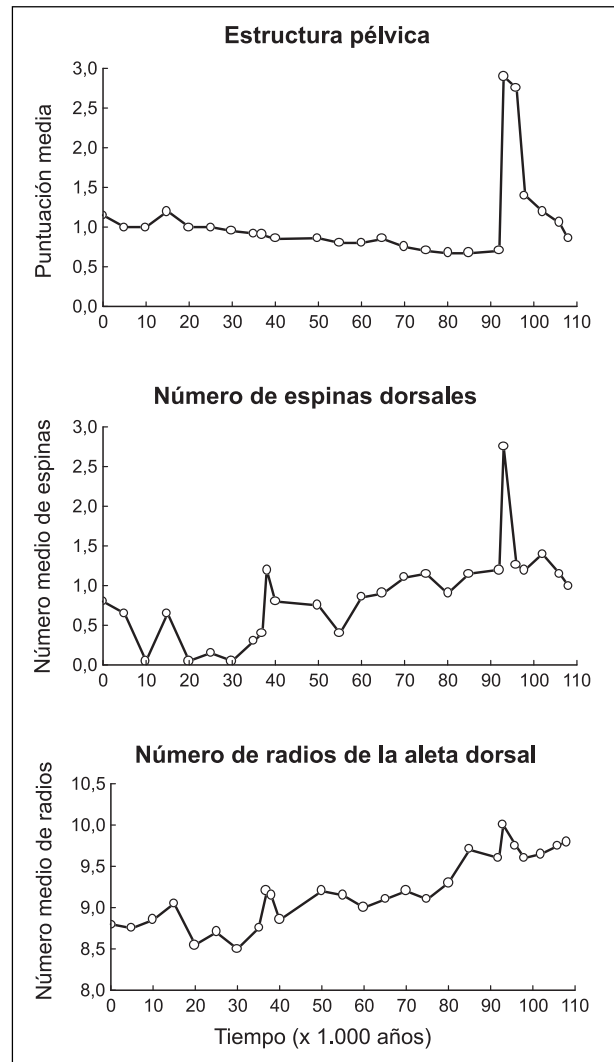


Figura 2. Cambios en los valores medios de tres caracteres en el espinoso *Gasterosteus doryssus* durante un periodo de 110.000 años (redibujado de Futuyma 1998).

aislamiento reproductivo entre las formas a las que asignan nombres de especies diferentes (ver Capítulos 17 y 18). Así, para demostrar verdaderamente que dos formas morfológicas distintas de fósiles son especies biológicas, deben coexistir en el tiempo y en el espacio.

Uno de los escasos ejemplos de detección de especiación en el registro fósil es mostrado en radiolarios. Kellogg y Hynes (1975) estudiaron el género *Eucyrtidium* en sedimentos del Pacífico Norte que abarcaban un periodo de más de 3 ma. La especie *E. calvertense* ha vivido al sur de los 40° latitud N desde hace 4 ma hasta la actualidad, pero hace 1.9 ma, al norte de los 40° latitud N, se detectó un nuevo linaje, *E. matuyamai* (Fig. 3). Al principio era indistinguible de su pariente del sur, pero pronto mostró los caracteres típicos de esta última especie. Las diferencias con *E. calvertense* no sólo se detectaban en el tamaño, sino también en la forma y en el diseño de la concha. *E. matuyamai* invadió las aguas del sur y, después de que ambas especies convivieran en simpatria, experimentó un rápido aumento en tamaño, mientras que su pariente próximo, y seguramente ancestral, decreció.

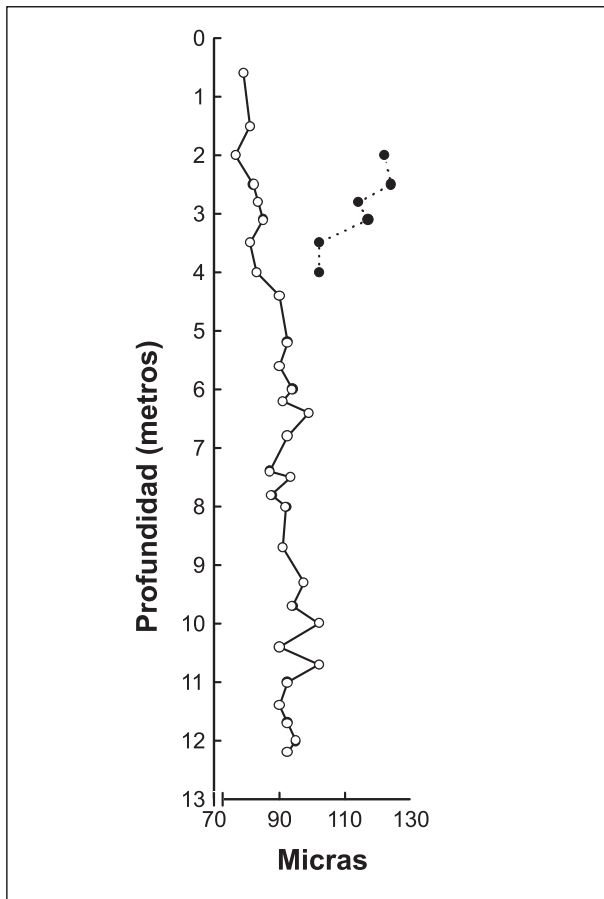


Figura 3. Especiación y divergencia en un linaje de radiolarios. La anchura media del cuarto segmento diverge entre *Eucyrtidium calvertense* (círculos blancos) y *E. matuyamai* (círculos negros) (redibujado de Futuyama 1998).

El registro fósil documenta la evolución de los taxones superiores

El registro fósil es también una herramienta útil para conocer cómo se ha producido el cambio a través del tiempo en los grandes grupos animales, es decir, en muchos casos nos permite reconstruir con detalle la evolución de un grupo taxonómico de categoría superior a nivel de especie. Además, gracias a ese conocimiento detallado que existe de la evolución gradual de determinados grupos animales, se pudo rechazar la idea que predominaba a principios del siglo XX sobre la ortogénesis en la evolución (ver Capítulo 2). Paradójicamente, la brevedad con que se exponen algunos de los ejemplos de evolución en taxones superiores en los libros de texto nos podría hacer caer en el error de transmitir una idea de direccionalidad en la evolución de los organismos. El ejemplo más clásico que se expone sobre evolución bien documentada de un grupo animal es la transición entre los géneros de la familia de los caballos (Equidae). A menudo se presenta como si la evolución hubiera ido en una única dirección hacia los caballos modernos, desde el género *Hyracotherium*, considerado como el primer équido conocido, hasta los caballos actuales, que pertenecen al género *Equus*. En parte esto se debe a que este género es el único supervi-

viente de los miembros de la familia Equidae pero que, por otro lado, fue muy diversa durante el Mioceno (Fig. 4).

Las diferencias entre el género *Hyracotherium* y los équidos más recientes son numerosas y notables, pero se conoce que todas estas características han evolucionado a través de muchas etapas intermedias (Fig. 4). *Hyracotherium* vivió hace 50 ma (Eoceno inferior) en América del Norte y Eurasia. Era del tamaño de un perro (20-35 kilogramos), presentaba una dentición propia para ramonear, sus patas eran bastante cortas y caminaba apoyando por completo los dedos (cuatro en las patas anteriores y tres en las posteriores).

En el linaje de *Hyracotherium* a *Mesohippus* (Oligoceno), que se desarrolló en América del Norte, hubo una tendencia progresiva hacia un aumento del tamaño corporal y de la longitud de las patas, además de una reducción del cuarto dedo de las patas delanteras. Una de las dos ramas en las que divergió el grupo entre el Oligoceno y el Mioceno, la línea de *Parahippus*, desarrolló patas más largas, los dedos laterales se redujeron un poco y presentaba ciertas modificaciones en la dentición.

La transición de *Parahippus* a *Merychippus* fue rápida pero gradual, y refleja un cambio de ramonear a pastar. La explicación a la que se alude para justificar esa variación es la de un cambio ambiental en el hábitat del grupo. Durante el Mioceno, el clima de América del Norte se hizo más seco y las grandes praderas dominaron el paisaje. En este escenario, la velocidad en la carrera fue aparentemente ventajosa y el alimentarse de hierba favoreció el cambio en la morfología dental. El éxito de *Merychippus* residía en tener dentición hipsodonta, con coronas elevadas y los espacios entre crestas rellenos de cemento, y que, aparentemente, caminaba sobre la punta del dedo central, como los caballos modernos.

Todos los descendientes de *Merychippus*, excepto los del linaje *Pliohippus-Dinohippus*, retuvieron tres dedos. En el linaje *Pliohippus-Dinohippus*, del cual evolucionó *Equus*, los dedos laterales se hicieron vestigiales, el dedo central y su pezuña se alargaron y el tamaño corporal incrementó, alcanzando su máximo en algunas especies de *Equus* en el Pleistoceno.

Además del detallado ejemplo de la evolución del caballo, el registro fósil nos brinda muchos otros que afectan al origen y a las relaciones de taxones superiores a nivel de clase y filo. Tal es el caso de la evolución de los tetrápodos (vertebrados terrestres con cuatro extremidades que presentan la categoría taxonómica de clase). Aunque generalmente no se puede apuntar a una determinada especie fósil como el ancestro de una determinada clase de vertebrados, sí se conocen representantes del grupo que incluía al ancestro. En todos los grupos de tetrápodos podemos observar que los caracteres han evolucionado de manera gradual y que seguramente supusieron cambios adaptativos, que habrían sido ocasionados por la selección natural (ver Futuyama 1998 para una descripción más detallada).

Los primeros tetrápodos se originaron en el Devónico tardío. Se trataba de ictiostegos (*Ichthyostega*, por ejemplo), que son a su vez los primeros anfibios conocidos

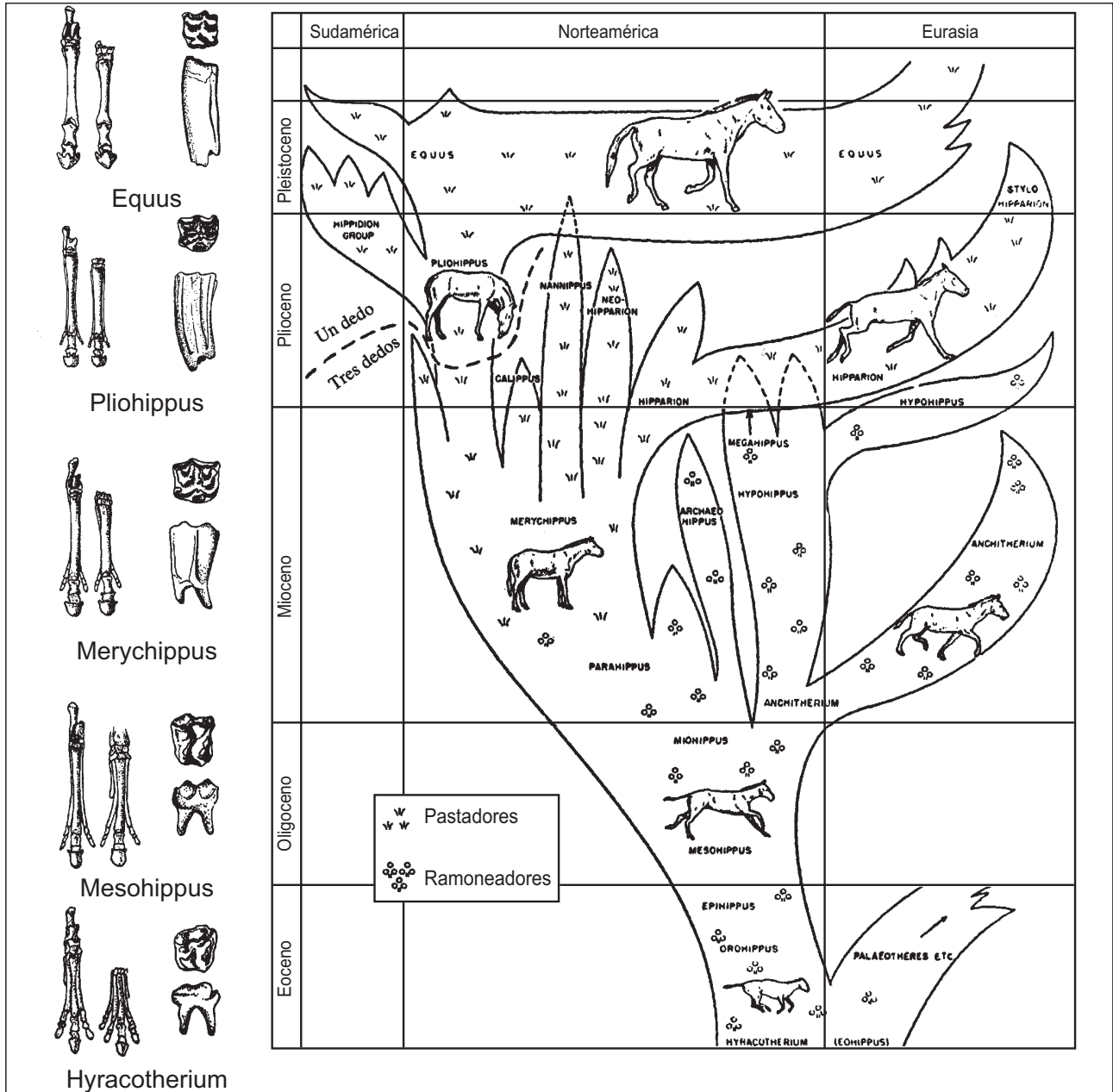


Figura 4. Relaciones evolutivas de los géneros pertenecientes a la familia Equidae mediante un esquema publicado por Simpson (1951). La diversidad de los caballos fósiles fue tan amplia que su evolución no podría ser interpretada como una línea recta hacia el caballo moderno (*Equus*). Acompañando a las relaciones evolutivas se ilustran las patas posteriores y anteriores así como las vistas laterales y superiores de un molar en cinco de los muchos géneros de la familia Equidae (modificado de Young 1992 y Romer 1978).

(grupo de los laberintodontos). La principal característica de los tetrápodos es la posesión de dos pares de extremidades con estructura constante, con cinco dedos, que se conoce como “quiridio”, y que se encuentran articuladas con el esqueleto axial por sus correspondientes cinturas (pectoral y pelviana). La estructura básica de dichas extremidades puede observarse en el esqueleto de estos primeros anfibios laberintodontos (Fig. 5A), aunque el número de dedos sea superior a cinco, que es la condición adoptada por todos los tetrápodos posteriores.

Estudiando el registro fósil se ha observado que algunas de las características esqueléticas de los ictiostegos

recuerdan a un grupo de peces de aletas lobuladas (sarcopterigios), en concreto a los osteolepiformes (pertenecientes al grupo de los ripidistios) que en la actualidad son todos fósiles. Una de las características más relevantes de los osteolepiformes es la estructura esquelética de sus aletas pares, que presenta grandes homologías con las extremidades articuladas de los tetrápodos (Fig. 5B). El estrecho parecido entre los ictiostegos (Fig. 5A) y los osteolepiformes provee de un inusual buen ejemplo del origen de un taxón superior: los Amphibia, y a su vez, los Tetrapoda (Fig. 5C). Las características esqueléticas de los ictiostegos, que se interpretan como adaptaciones para

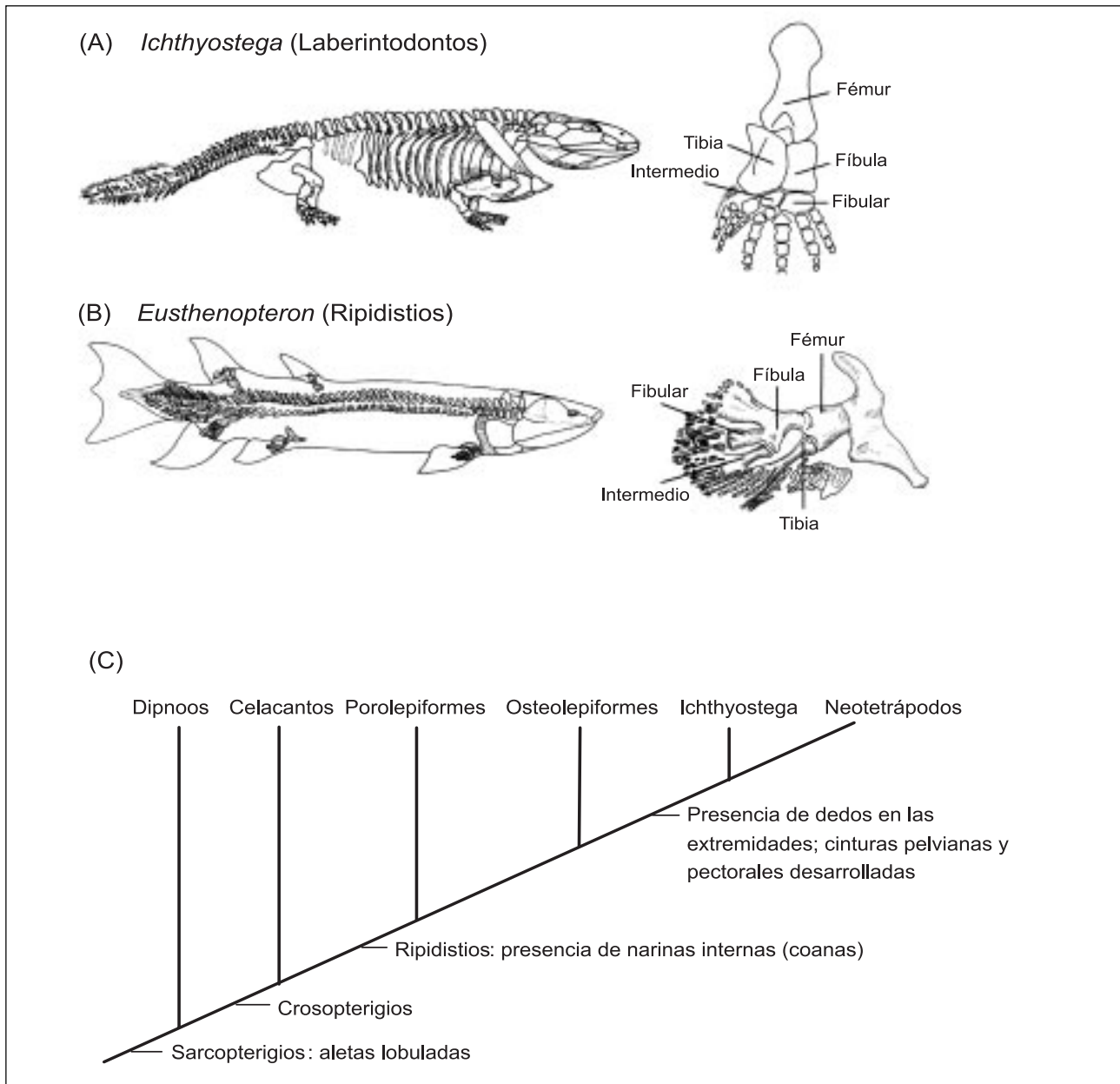


Figura 5. (A) *Ichthyostega*, anfibio laberintodonto. Reconstrucción del esqueleto y miembro posterior. (B) *Eusthenopteron*, miembro del grupo de los peces de aletas lobuladas (ripidistios) a partir de los que evolucionaron los tetrápodos. Esqueleto y reconstrucción corporal y esqueleto de la cintura y aleta pelviana. (C) Cladograma en el que se reflejan las relaciones evolutivas entre los peces sarcopterigios y los tetrápodos (A y B redibujados de Futuyama 1998; C modificado de Hickman et al. 1997).

sobrevivir en el agua durante el Devónico, bien porque en esta época existían períodos alternantes de sequías e inundaciones (Pough et al. 1996), porque habitaban áreas pantanosas (Jameson 1981) o estuarios y deltas, como se han reinterpretado actualmente dichos paleoambientes (Schultze 1999), preadaptaron a los vertebrados para la vida sobre la tierra.

Otro grupo animal cuya evolución ha sido reconstruida con detalle es el de las aves. Las aves son los vertebrados terrestres de aparición más tardía (150 ma) y la hipótesis filogenética con más seguidores actualmente sobre cuales fueron sus antecesores más directos apunta hacia un grupo de dinosaurios, los dromeosáuridos (Padian y Chiappe 1998; ver Capítulo 33). Concretamente, los dro-

meosáuridos son un grupo de dinosaurios bípedos, terrestre y ágiles corredores, pertenecientes a los terópodos (Fig. 6A). Muchos de los caracteres que se consideran típicamente aviares como, por ejemplo, ciertas fusiones esqueléticas, la fúrcula, miembros anteriores alargados, forma del pie y la posesión de plumas, evolucionaron en un grupo de dinosaurios (los terópodos) por razones no relacionadas con las aves o con el vuelo (ver revisión en Padian y Chiappe 1998). Algunos dinosaurios terópodos presentaban formaciones tegumentarias que bien podrían corresponder a la estructura más temprana en el desarrollo de una pluma, y haber tenido funciones en comunicación, defensa, aislamiento térmico o impermeabilización (en Padian y Chiappe 1998 y Capítulo 33). Las plumas, una

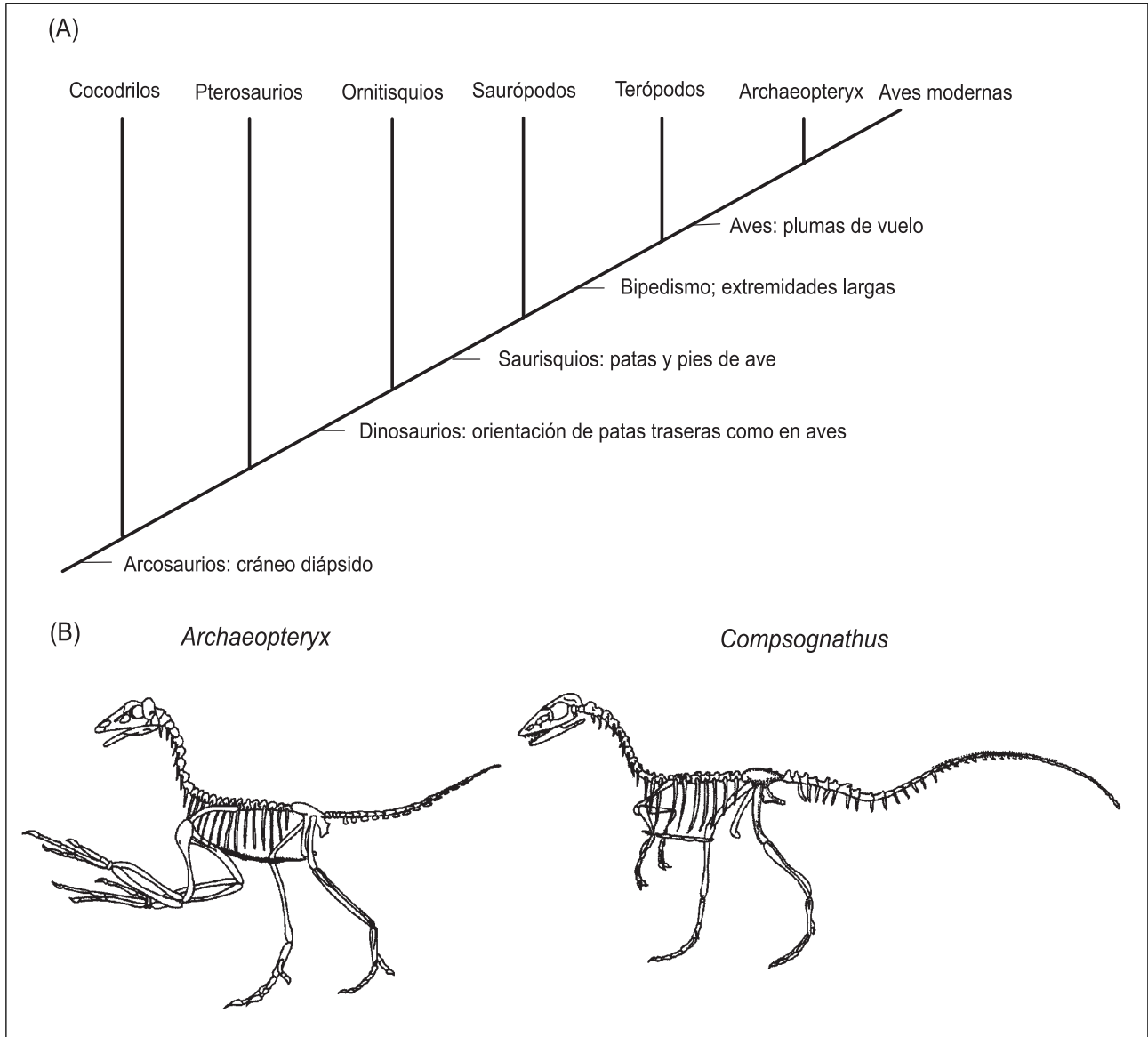


Figura 6. (A) Cladograma en el que se reflejan las relaciones de varios grupos de arcosaurios y las aves modernas. (B) Comparación del esqueleto de *Archaeopteryx* y de un dinosaurio (*Compsognathus*) (A modificado de Hickman et al. 1997; B redibujado de Carroll 1988 y C redibujado de Futuyma 1998).

de las principales características de un ave, podrían además no haber tenido una función aerodinámica hasta no ser pinnadas (ver revisión en Prum 1999).

El primer ave conocida es *Archaeopteryx lithographica* (Fig. 6B) y data de finales del Jurásico. Se considera el mejor ejemplo de transición interclases entre vertebrados de cuantos se conocen por presentar una mezcla de rasgos reptilianos y aviáres. En casi todos sus caracteres (dientes, esternón plano, larga cola, extremidades con garras, etc.), excepto en la posesión de plumas pinnadas, *Archaeopteryx* es un dinosaurio (Fig. 6B) y era capaz de volar.

Tanto la morfología de un ave como su fisiología están modificadas por la actividad del vuelo. Se conoce que los dromeosáuridos eran incapaces de volar, y que las diferencias estrictas entre *Archaeopteryx* y sus antepasados consisten en tener proporciones diferentes entre las extre-

midades anteriores que forman la superficie alar y el tamaño del animal (ver más detalles en el Capítulo 33). Las extremidades anteriores de sus ancestros, aunque tuvieran plumas, eran demasiado cortas para volar. Y además sus plumas eran simétricas, la asimetría de las plumas es una característica imprescindible para un vuelo efectivo (Feduccia y Tordoff 1979). Como se explica con detalle en el Capítulo 33 de este libro, la capacidad de volar ha sido la consecuencia de un proceso progresivo de mejoras que se iniciaron en un grupo de dinosaurios y se fueron perfeccionando a lo largo de la evolución de las aves.

Aportadas por la biogeografía

Las observaciones sobre la distribución geográfica de plantas y animales llevadas a cabo por Darwin, en su viaje alrededor del mundo a bordo del Beagle, contribuye-

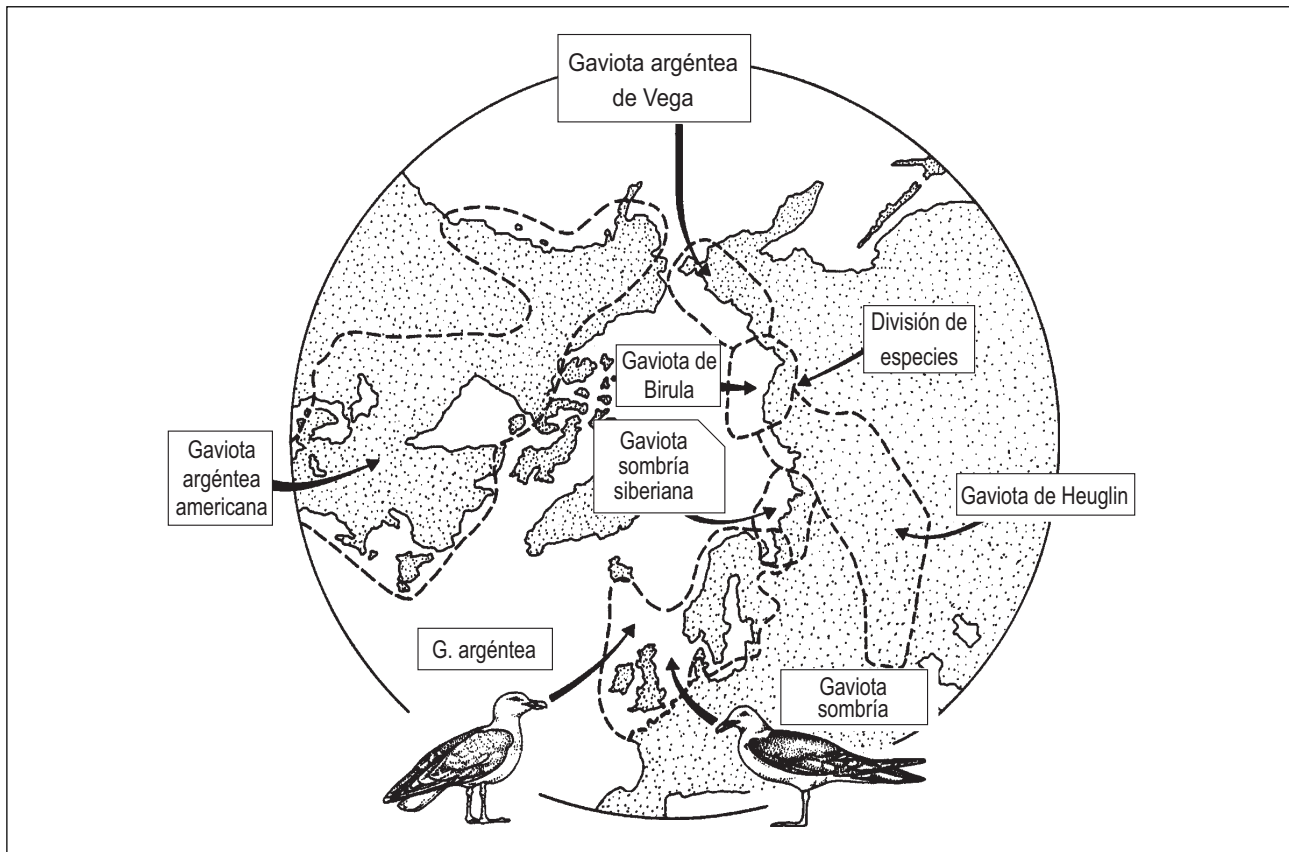


Figura 7. Círculo de razas de las gaviotas sombria (*Larus fuscus*) y argétea (*L. argentatus*) alrededor del Polo Norte. Si observamos estas especies en torno al círculo vemos una serie completa de formas intermedias entre ambas especies. Sólo donde el círculo se cierra, en Europa, son dos especies claramente diferenciadas (modificado de Ridley 1993).

ron en gran medida en el origen de sus ideas evolutivas. Y fueron sobre todo sus observaciones de las islas Galápagos las que más influyeron en ello. Darwin observó que la fauna y la flora de las Galápagos estaban relacionadas con las del continente sudamericano pero diferían en ciertos aspectos. En cada isla existían especies de animales y plantas diferentes de una a otra isla, que a su vez no existían en el continente americano.

La elevada diversidad de especies que se encuentra en algunos archipiélagos de origen volcánico se explica fácilmente por mecanismos evolutivos. Las islas volcánicas están inicialmente desprovistas de vida y son colonizadas por plantas y animales provenientes desde un continente o islas cercanas. Las especies que llegan, muy pocas en muchos casos como consecuencia de la lejanía a tierras pobladas, encuentran numerosos ambientes o nichos ecológicos desocupados, sin competidores ni depredadores. En respuesta, dichas especies se multiplican y diversifican con rapidez dando lugar a lo que se denomina “radiación adaptativa”.

Los denominados pinzones de Darwin comprenden en la actualidad a un grupo de 15 especies endémicas (14 se encuentran en las Islas Galápagos y 1 en la Isla de Cocos) cuyas relaciones filogenéticas han sido objeto de numerosos estudios. El estudio más reciente sobre la historia evolutiva del grupo en base a análisis de ADN mitocondrial identifica al género *Tiaris*, de la familia de los

Fringílidos, habitantes de Centroamérica y Sudamérica, como los parientes vivos más próximos a los pinzones de Darwin y de los cuales se originó este grupo monofilético (Sato et al. 2001).

Otros ejemplos de radiación adaptativa en islas los tenemos en las moscas del género *Drosophila*, de las que más de 500 especies viven sólo en Hawai (de las 1.500 descritas en el mundo) o el caso de las lobelias hawaianas (*Cyanea*) entre las plantas. A pesar de la gran radiación mostrada por este grupo en la que las hojas han desarrollado formas muy diferentes, el estudio de sus flores y las secuencias de ADN muestran que todas las lobelias hawaianas (55 especies) descienden de un ancestro común (Givnish et al. 1995).

La principal razón por la que es difícil imaginar que las especies tienen un origen común y derivan unas de otras reside en que existen numerosas especies bien definidas morfológicamente en la naturaleza. Sin embargo, existen algunos casos en que la variación intraespecífica puede ser lo suficientemente grande como para dar lugar a dos especies bien diferenciadas. Estos casos se denominan “círculo de razas” y proporcionan una importante evidencia de evolución. Los círculos de razas se definen como “una cadena de razas o subespecies que se hibridan entre ellas, aunque en el punto donde los extremos se solapan las formas no se hibridan y se toman como “buenas” especies”.

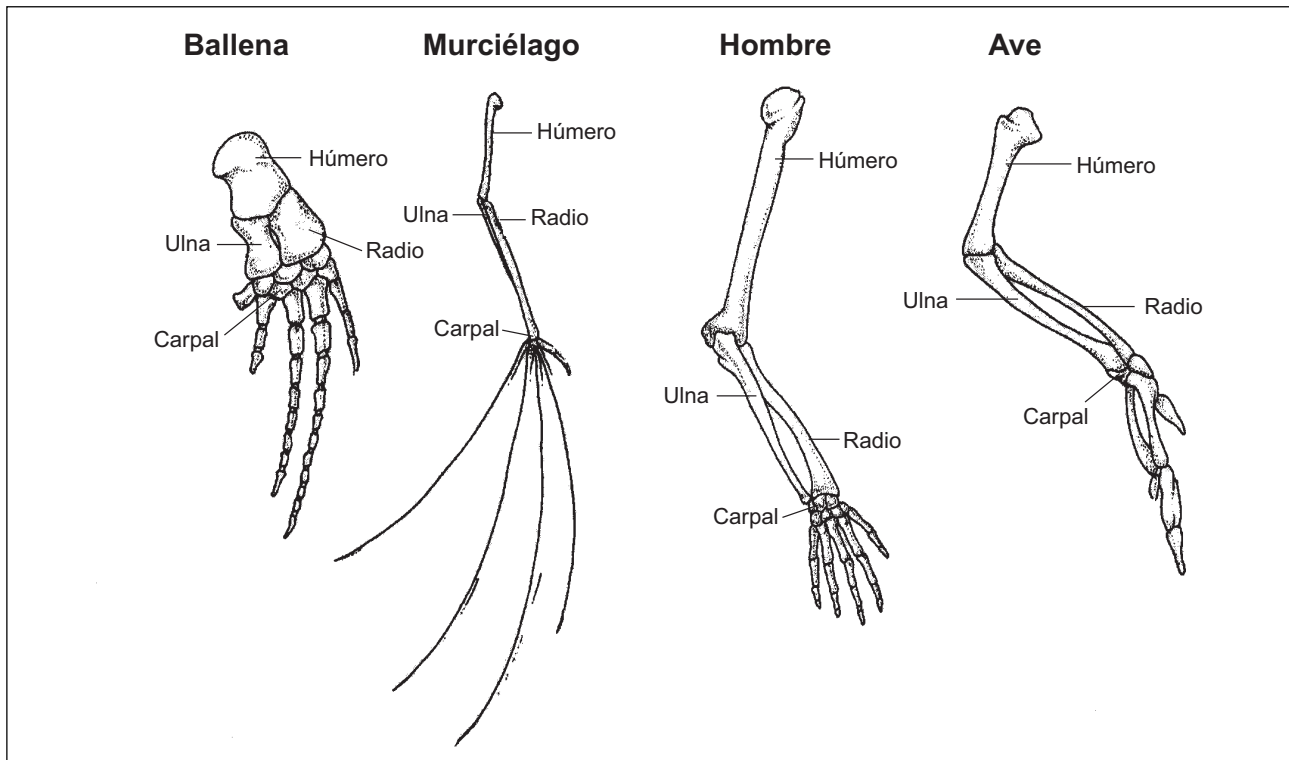


Figura 8. Plan básico de los huesos de las extremidades anteriores de algunos tetrápodos como ejemplo de homologías morfológicas (modificado de Ridley 1993).

Los círculos de razas son también uno de los argumentos más fuertes contra la creación independiente de las especies. Muestran que existe variación natural y que esta variación puede ser tan grande que llegue a generar especies distintas, además de que existe un continuo entre la variación interindividual y la interespecífica.

Uno de los ejemplos más conocidos de este fenómeno de distribución geográfica en forma de anillo es el caso de las gaviotas sombría (*Larus fuscus*) y argétea (*Larus argentatus*) (Fig. 7). En Europa noroccidental estas dos especies son perfectamente distinguibles (sobre todo por el color del plumaje del dorso y de las patas), apenas presentan híbridos y escogen zonas diferentes para nidificar. Sin embargo, a lo largo de las costas que rodean el océano Ártico tiene lugar una sucesión de razas, con una variación paulatina en sus caracteres, que hace imposible establecer los límites para distinguir entre una y otra especie. Las gaviotas argéteas presentes en América del Norte son muy parecidas a las europeas; sin embargo si continuamos alrededor del polo hacia Asia, el parecido con la argétea decrece y aumenta la semejanza con la gaviota sombría europea. Entre Siberia y Europa, la coloración de la gaviota cambia gradualmente hasta denominarse gaviota sombría. En la mayoría del círculo de distribución hay sólo una especie, pero se distinguen dos donde los extremos del círculo se cierran.

Los círculos de razas también se citan como ejemplo de limitación al concepto biológico de especie, que es el concepto aceptado habitualmente por los zoólogos para organizar en especies la inmensa variedad de formas naturales que aparecen en la naturaleza (ver Capítulos 17 y

18). Si se estudia con detenimiento el rango de variación de cualquier forma natural, tanto en el tiempo como en el espacio, todos los límites establecidos se difuminan. La variación natural es suficiente para romper con la idea de límites estrictos para las especies.

Pruebas del origen común entre las especies

El estudio de la anatomía y embriología comparadas permitió a Darwin y a sus contemporáneos aportar pruebas fehacientes del grado de parentesco entre organismos. En ambas ramas de la biología se estudian las “homologías” entre estructuras anatómicas o patrones de semejanza durante el desarrollo, para reflejar el grado de parentesco entre organismos. El término homología, en un sentido no evolutivo o pre-darwiniano, fue acuñado por el zoólogo Richard Owen en el siglo XIX y hacía referencia a una similitud entre organismos obedeciendo a que compartían el mismo plan de organización. Owen, que era un morfológico idealista, entendía las estructuras homólogas (las extremidades de un lagarto y de un mamífero, por ejemplo) como partes correspondientes al mismo plan o arquetipo. Si queremos utilizar las homologías como herramientas para evidenciar la evolución necesitamos aplicar el concepto en el sentido pre-darwiniano en lugar de utilizar su significado evolutivo (ver Capítulo 17) y así evitar un argumento circular.

Dentro de este mismo sentido pre-darwiniano, encontramos que existen otro tipo de similitudes entre organismos, las “analogías”. Los ojos de los vertebrados y de los

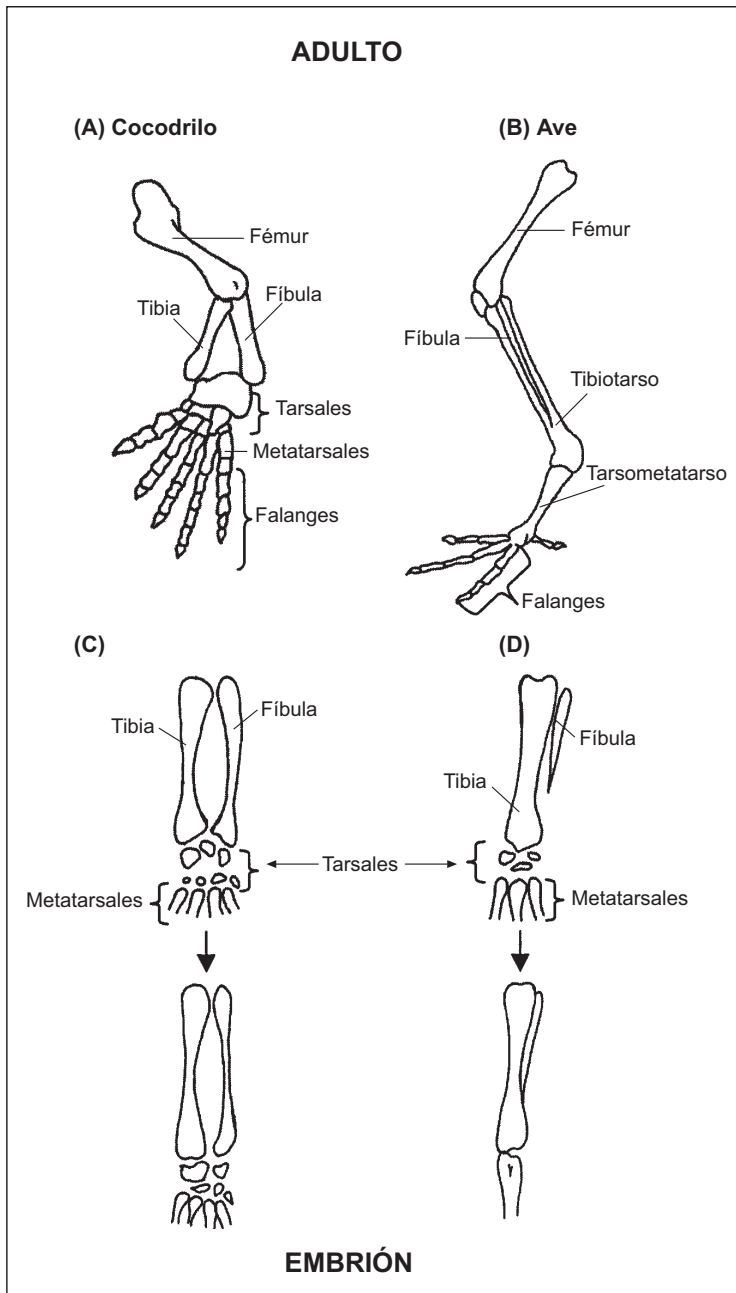


Figura 9. Extremidades posteriores de un cocodrilo adulto (A) y un ave adulta cualquiera (B). La estructura homóloga del miembro es más evidente en el embrión (C y D, respectivamente) que en el adulto, sobre todo por el hecho de que en aves, durante el desarrollo, algunos elementos esqueléticos se fusionan (tibia-tarso y tarso-metatarso) o se pierden (el dedo V) (redibujado de Futuyama 1998).

cefalópodos son similares superficialmente (el ojo de un hombre y el de un pulpo, por ejemplo), ambos tienen lentes y retina, están adaptados a discernir formas y figuras pero, si se estudian en detalle, presentan diferencias anatómicas importantes.

En cambio, si estudiamos el miembro pentadáctilo de los tetrápodos, por ejemplo (Fig. 8), vemos que no existe una razón clara, ni funcional ni ambiental, de por qué deban presentar cinco dedos; ni tampoco de que el brazo esté formado por un hueso único y el antebrazo de dos huesos (lo que en conjunto se denomina miembro quiridio). To-

dos ellos, ya vivan en ambientes terrestres como acuáticos, caminen, naden o vuelen, presentan un patrón estructural basado en un miembro con cinco dedos, aunque durante el desarrollo puedan perder varios dedos (como es el caso de las aves, algunos lagartos y los caballos, por ejemplo). Si a un ingeniero se le encargara diseñar estructuras para realizar funciones tan diferentes como nadar o caminar no habría usado los mismos materiales ni el mismo plan estructural; lo habría hecho mejor. Este tipo de similitudes, no funcionales, son homología en sentido pre-darwiniano y, como comentamos anteriormente, hacen referencia a un "plan natural".

Desde el punto de vista evolutivo, las homología son evidencias de ascendencia común, es decir, caracteres que presentan los organismos que pertenecen a un mismo linaje. El que todos los tetrápodos presenten en sus extremidades variaciones de un miembro pentadáctilo, independientemente de su modo de vida, tiene significado si lo entendemos bajo la explicación de que todos evolucionaron a partir de un organismo que ya poseía esta estructura. En cambio, si los distintos tetrápodos se hubieran originado de manera independiente no habría ningún motivo para que todos presentaran, por ejemplo, cinco dedos en sus extremidades.

Aunque las homología morfológicas son las más conocidas, también existen otro tipo, las homología moleculares, que como complemento de las anteriores nos ofrecen información sobre relaciones de parentesco más amplias, no restringidas a un grupo de organismos determinado sino al conjunto de los seres vivos.

Homología morfológicas

Decidir si los caracteres de dos organismos son homólogos o no puede ser una tarea fácil o extremadamente difícil. Los criterios comunes usados para distinguir homología de analogía son: (1) la correspondencia de posición relativa respecto a otras partes del cuerpo; (2) la correspondencia en estructura (partes en las que el carácter está compuesto) y (3) correspondencia en el desarrollo embrionario, ya que en ocasiones la correspondencia sólo es evidente en estadios tempranos del desarrollo. Por ejemplo, podemos deducir que el miembro posterior de un ave es homólogo al de un cocodrilo porque existe entre ellos una correspondencia en la posición (ambas se articulan con el acetábulo de la pelvis) y presentan una estructura similar (ambas tienen estructura de miembro quiridio), aunque en el adulto no exista una total correspondencia (Figs. 9A y 9B). Si observamos este miembro en el embrión, la correspondencia estructural es más obvia (Figs. 9C y 9D). Durante el desarrollo embrionario de las aves, el tarso proximal se fusiona con la tibia (formando el tibio-tarso) y el tarso

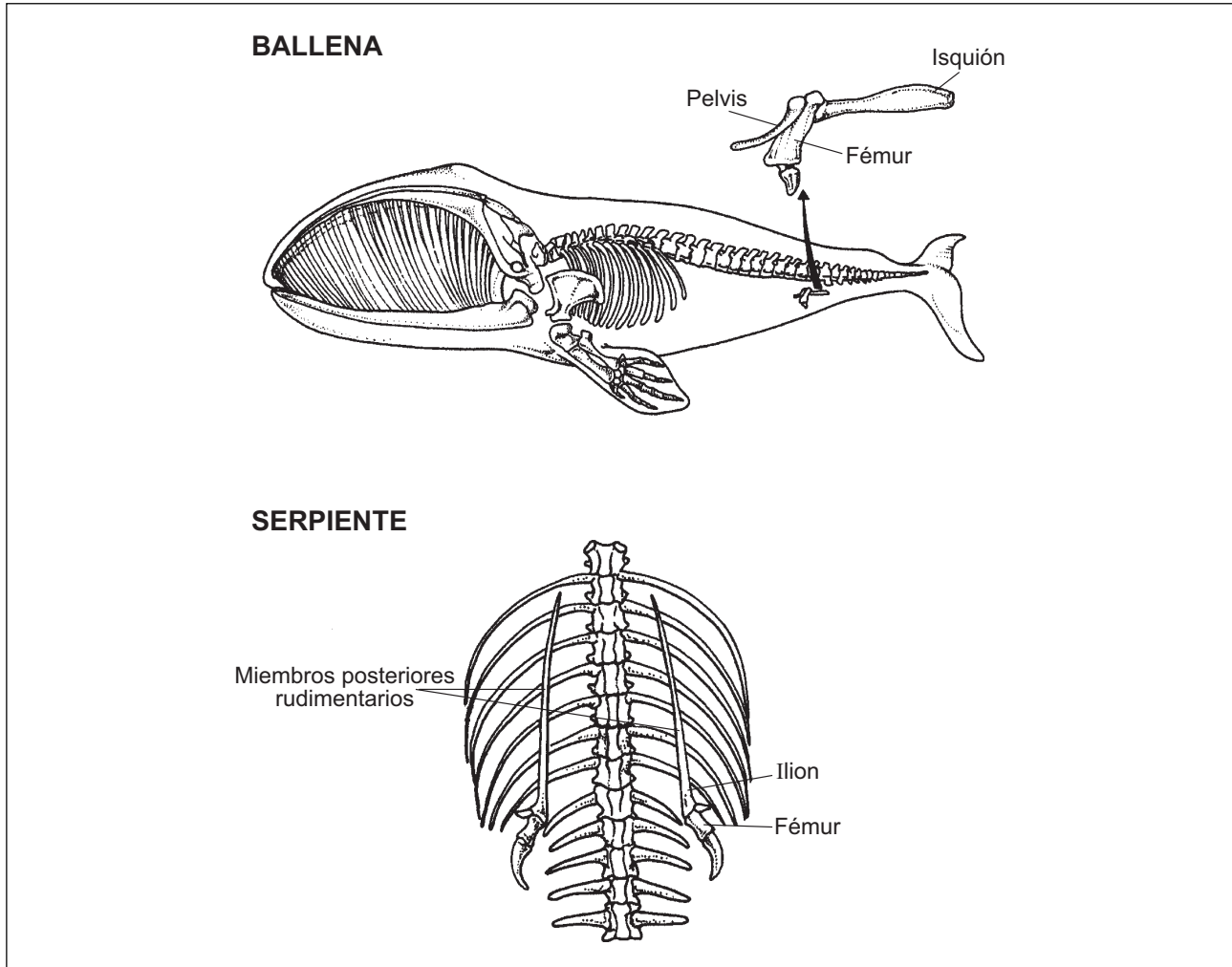


Figura 10. Las ballenas y las serpientes carecen de apéndices posteriores, sin embargo, en su esqueleto, presentan vestigios de huesos homólogos a los miembros posteriores de otros tetrápodos (modificado de Ridley 1993).

distal con el metatarso (tarso-metatarso), por lo que los huesos de las extremidades posteriores de un pájaro adulto no parecen corresponder con los de un cocodrilo.

El argumento de las homologías puede ser aún más persuasivo a la hora de demostrar que el compartir caracteres es una prueba de que los organismos tienen el mismo origen. Si no fuera de ese modo, y las especies hubieran sido creadas de forma independiente, ¿cómo podríamos explicar la existencia de órganos vestigiales, funcionalmente ineficaces, o la presencia de órganos que no produzcan ninguna ventaja al organismo que las porta?

Existen algunos miembros de tetrápodos que han perdido las extremidades. Son, por ejemplo, las ballenas modernas, que no poseen las extremidades posteriores, o las serpientes, que han perdido ambas. Sin embargo, si observamos la estructura ósea en ambos grupos de organismos, a la altura de la columna vertebral donde deberían situarse los miembros posteriores, encontramos un conjunto de huesos claramente homólogos con los de la pelvis de cualquier otro tetrápodo (Fig. 10). Son estructuras vestigiales (porque no se utilizan para que se articulen con ellos los miembros posteriores, que sería su función original) cuya retención sugiere que tanto ballenas como

serpientes han evolucionado de los tetrápodos en lugar de ser creados independientemente.

Algunas de estas homologías pueden ser además desventajosas (costosas) para el organismo que las porta. Los argumentos creacionistas, que defienden el origen independiente de las especies y una perfecta adaptación de los organismos a su ambiente, no pueden explicar la existencia de tales caracteres. Estas estructuras u órganos son consecuencia del efecto que ejerce el pasado evolutivo sobre los caracteres que observamos en las especies actuales y que se conoce como “lastre filogenético”. Se trata de caracteres heredados que pudieron ser adaptaciones en un determinado momento para las especies que los poseían pero que, a causa de que los cambios ambientales provocan nuevas presiones selectivas, pueden aparecer casos de maladaptaciones o imperfecciones en las especies actuales. Un ejemplo clásico de estas imperfecciones es el último molar en humanos, las llamadas muelas del juicio, que generalmente deben ser extraídas porque no existe suficiente espacio en las mandíbulas para un completo desarrollo de las mismas, pero que fueron funcionales en nuestros antepasados que poseían mandíbulas más grandes.

Homologías moleculares

A nivel molecular encontramos también evidencias de ascendencia común de valor inestimable. El ejemplo más conocido es el del código genético. Se trata de la relación entre los tripletes de las bases del ADN (Timina, Citosina, Adenina y Guanina) y los aminoácidos (20 diferentes) que codifican. Este código es universal para todos los seres vivos y puede ser confirmado, por ejemplo, aislando el ARN mitocondrial (ARNm) que sintetiza la hemoglobina de un conejo e inyectándosela a la bacteria *Escherichia coli*. Esta bacteria no produce hemoglobina de forma natural, pero cuando es inyectada con este ARNm fabrica hemoglobina de conejo. La maquinaria para descodificar el mensaje debe ser, por lo tanto, común para los conejos y *E. coli*; y si es común para ambos es razonable inferir que todos los seres vivos tengan el mismo código.

La explicación más extendida de por qué el código genético es universal se basa en que es un accidente histórico. En el mismo sentido que el lenguaje humano es arbitrario, el código genético lo es también. No hay ninguna razón para que a un mismo objeto se le nombre de distinta manera (con una particular secuencia de letras) en cada una de las lenguas humanas (hombre, homme, man, människa, uomo, por ejemplo). Así que, si encontramos a más de una persona utilizando la misma palabra para nombrar al mismo objeto, es porque la han aprendido de la misma fuente. Es decir, implica un ancestro común.

Por el mismo razonamiento, se piensa que el lenguaje usado en el código genético es arbitrario y que su elección fue un accidente. Pero una vez que se hubo desarrollado, se habría mantenido enérgicamente, ya que cualquier desviación del código podría ser letal (fallos en la lectura del código producen generalmente la muerte del embrión). El hecho de que sea universal se explica porque habría evolucionado muy pronto en la historia de la vida, y que una de esas primeras formas de vida fuera el ancestro común de todas las especies posteriores. La universalidad del código genético proporciona una evidencia importante de que todos los seres vivos comparten un único origen.

Sin embargo, el código genético no es la única homología molecular que podemos encontrar. Los mismos tipos de macromoléculas (ADN, ARN, histonas, citocromos, enzimas respiratorias, etc.) y rutas metabólicas básicas aparecen tanto en los metazoos como eucariotas más primitivos. Sin embargo, existe también una gran especificidad molecular a cualquier nivel taxonómico, lo que nos lleva a poder utilizar las homologías moleculares para inferir relaciones filogenéticas, o de parentesco, entre las especies. Además, dada la precisión de la información aportada por los datos moleculares, mucho mayor que la de los morfológicos, el análisis de los caracteres se simplifica notablemente. En el estudio de los aminoácidos de una proteína no podemos buscar si las similitudes entre dos especies son reales o superficiales (analogías), ya que no podemos diseccionar los aminoácidos y estudiar su desarrollo embrionario (como se hace en el estudio de las

homologías morfológicas). Una molécula de metionina es simplemente eso, metionina. Otro argumento a favor de los datos moleculares para inferir filogenias está en la gran cantidad de evidencias que proporcionan. El citocromo c, por ejemplo, tiene 104 aminoácidos, proporcionando 104 piezas de evidencia filogenética. Un típico estudio morfológico puede estar basado en alrededor de 20 caracteres, y en casos muy excepcionales se puede llegar a alrededor de 50 caracteres.

La anatomía, el desarrollo embrionario y la composición bioquímica de cada especie contiene innumerables caracteres que son similares entre especies, como el miembro pentadáctilo y el código genético, pero que no lo serían si las especies tuvieran orígenes independientes.

Pruebas de la actuación de la selección natural

Una de las fuentes de variación que a Darwin le llevó a pensar en cómo se producía la evolución de los organismos fue la observación y el estudio de las variedades de plantas y animales producidas por selección artificial, dedicando el primer capítulo de "The Origin of Species" a la variación en el estado doméstico, deteniéndose particularmente en el caso de las distintas razas de paloma doméstica (Darwin 1859).

Selección artificial y «creación» de especies

Todas las palomas domésticas descienden de la paloma bravía (*Columba livia*) pero, por las diferencias morfológicas externas e internas de muchas de las razas ornamentales, como consecuencia de la intensa selección que han sufrido por parte del hombre, podrían ser tomadas como especies bien definidas. Lo mismo ocurre con las razas caninas; las diferencias entre muchas de las razas del perro doméstico (*Canis domesticus*), como entre un chiguagua o un mastín de los pirineos, son mucho mayores que entre dos especies naturales reales, tales como el lobo (*Canis lupus*) y el chacal dorado (*Canis aureus*), o incluso entre dos géneros diferentes, tales como el chacal y el perro salvaje africano (*Lycaeon pictus*). Como ejemplo botánico podemos citar las distintas variedades de col (berza, lombarda, coles de Bruselas, col rizada, coliflor, etc.) que proceden todas ellas de la col silvestre (*Brassica marítima*).

Las manipulaciones de selección artificial consiguen rápidos cambios evolutivos al escoger una seleccionada minoría entre las variedades disponibles y permitir que sea ella únicamente la que forme la siguiente generación reproductora. Es a través de esta selección direccional y consciente como los humanos hemos ido produciendo las modernas variedades de plantas cultivadas y de ganado, o de animales de compañía. La selección artificial ha sido utilizada también para alterar el número de huevos puestos por una gallina, las propiedades de la carne del ganado vacuno, la producción de leche en las vacas, o de semillas en el maíz y el trigo, por ejemplo. Aunque actualmente el avance de la tecnología permite emplear muy

poco tiempo en generar nuevas variedades de organismos vivos, la mayoría de nuestros cultivos agrícolas y mascotas domésticas han sido generados a lo largo de muchos años (cientos de años en algunos casos) de selección artificial.

La mayoría de estas formas seleccionadas artificialmente pueden diferenciarse en forma tanto como las especies naturales, pero son capaces de reproducirse entre ellas; aunque existan algunas imposibilidades como, por ejemplo, las grandes diferencias de tamaño entre diferentes razas de perros. Sin embargo, mediante experimentos de selección artificial es también posible producir nuevas especies, sobre todo de plantas. El método más usado es el de producir híbridos poliploides (con el doble de cromosomas). Con el cruzamiento de dos especies distintas pero próximas filogenéticamente se pueden conseguir híbridos, aunque estériles. Si estos híbridos son tratados con un producto químico denominado colchicina, se produce poliploidía y pueden volverse fértiles. Estos híbridos sólo pueden cruzarse con otros híbridos, pero no con las especies parentales, por lo que se obtiene una nueva especie reproductiva. Este procedimiento es muy común en la actual producción de variedades agrícolas y hortícolas, sobre todo de jardín, como tulipanes, dalias y orquídeas (estas últimas ostentan el mayor número de especies creadas artificialmente).

Observaciones directas de evolución en poblaciones naturales

Con el conocimiento de que mediante mecanismos de selección artificial el hombre ha ido generando variedades de especies, Darwin argumentaba su teoría de la evolución por medio de la selección natural de la manera siguiente: “Viendo que indudablemente se han presentado variaciones útiles al hombre, ¿puede acaso dudarse de que de la misma manera aparezcan otras que sean útiles a los organismos mismos, en su grande y compleja batalla por la vida, en el transcurso de generaciones? Si esto ocurre, ¿podemos dudar [...] que los individuos que tienen ventaja, por ligera que sea, sobre otros tendrán más probabilidades de sobrevivir y reproducir su especie? Y al contrario, podemos estar seguros de que toda variación perjudicial, por poco que lo sea, será rigurosamente eliminada. Esta conservación de las diferencias favorables de los individuos y la destrucción de las que son perjudiciales es lo que yo he llamado selección natural” (Darwin 1859).

Darwin, en «The Origin of Species», no documentó sin embargo ningún caso de selección natural en acción y asumía que la evolución por medio de este proceso procedería tan lentamente que no podríamos observar los cambios: “la selección natural está cada día y cada hora, en todo el mundo, examinando minuciosamente las más leves variaciones; [pero] no vemos nada de esos lentos cambios en progreso, hasta que la mano del tiempo ha marcado el lapso de los años” (Darwin 1859).

Actualmente conocemos bastantes ejemplos en poblaciones naturales de cambios evolutivos rápidos. Concretamente, en 1986, John A. Endler recogió en su clásico libro «Natural Selection in the Wild» un listado de más de

Tabla 1

Distribución de estudios demostrando selección natural (modificada de Endler 1986) especificando por separado número de especies y número de caracteres involucrados

	Número de especies	
	Animales	Plantas
Caracteres morfológicos	71	14
Caracteres fisiológicos	9	18
Caracteres bioquímicos	10	2
Dos o más caracteres	9	8
Total	99	42

	Número de caracteres	
	Animales	Plantas
Caracteres morfológicos	144	55
Caracteres fisiológicos	20	36
Caracteres bioquímicos	43	16
Total	207	107

cien especies en las que se ha demostrado directamente la selección natural en estudios de campo. Estas demostraciones se han realizado en una gran diversidad de taxones de animales y plantas. De ellos, hay más estudios en taxones animales que en plantas (Tabla 1), pero probablemente sea un artefacto producido por el hecho de que, hasta el momento, los estudios de selección natural hayan sido realizados principalmente por zoólogos. Si clasificamos los caracteres estudiados en dichas especies en morfológicos, fisiológicos y bioquímicos las demostraciones de selección natural son más comunes en los morfológicos (incluyendo entre ellos el comportamiento), seguidos por los fisiológicos (resistencia a patógenos, parásitos o herbívoros; parámetros de estrategias vitales; tolerancia a metales pesados; alcaloides; cianogénesis) y, los menos comunes, los rasgos bioquímicos (aloenzimas y otros caracteres electroforéticos) (Tabla 1).

A continuación desarrollaré algunas pruebas directas de la evolución en poblaciones naturales ordenando los estudios según si los caracteres modificados por la acción de la selección natural son morfológicos, comportamentales o fisiológicos.

Cambios en caracteres morfológicos

Endler (1986) señala cuatro posibles razones para la relativa abundancia de la medida de caracteres morfológicos sobre los de otro tipo en los estudios realizados para probar la acción de la selección natural: (1) Los caracteres morfológicos están frecuentemente más sujetos a la selección natural que los fisiológicos o bioquímicos. (2) Los rasgos morfológicos, al no estar tan directamente relacionados con procesos fisiológicos del organismo, son más variables, haciendo más detectable la selección natural, y sus resultados son más obvios que en el caso de los otros tipos de caracteres. (3) La función de los rasgos bioquímicos y fisiológicos es más desconocida, por lo que es



Figura 11. Formas *typica* (arriba) y *carbonaria* (abajo) de la polilla *Biston betularia*. Fotografía cedida por Dr. Bruce S. Grant.

más difícil saber el porqué y el cómo podrían seleccionarse. Y (4), sencillamente, los rasgos morfológicos son examinados más a menudo que los bioquímicos para probar predicciones de la selección natural.

Las actividades humanas se han convertido en los tiempos actuales en un estímulo importante para la selección natural en muchas especies. Uno de los ejemplos más citados en la bibliografía de evolución en acción es el caso del melanismo industrial en los lepidópteros, y más concretamente el caso de *Biston betularia*, la geometra del abedul. La forma *typica* de esta especie (fondo blanco con jaspeado en negro) era la forma común en los bosques caducifolios a principios del s. XIX y su coloración le permitía camuflarse con los líquenes de las cortezas de los abedules (Fig. 11). Con la revolución industrial en Inglaterra, la forma negra de *B. betularia* aumentó su frecuencia (hasta un 90% alrededor de 1960) debido a que estaba mejor camuflada en las cortezas de los árboles, que ahora estaban ennegrecidas y habían perdido la cubierta de líquenes. Hasta 1848, que se detectó por primera vez la forma *carbonaria* de esta especie (Fig. 11), las mariposas con mutación melánica asociada a los efectos de la contaminación industrial estaban prácticamente ausentes de las colecciones entomológicas y citas bibliográficas.

Aunque la aparición y mantenimiento del melanismo industrial en *B. betularia* es más complejo de lo que usualmente se cita en la bibliografía (ver revisión en Majerus, 1999), las razones para que el caso de esta polilla sea el ejemplo clásico de actuación de la selección natural son fáciles de comprender: (1) Se trata de un proceso que tuvo lugar de forma relativamente rápida y fue fácilmente observable; en tan sólo 50 años los cambios en algunas poblaciones hacia la forma melánica de *B. betularia* como

variedad dominante fueron notables. (2) El cambio además estuvo asociado a un fenómeno ambiental comprensible, la contaminación atmosférica, que cubrió de hollín las cortezas de los árboles. Y (3) el agente de selección era simple y fácil de comprender; las aves depredaban diferencialmente sobre las formas no miméticas (la forma *typica* en este caso), que consecuentemente dejaron menos descendencia, disminuyendo su frecuencia en la población en las sucesivas generaciones. Este hecho de selección direccional (ver Capítulo 7) fue demostrado en los años 50 por H.B.D. Kettlewell (1956) en su estudio de bosques de áreas contaminadas y no contaminadas.

La selección en una dirección puede, a veces, ser seguida por la selección en la dirección contraria, como se puede comprobar con el mismo ejemplo de esta polilla. Actualmente la frecuencia de la forma melánica de *B. betularia* ha disminuido a menos del 20% con el descenso de la contaminación en Inglaterra como consecuencia de las leyes de mejora de la calidad ambiental, y se conocen casos en el continente americano de cambios evolutivos similares en diferentes subespecies de *B. betularia* ligados, como en el caso de Inglaterra y otros países europeos, a la aparición de formas melánicas tras los cambios ambientales producidos por la contaminación industrial (Grant et al. 1996, 1998).

Los pinzones de Darwin, que se hicieron famosos tras las observaciones de Darwin en las Islas Galápagos referentes al tamaño y forma de sus picos y la relación con la selección de alimento, han seguido siendo objeto de estudio durante años gracias a que son organismos muy adecuados para investigación. Los rasgos morfológicos de sus picos son muy heredables y viven en un ambiente con un clima muy cambiante. Durante muchos años, Peter

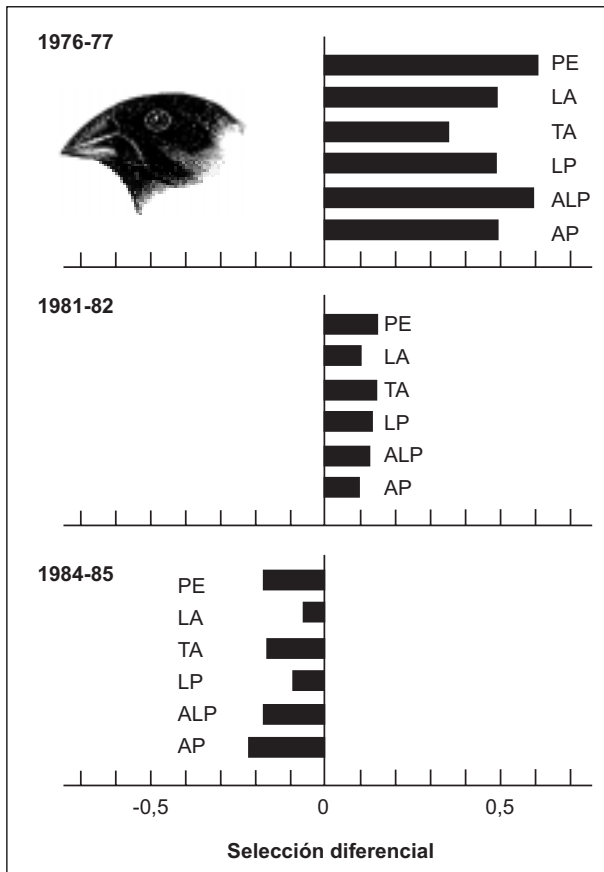


Figura 12. Selección diferencial en varios caracteres de individuos adultos del pinzón de Darwin *Geospiza fortis* durante varios años de sequía y bajo suministro de alimento, años 1976-77 y 1981-82, y durante los años 1984-85, tras la acción de El Niño en 1982-83. Los rasgos medidos son: PE, peso; LA, longitud del ala; TA, longitud del tarso; LP, longitud del pico; ALP, altura del pico; AP, anchura del pico (basado en Gibbs y Grant 1987).

Grant y sus colaboradores de la Universidad de Princeton, estudiaron uno de los pinzones de Darwin, *Geospiza fortis*, en la isla de Daphne Major del archipiélago de las Islas Galápagos. Con sus trabajos demostraron, además de la actuación de la selección natural, que la selección fluctúa en dirección e intensidad en diferentes años, favoreciendo diferentes morfologías como consecuencia de que la climatología provoca cambios en la composición del alimento disponible (Gibbs y Grant 1987). Los individuos de *G. fortis* varían en el tamaño del pico, y esa variación es heredable. Los individuos pequeños, con picos pequeños, prefieren semillas pequeñas, y los individuos grandes, con picos grandes, prefieren semillas grandes.

Tras un período de extrema sequía, algunas plantas se vieron afectadas más que otras, y se produjo una mortalidad diferencial en los pinzones. Este hecho demostraba el principio de selección natural de Darwin pues los individuos con picos pequeños sufrían la mayor mortalidad como consecuencia de que las semillas pequeñas y blandas eran muy escasas, siendo más abundantes las semillas grandes y duras; esto favorecía a los pinzones de mayor tamaño, ya que sólo aquellos pájaros con picos grandes

podían romperlas y abrirlas. El resultado fue una mayor proporción de pinzones de picos grandes en la población reproductora, que dejaron un mayor número de descendientes que heredaron sus caracteres en la siguiente generación (Fig. 12).

Sin embargo, algunos años después, tras un período de intensas lluvias caídas en la isla de Daphne Major como consecuencia del fenómeno climatológico conocido como El Niño, encontraron resultados en la dirección opuesta a la que habían encontrado en las condiciones de sequía y baja cantidad de alimento (Fig. 12). En los años siguientes a condiciones de elevada humedad, los adultos de pequeño tamaño se veían favorecidos, posiblemente porque la provisión de alimento estaba dominada por semillas pequeñas y blandas. A pesar de la gran producción inicial de semillas, la mortalidad de los pinzones fue elevada y estuvo negativamente correlacionada con el tamaño, posiblemente porque los individuos grandes tuvieron dificultad en encontrar suficientes semillas grandes.

Cambios en el comportamiento

La curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) es un ave paseriforme que cría en Europa y migra de noche hacia África, en invierno, utilizando la posición de las estrellas como guía. Desde hace unos 30 años, coincidiendo con inviernos más cálidos, se venía observando que cada vez más currucas capirotadas pasaban el invierno en las Islas Británicas. Al principio se pensó que eran individuos británicos que, en lugar de migrar, preferían permanecer en su lugar de nacimiento. Sin embargo, las capturas de pájaros anillados mostraron que las aves procedían de Europa central, que habían elegido otra ruta migratoria en otoño. Peter Berthold, del Max-Planck Institute en Radolfzell (Alemania), demostró que se trataba de un reciente cambio evolutivo en el comportamiento migratorio de esta especie (Berthold 1995). Berthold estudió la dirección de migración de las currucas en el laboratorio, donde mantenía a las aves en jaulas con un cielo estrellado. Las currucas enjauladas revoloteaban contra uno de los lados de la jaula, durante el período de migración, indicando la dirección que deseaban seguir. Los pollos de padres que migraban en dirección noreste (hacia Inglaterra) heredaron la preferencia por la nueva dirección de migración, por lo que la dirección de migración está controlada genéticamente (Berthold 1995). Se podría decir, además, que este reciente cambio evolutivo en el comportamiento de la curruca probablemente se haya visto favorecido por el calentamiento global del planeta.

Cambios en caracteres fisiológicos

La acción de la selección a causa de la actividad humana es en algunos casos intencionada (como hemos visto al hablar de la selección artificial) pero en otros se actúa de manera inconsciente. Ya vimos el caso del melanismo industrial, que podría considerarse un caso de selección accidental y veremos seguidamente otros dos casos que se clasifican de selección no intencionada, ade-

más de indeseable, por las frustraciones y efectos negativos, tanto sociales como económicos, que se llegan a producir. Son los casos de las resistencias de los organismos a antibióticos y pesticidas.

Los antibióticos son “armas de guerra química” que han evolucionado en los hongos y en las bacterias para protegerlos de los agentes patógenos y de los competidores. El avance médico más importante del siglo XX fue quizás el descubrimiento de que estas toxinas producidas por los hongos podían matar a las bacterias que causan muchas de las enfermedades humanas. Actualmente se conoce una amplia variedad de productos fúngicos y bacterianos que son inocuos para la mayoría de las personas, pero que pueden destruir a las bacterias que causan muchas infecciones.

Sin embargo, hoy en día muchas bacterias peligrosas son más difíciles de controlar con los antibióticos que hace diez o veinte años. Dichas bacterias han desarrollado defensas contra los antibióticos. *Staphylococcus aureus* causa peligrosas infecciones en humanos y es la causa más común de la infección de las heridas. En 1941 todos los estafilococos eran vulnerables a la penicilina, que inhibe la síntesis de la pared celular, pero tres años más tarde algunas cepas ya habían evolucionado por selección direccional, produciendo enzimas que podían descomponerla. Actualmente, el 95% de las cepas de *S. aureus* y otros estafilococos son resistentes a la penicilina y otros antibióticos de estructura similar. Una mutación en un gen cromosómico cambió la estructura de un elemento de la pared celular bacteriana por lo que estos antibióticos ya no les afectan. Los intentos con otros fármacos han provocado efectos similares como resultado de nuevas mutaciones (ver Nesse y Williams 2000 y Capítulo 22).

Muchos insectos transmiten graves enfermedades a los humanos y al ganado o son plagas en los cultivos agrícolas por lo que se sintetizaron unas sustancias químicas conocidas como insecticidas (o pesticidas) para eliminarlos. Estos productos, antes de la intervención humana, nunca estuvieron presentes en los ambientes naturales. Sin embargo, la utilización de estas sustancias selecciona a los individuos con algún tipo de resistencia a los insecticidas y, en relativamente pocas generaciones, los individuos resistentes se extienden en la población, haciendo ineficaces estos tratamientos. La evolución de la resistencia a pesticidas es, pues, otro ejemplo de evolución por

selección natural en insectos. El más claro es el de la resistencia al DDT utilizado para combatir la malaria, enfermedad causada por un protozoo parásito sanguíneo que se transmite a los humanos mediante la picadura de mosquitos. Las zonas con epidemias de malaria eran tratadas con DDT, que es un veneno letal pues afecta al sistema nervioso de los insectos. Cuando se usaba en un área por primera vez, el DDT era efectivo durante varios años (unos 10 años). Sin embargo, a partir de entonces, comenzaban a aparecer mosquitos resistentes y cada vez con más frecuencia, tras nuevos tratamientos con el insecticida (después de algunos meses en lugar de años). El que el DDT haya llegado a ser ineficaz tan rápidamente es debido a que, cuando se usa, se crea una gran fuerza de selección direccional a favor de los mosquitos resistentes al DDT.

Los insectos pueden desarrollar resistencias mediante diferentes mecanismos. Algunos son de tipo comportamental, como la aparición de una elevada sensibilidad al insecticida o el evitar los hábitats tratados. Otros mecanismos llevan a la producción de enzimas detoxificadoras, a la disminución de la sensibilidad de la zona afectada por el insecticida o a impedir la penetración cuticular (Taylor 1986). A menudo la resistencia es controlada por un único alelo “resistente”, como en el caso del mosquito *Culex quinquefasciatus* al permetrin, o las moscas domésticas al DDT. En otros casos la resistencia no es debida a una mutación puntual sino a una amplificación genética. Este es el caso de *Culex pipiens* que, en condiciones experimentales, desarrolló resistencia a un insecticida organofosforado debido a que algunos individuos desarrollaron un gran número de copias de un gen para una enzima con acción detoxificadora.

Agradecimientos

A Manuel Soler, por su invitación a participar en este libro. A Juan J. Soler y José L. Tellería, por sus valiosas y constructivas críticas que mejoraron el texto. A Blackwell Science Ltd y Cambridge University Press por permitir la reproducción de las figuras obtenidas a partir de material editado por dichas editoriales. Al Catedrático de biología Dr. Bruce S. Grant, por la cesión desinteresada del material fotográfico reproducido en este capítulo. A Beatriz Rodríguez-Huesca, por su inestimable ayuda al ofrecerse a dibujar algunas de las figuras de este capítulo.

Bibliografía

BELL, M.A., BAUMGARTNER, J.V. y E.C. OLSON. 1985. Patterns of temporal change in single morphological characters of a Miocene stickleback fish. *Paleobiology*, 11: 258-271.

BERTHOLD, P. 1995. Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*. *Bird Study*, 42: 89-100.

CARROLL, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman, New York.

CONWAY MORRIS, S. 1989. Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion. *Science*, 249: 339-346.

CONWAY MORRIS, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, 361: 219-225.

DARWIN, C. 1859. *On the origin of species*. A facsimile of the First edition, 1964. Harvard University Press, Cambridge.

DARWIN, C. 1983. *El origen de las especies* (versión abreviada e introducción de R. E. Leakey). Ediciones del Serbal, Barcelona.

DE BEER, G. 1959. Some unpublished letters of Charles Darwin. *Notes and Records of the Royal Society of London*, vol. 14.

DOBZHANSKY, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.

ENDLER, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton.

FEDUCCIA, A y TORDOFF, H.B. 1979. *Feathers of Archaeopteryx*:

- asymmetric vanes indicate aerodynamic function. *Science*, 134: 1021-1022.
- FIELD, K.G., OLSEN, G.J., LANE, D.J., GIOVANNONI, S.J., GHISELIN, M.T., RAFF, E.C., PACE, N.R. y RAFF, R.A. 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239: 748-753.
- FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary biology*, 3ª ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- GIBBS, H.L. y GRANT, P.R. 1987. Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature*, 327: 511-513.
- GIVNISH, T.J., SYTSMA, K.J., SMITH, J.F. y HAHN, W.J. 1995. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic speciation in *Cyanea* (Campanulaceae, Lobelioideae). En W.T. Wagner y V.A. Funk (eds): *Hawaiian biogeography*. Pp. 288-337. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GRANT, B.S., OWEN, D.F. y CLARKE, C.A. 1996. Parallel rise and fall of melanic peppered moths in America and Britain. *J. Hered.*, 87: 351-357.
- GRANT, B.S., COOK, A.D., CLARKE, C.A. y OWEN, D.F. 1998. Geographic and temporal variation in the incidence of melanism in peppered moth populations in America and Britain. *J. Hered.*, 89: 465-471.
- HICKMAN, C.P., ROBERTS, L.S. y LARSON, A. 1997. *Zoología. Principios integrales*, 9ª ed. McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- JAMESON, E.W. 1981. *Patterns of Vertebrate Biology*. Springer-Verlag, New York.
- KELLOGG, D.E. y HAYS, J.D. 1975. Microevolutionary patterns in Late Cenozoic Radiolaria. *Paleobiology*, 1: 150-160.
- KETTLEWELL, H.B.D. 1997. A résumé of investigations on the evolution of melanism in the Lepidoptera. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 145: 297-303.
- MAJERUS, M.E.N. 1999. Evolución y mantenimiento del melanismo industrial en los Lepidoptera. En A. Melic, J.J. De Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.): *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Pp: 637-649. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- MALMGREN, B.A., BERGGREN, W.A. y LOHMANN, G.P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neocene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic Foraminifera. *Paleobiology*, 9: 377-389.
- NESSE, R.M. y WILLIAMS, G.C. 2000. *¿Por qué enfermamos?* Grijalbo, Barcelona.
- OSTROM, J.H. 1979. Bird flight: how did it begin? *American Scientist*, 67: 46-56.
- PADIAN, K. y CHIAPPE, L.M. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biol. Rev.*, 73(1): 1-42.
- POUGH, F.H., HEISER, J.B. y MCFARLAND, W.N. 1996. *Vertebrate life*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.
- PRUM, R.O. 1999. Developmental and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.*, 285(4): 291-306.
- RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge.
- ROMER, A.S. 1978. *La evolución animal*. Tomo II. Ediciones Destino, Barcelona.
- SATO, A., TICHY, H., O'HUIGIN, C., GRANT, P.R., GRANT, B.R. y KLEIN, J. 2001. On the origin of Darwin's finches. *Mol. Biol. Evol.*, 18(3): 299-311.
- SCHULTZE, H.-P. 1999. The fossil record of the intertidal zone. En M.H. Horn et al. (eds): *Intertidal fishes: Life in two worlds*. Pp. 373-392. Academic Press.
- SIMPSON, G.G. 1951. *Horses*. Oxford University Press, Oxford.
- TAYLOR, C.E. 1986. Genetics and evolution of resistance to insecticides. *Biol. J. Linn. Soc.*, 27: 103-112.
- YOUNG, D. 1992. *The discovery of evolution*. Natural History Museum Publications, London y Cambridge University Press, Cambridge.
- WANG, D.Y.C., KUMAR, S. y HEDGES, S.B. 1999. Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 266: 163-171.
- WRAY, G.A., Levinton, J.S. y Shapiro, L.H. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among Metazoan phyla. *Science*, 274: 568-573.

Lecturas recomendadas

- (1) DARWIN, C. 1998. *El origen de las especies*. Espasa-Calpe, Madrid. (Traducción del libro original publicado en 1859). Obra de referencia obligada sobre evidencias de evolución. En concreto, Darwin dedicó los capítulos 10 al 13 para exponer importantes argumentos (paleontológicos, biogeográficos, morfológicos y embriológicos) a favor de su teoría evolutiva.
- (2) FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary biology*, 3ª ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. Libro sobre biología evolutiva muy completo, y denso en cuanto información. Describe con gran detalle los numerosos ejemplos que utiliza para ilustrar los diferentes temas tratados. Es de destacar el capítulo dedicado al registro fósil en el que se exponen numerosas pruebas de los cambios evolutivos sufridos por los organismos a lo largo del tiempo y que pueden ponerse de manifiesto a través del estudio paleontológico. En el capítulo 5 desglosa varios tipos de argumentos, surgidos del estudio sistemático de los organismos, en contra de la creación independiente. Cada uno de ellos son tratados en mayor extensión en otros capítulos.
- (3) RIDLEY, M. 1996. *Evolution*, 2ª ed. Blackwell Science, Cambridge. Se trata de un libro de texto de fácil comprensión que repasa todos los temas evolutivos, muy útil para estudiantes universitarios. En la primera parte del libro se dedica un capítulo completo a exponer algunos ejemplos, más o menos conocidos, de la existencia de evolución.