

***EL ALCANCE DEL
DARWINISMO. A LOS 150
AÑOS DE LA
PUBLICACIÓN DE
"EL ORIGEN DE LAS
ESPECIES".***

CARLOS LÓPEZ-FANJUL

Coordinador

ÍNDICE

CAPÍTULOS	PÁGS.
<i>Introducción</i>	3-11
<i>La evolución del darwinismo</i>	12-35
<i>Fósiles, cultura e historia de la vida</i>	36-86
<i>Transiciones evolutivas</i>	87-107
<i>Registro fósil de la evolución humana</i>	108-130
<i>Genética evolutiva de las poblaciones humanas</i>	131-158
<i>Darwinismo y cultura: la transmisión cultural en las sociedades humanas</i>	159-182
<i>Evolución aplicada: la utilidad del darwinismo</i>	183-207
<i>El darwin indigesto. Repercusiones políticas, sociales y religiosas del darwinismo</i>	208-231



INTRODUCCION

Carlos López-Fanjul

El origen de las especies, de cuya primera publicación conmemoramos el sesquicentenario, sigue siendo hoy el texto de mayor trascendencia en el desarrollo de la biología. Es más, a diferencia de lo que ocurre en otras ramas de la ciencia, donde las referencias al pasado son poco más que un producto de la erudición historiográfica, muy distintos aspectos del pensamiento original de Darwin aun son objeto de investigación en la actualidad.

Una idea genial surge en un momento de inspiración preciso, aunque sea fruto de prolongadas meditaciones que pudieran, incluso, estar inicialmente orientadas a la satisfacción de otros propósitos. Pero, si se ha de persuadir a otros de la validez de una propuesta novedosa, ésta debe acompañarse tanto de una abundante recolección de datos como de una valoración de los apoyos que éstos proporcionan a la hipótesis. Como el propio Darwin insistía “toda observación debe estar a favor o en contra de una opinión si es que ha de servir de algo”¹. En este orden de cosas, Darwin apuntó en su *Autobiografía* que la luz se hizo a finales del año 1838: “por fin dispuse de una teoría que me permitía trabajar”². Sin embargo, el periodo dedicado al acopio de pruebas se prolongó durante los veinte años siguientes, como documentan sus propios manuscritos: en primer lugar los ocho *Cuadernos (Notebooks)* escritos entre 1837 y 1839, de los que derivó el *Borrador (Sketch)* de 1842 y, de este, el *Ensayo (Essay)* de 1844³. Este material estaba destinado a ser utilizado como base de una gran obra, concebida inicialmente para ser publicada en tres volúmenes con el título de *Natural Selection*, cuya redacción comenzó en 1856 pero que nunca se dio a la imprenta como tal. En plena operación llegó la famosa carta de Alfred Russel Wallace, pergeñada en un par de tardes durante un acceso de malaria sufrido en Ternate (Molucas), donde se exponía una teoría de la que Darwin sólo pudo decir: “Jamás he visto una coincidencia más sorprendente. ¡Si Wallace hubiera tenido en sus manos el borrador que escribí

¹ Darwin Correspondence Project (<http://www.darwinproject.ac.uk/>). Carta nº 3257 de Darwin a Henry Fawcett (18-IX-1861).

² *The Autobiography of Charles Darwin* (edición de N. Barlow), Londres, 1958, p. 120. Traducción española por J. L. Gil: C. Darwin, *Autobiografía*, Pamplona, 2009. The Complete Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/contents.html#publishedms>).

³ *Charles Darwin's notebooks. 1836-1844* (edición de P. H. Barrett, P. J. Gautrey, S. Herbert, D. Kohn y S. Smith), Ithaca (EE. UU.), 1987. Darwin Digital Library of Evolution (<http://darwinlibrary.amnh.org>) y The Complete Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/contents.html#publishedms>). Traducción española del *Borrador* y el *Ensayo* en *La teoría de la evolución de las especies*, Barcelona, 2006 (edición de F. Pardos y traducción de J. L. Riera).

en 1842 no hubiera podido hacer un resumen mejor!”⁴. La recepción de la misiva (18 de Junio de 1858) provocó, tras las pertinentes consultas con C. Lyell y J. D. Hooker, la lectura de una comunicación en la sesión de la *Linnaean Society* celebrada el 1 de Julio del mismo año, que contenía el escrito remitido por Wallace junto con un extracto del *Ensayo* de Darwin de 1844, incluido con el fin de establecer la prioridad de su autor en el descubrimiento⁵. Inmediatamente, Darwin confeccionó un resumen del material recogido para la composición de su gran tratado, publicándolo en 1859 con el título de *On the Origin of species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*⁶. Más tarde, hizo uso de la información recopilada previamente en otros dos libros: *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868) y *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1871)⁷.

El Origen es una obra donde se recoge información de todo tipo en apoyo de una interpretación integradora de la diversidad del fenómeno biológico y sus causas, que concibe a la vida con un único origen, sometida posteriormente a transformación temporal y diversificación espacial por la acción de un solo mecanismo –la selección natural- que, en su formulación actual, conduce directamente a la mayor viabilidad y éxito reproductivo de las poblaciones e, indirectamente, a una adaptación, por fuerza incompleta y transitoria, de dichas poblaciones a las particulares y cambiantes condiciones del medio en que cada una de ellas vive.

La primera proposición -la relativa al “árbol de la vida”- no carecía de antecedentes que bullían, sin llegar a trabarse, en el pensamiento científico del

⁴ Darwin Correspondence Project (<http://www.darwinproject.ac.uk/>). Carta nº 2285 de Darwin a Charles Lyell (18-VI-1858). El precedente inmediato de la teoría expuesta por Wallace en su carta se encuentra en Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. *Annals and Magazine of Natural History* 16(93): 184-196.

⁵ Comunicación reproducida en *The Linnean special issue “Survival of the fittest”*, 9(2008): 3-16 (<http://www.linnean.org/index.php?id=378>). Traducción española en *La teoría de la evolución de las especies*, cit. *supra* nota 3.

⁶ Reproducción de un ejemplar de la 1ª edición en The Complete Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/contents.html#publishedms>). Traducción española de la 6ª edición por A. de Zulueta (1921): *El origen de las especies*, Madrid, 2008 (<http://www.cervantesvirtual.com/servlet/SirveObras/13559620212026495222202/index.htm>).

⁷ Traducciones españolas: *La variación de los animales y las plantas bajo domesticación*, Madrid, 2008 (por A. García González) y *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*, Madrid, 1982 (por F. Córdón). Reproducción de un ejemplar de la 1ª edición inglesa en The Complete Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/contents.html#publishedms>).

momento; en particular, la noción lamarckiana de cambio evolutivo temporal⁸. Al fin y al cabo, el registro fósil ya proporcionaba por entonces pruebas incontrovertibles de la realidad del proceso de diferenciación espacio-temporal en el pasado, y, por otra parte, el que fuera posible clasificar jerárquicamente las especies por su parecido morfológico, proclamaba la realidad de las conexiones hereditarias subyacentes. Por estas razones, la ponderada exposición de los hechos plasmada en *El Origen* actuó como detonante y, pocos años después de su aparición, cualquier científico medianamente informado se proclamaba, como se decía entonces, “transformista”. Los conocimientos alcanzados un siglo más tarde mediante la utilización de procedimientos genéticos moleculares –la identificación del material hereditario común a todos los seres vivos, la universalidad del código genético, y la estrecha coincidencia entre la clasificación taxonómica y la filogenia molecular– no harían sino corroborar, ahora con la máxima precisión, el acierto de la visión darwinista.

No obstante, el mecanismo de selección natural, que su proponente calificó reiteradamente en sus escritos como “mi teoría”, estaba formulado en términos poco precisos, en buena medida metafóricos, debido a la carencia de una teoría satisfactoria de la herencia. Plenamente consciente de esta deficiencia, Darwin avanzó una hipótesis hereditaria –Pangénesis– en *The Variation of Animals and Plants under Domestication* que, a diferencia de la minuciosidad y profundidad que caracterizan al resto de sus trabajos, parece compuesta apresuradamente, como para salir del paso, y su inconsistencia fue puesta de manifiesto por su primo Francis Galton pocos meses después de su publicación⁹. Sin embargo, en un momento en que la base de la actual genética sólo era apreciada por su primer descubridor¹⁰, la obra en cuestión documentaba exhaustivamente la variación hereditaria que presentan los

⁸ Lamarck, J. B. de (1809). *Philosophie zoologique*. Facsímil de la traducción española por J. González Llana (ca. 1911): *Filosofía zoológica*, Barcelona, 1986. Reproducción de un ejemplar de la edición original en http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lamarck_-_Philosophie_zoologique_tome_1.djvu y http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lamarck_-_Philosophie_zoologique_tome_2.djvu.

⁹ Galton, F. 1871. Pangenesis. *Nature* 4:5-6 (<http://galton.org/>).

¹⁰ Mendel, G. 1866. Versuche über pflanzen-hybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 4:3-47. Traducción española por A. Burkart (1934): *Experimentos sobre híbridos en las plantas*, Oviedo, 2008 (http://www.ucm.es/info/antilia/asignatura/practicas/trabajos_ciencia/mendel.htm). Versión inglesa (<http://www.mendelweb.org/Mendel.html>).

caracteres morfológicos en las plantas cultivadas y los animales domésticos, utilizada de antiguo por los mejoradores mediante selección artificial. Dicha variación es condición necesaria para que la selección natural pueda actuar, y, aun hoy, la forma más convincente de demostrar su existencia con respecto a un determinado carácter sigue siendo la obtención de respuesta a la presión selectiva artificial. Otra cosa, muy distinta, es el pretendido paralelismo entre las fuerzas de selección natural y artificial que no pasa de ser una analogía superficial. En el primer caso, los individuos sólo son sujetos pasivos en la búsqueda, sin garantías de éxito, de la mejor solución posible al problema planteado por el continuo cambio del medio; mientras que, en el segundo, el objetivo perseguido activamente por el seleccionador es la obtención de un cambio de la media del carácter en el sentido que convenga a sus intereses económicos y esto, irremediabilmente, resulta en un antagonismo entre ambos agentes. En definitiva, la contribución más original de Darwin – la evolución por selección natural- fue inicialmente desdeñada o, a lo más, mencionada como una más de las posibles explicaciones del fenómeno evolutivo, hasta que la modelización matemática del cambio microevolutivo, basada en los conocimientos de la genética mendeliana, sirvió de aglutinante de las distintas ramas de la biología en la posterior elaboración de la síntesis neodarwinista durante la década 1940-50. Esta puesta a punto, con las modificaciones de rigor, continúa siendo el paradigma vigente.

Se ha dicho repetidas veces que *El Origen* trata el proceso de especiación de una manera vaga e, incluso, contradictoria. De hecho, Darwin comenzó favoreciendo el modelo que hoy denominamos alopátrida, en el que la especiación es, esencialmente, un subproducto impredecible del cambio genético ocurrido en una población como consecuencia de su aislamiento geográfico, y por tanto reproductivo, con respecto a las restantes de su misma especie. Posteriormente, se inclinó por otro modelo –el simpátrida- quizás porque este requiere de la intervención directa de la selección natural –el mecanismo darwinista por excelencia- y no precisa de una separación geográfica estricta que entonces sólo se atribuía a casos extremos como son, por ejemplo, las islas. No obstante, el funcionamiento de ambos modelos, que representan los dos extremos de una amplia gama de situaciones, ha sido

convincientemente documentado en la práctica, aunque el alopátrida se considera más general simplemente por ser el menos exigente.

Es evidente que al aceptar una ascendencia común de todos los seres vivos se estaba incluyendo entre ellos al hombre. Las implicaciones eran tales que no sorprende que *El Origen* pasara de puntillas sobre este particular, hasta el punto de dedicarle una sola frase en su antepenúltima página: “Se esclarecerá en gran medida el origen del hombre y su historia”; aunque, años más tarde, su autor desarrolló extensamente el tema en *The Descent of Man*. Es sorprendente que ninguna de las ideas de Darwin provocara una adhesión tan fervorosa como la del origen único y posterior evolución de la vida y, al mismo tiempo, se rechazaran apasionadamente sus consecuencias para la humanidad, entre otros por el propio Wallace. De hecho, la primera referencia española al darwinismo se encuentra en el discurso de apertura del curso 1859-60 en la universidad de Santiago de Compostela, cuyo final es suficientemente elocuente: “superfluo es [...], el amontonar pruebas para combatir esa doctrina, cuando el sentido común la rechaza con universal consentimiento: basta, a mi juicio, el indicar que, según ella el hombre [...], procederá de ese ser, perfecto sí, con relación a las formas que le ha señalado el Creador, pero grosero, miserable y abyecto con relación a nuestra especie, al cual conocemos con el nombre de orangután, y que no es otra cosa que un mono”¹¹. Por su mayor interés para el gran público, la primera traducción de *The Descent of Man* al castellano (1876) precedió en un año a la de *El Origen* (1877)¹².

El texto de la presente obra se divide en dos bloques, el primero dedicado a la teoría evolutiva y el segundo a la evolución humana, donde se exponen las líneas más generales del conocimiento actual. El primer bloque comienza con un análisis del impacto científico de la publicación de *El origen de las especies* situándolo en su contexto histórico, para examinar a continuación el contenido y alcance de la actual formulación neodarwinista, que se refiere esencialmente al estudio de los procesos microevolutivos, esto es, del cambio genético espacio-temporal de las poblaciones y del proceso de especiación, examinados

¹¹ Reproducido en Núñez, D. *El darwinismo en España*, Madrid, 1969, págs. 87-90.

¹² *El origen del hombre. La selección natural y la sexual*, Barcelona, 1876 (trad. de J. M. Bartrina). *El origen de las especies por medio de la selección natural*, Madrid, 1877 (trad. de E. Godínez).

ambos a la luz de los datos obtenidos en organismos actualmente vivos (Carlos López-Fanjul: *La evolución del darwinismo*). El registro fósil contiene las huellas de la evolución en el pasado, desde las puramente morfológicas a las químicas, que permiten proponer mecanismos causantes del proceso macroevolutivo, es decir, modelos que expliquen la aparición, radiación y extinción de especies y categorías taxonómicas superiores, quizás por recurso a unidades de selección más amplias (por ejemplo, especies) que las correspondientes al proceso microevolutivo (individuos o grupos de individuos) (José Luís Sanz: *Fósiles, cultura e historia de la vida*). Por otra parte, la interpretación de la dinámica macroevolutiva puede centrarse en el estudio de las transiciones evolutivas -cambios importantes que jalonan el aumento de la complejidad de la vida a lo largo de su historia- desde la que determinó el paso de moléculas replicantes a poblaciones de moléculas organizadas en protocélulas hasta la aparición de sociedades humanas dotadas de lenguaje originadas a partir de poblaciones de primates. Estas transiciones pueden explicarse especificando las condiciones necesarias para la minimización del conflicto resultante de la acción simultánea de la selección natural sobre distintas unidades evolutivas dotadas, cada una de ellas, de variación hereditaria con respecto a su capacidad replicadora (Mauro Santos y Eörs Szathmáry: *Transiciones evolutivas*).

El segundo bloque se inicia con una descripción de la historia de los homínidos a lo largo de los últimos siete millones de años, para ilustrar dos fenómenos de especial interés: el origen y evolución de nuestro grupo zoológico, ligado a la adquisición de la locomoción bípeda y el paralelo aumento del tamaño cerebral, y la posterior aparición y desarrollo de la mente simbólica (Ignacio Martínez Mendizábal: *Registro Fósil de la Evolución Humana*). Sigue una exposición de los resultados de la aplicación de las técnicas de la genética molecular al análisis del pasado humano más próximo, para ilustrar el origen africano del hombre (hace unos 200.000 años) y las diferencias genéticas detectadas entre nuestra especie y los neandertales; así como la mayor variabilidad genética de las poblaciones africanas que va disminuyendo paulatinamente con su posterior expansión al Sur de Asia y Australia (50.000 años), Europa (40.000 años) y América (20.000 años), hasta que se alcanza la ocupación total del planeta con la colonización de las islas

polinésicas (3.500 años). Esta descripción histórica se complementa con el análisis de la asimetría de la contribución sexual en zonas recolonizadas más recientemente, que revela la condición mayoritariamente autóctona de los linajes maternos y la foránea de los paternos (David Comas: *Genética evolutiva de las poblaciones humanas*). La transición entre las culturas propias de las sociedades de primates y de las humanas puede y debe estudiarse desde una perspectiva neodarwinista, aunque las conclusiones que se obtengan dependerán, inevitablemente, de la elección del modelo subyacente. Por esta razón, se compara el grado de adecuación al conocimiento genético actual de distintas hipótesis –la sociobiológica, la memética, la ecología del comportamiento, la psicología evolutiva y la coevolución gen-cultura- para finalizar con una valoración de la importancia que tiene la interacción del individuo con su entorno social en la evolución de la transmisión cultural (Laureano Castro y Miguel Ángel Toro: *Darwinismo y cultura: la transmisión cultural en las sociedades humanas*). En otro orden de cosas, los postulados evolucionistas juegan un papel cada vez más importante en la formulación y puesta en práctica de un buen número de actividades, como los programas de conservación de la diversidad biológica, los diversos intentos de aminorar el deterioro físico del planeta causado por la incontrolada intervención humana, la utilización de los procedimientos de la mejora genética y la biotecnología para incrementar las producciones animales y vegetales, o la medicina evolucionista (Miguel Ángel Toro y Laureano Castro: *Evolución aplicada: la utilidad del darwinismo*). Ciencia y fábula tienen en común la pretensión de dar imágenes de la realidad mediante alegorías, pero sólo la última tiene propósitos moralizadores. Sin embargo, la teoría evolutiva ha sido utilizada como mito en demasiadas ocasiones para justificar determinados intereses sociales y políticos, tanto para reforzar el mantenimiento del orden vigente (darwinismo social, eugenesia, racismo) como para derribarlo (darwinismo marxista). En ambos casos se trata de apropiaciones indebidas de una hipótesis científica prestigiosa más que de consecuencias de la aplicación de ésta, y raramente contaron con la aprobación de los expertos, incluyendo en primer lugar al propio Darwin. Por otra parte, el darwinismo ha sido tachado por muchos, desde su inicio, como una “religión materialista” que considera a las creencias tradicionales como propias de una etapa histórica ya superada. De ahí el

conflicto ciencia-religión, cuya manifestación actual más ruidosa es el “creacionismo” norteamericano, tanto en su versión tradicional de adhesión a la literalidad del relato bíblico, como en la más moderna “teoría del diseño inteligente”, bautizada así para tratar de equipararla, aunque sólo sea verbalmente, a la neodarwinista. Ambas posturas no pasan de ser estrategias utilizadas por grupos reaccionarios en la defensa de sus intereses particulares (Jesús Catalá y Juli Peretó: *El Darwin indigesto. Repercusiones políticas, sociales y religiosas del darwinismo*).

No cabe la menor duda de que Darwin fue un científico genial, capaz de formular una teoría unificadora del fenómeno biológico que sigue planteando preguntas de todo tipo y dando respuestas adecuadas a muchas de ellas. En casi todos los temas a los que dedicó su atención pudo equivocarse en algunos detalles pero acertó de lleno en lo principal. En definitiva, el evolucionismo actual es un complejo programa de investigación en plena marcha más que una declaración axiomática y, por esta razón, los neodarwinistas sólo somos herederos de Darwin a título de inventario y, al mismo tiempo, la ortodoxia neodarwinista no es única, aunque sus distintas versiones compartan un núcleo común que atribuye el cambio evolutivo adaptador a la acción de la selección natural.



LA EVOLUCION DEL DARWINISMO

Carlos López-Fanjul de Argüelles
Departamento de Genética, Universidad Complutense de
Madrid

Cuando yo le expuse, de modo que él pudiera entenderla, la teoría famosa de la lucha por la existencia, quedó maravillado y profundamente agradecido al transformismo. Una cosa así ya la había adivinado él. ¡Claro! Quítate tú para ponerme yo: eso era el mundo.

Leopoldo Alas "Clarín", El Regenerador (1899)

INTRODUCCIÓN

Actualmente, la descripción de la mayoría de los fenómenos biológicos suele interpretarse a la luz de explicaciones causales suministradas por la teoría propuesta por C. Darwin (1809-1882), cuya primera versión se dio a la imprenta en 1859 bajo el título de *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la existencia*. La conmemoración del sesquicentenario de esta publicación, coincidente con la del bicentenario del nacimiento de su autor, proporciona una singular ocasión para analizar tanto el significado de la profunda ruptura con el pensamiento biológico previo que en su día supuso la presentación de la nueva doctrina, como la posterior evolución de ésta por incorporación de conocimientos más recientes sin alterar su postulado central, esto es, la atribución de la diversidad espacio-temporal de la materia viva, y de la adaptación de sus distintas formas a los variados medios en que transcurre su existencia, a la acción de un mecanismo único: la selección natural.

ANTES DE DARWIN

El quehacer biológico dieciochesco, dominado por la noción de armonía de la naturaleza, se centró, en buena medida, en la búsqueda de un sistema de catalogación que permitiera distribuir a los seres vivos en distintos grupos de acuerdo con ciertas cualidades esenciales, denominadas así por su estabilidad espacio-temporal, dejando a un lado los rasgos variables que entonces se tomaban por detalles de menor importancia. Por razones de índole práctica, la clasificación se llevó a cabo siguiendo un método jerárquico que agrupaba individuos en especies, éstas en géneros, éstos en familias, etc., de manera que el grado de heterogeneidad de los elementos encasillados en cada tipo de conjunto estuviera directamente relacionado con el orden que éste ocupaba en la escala.

Aunque la utilidad del procedimiento como manera de organizar la información es evidente, la realidad intrínseca de las categorías taxonómicas fue objeto de acalorado debate, por definirse en términos de un grado de parecido que se había fijado de un modo relativamente arbitrario. Sin embargo, una de ellas -la especie- gozó de consideración especial al atribuírsele una

identidad permanente en el tiempo. Así parecía desprenderse de la persistencia, generación tras generación, de sus atributos esenciales, esto es, de los invariables caracteres de diagnóstico que permitían adscribir a un individuo a una especie concreta, mientras que las diferencias espaciales que podían observarse en otros rasgos se entendían como meros accidentes, producto intrascendente de la variabilidad de las circunstancias externas. La inmutabilidad de las especies implicaba la constancia temporal de su número, salvando excepcionales episodios de extinción, y el perfeccionamiento de los instrumentos clasificatorios al uso permitiría establecer una relación cada vez más estrecha entre la descripción del mundo biológico actual y la del original. Así se podría averiguar el verdadero orden de la Naturaleza y, en último término, desvelar el plan original de la Creación.

La idea de que los distintos atributos morfológicos de un individuo facilitan su adaptación al medio, en el sentido de que resuelven determinados problemas planteados por las pertinentes condiciones ambientales, precede, desde luego, a la aparición de la biología como ciencia. Para los naturalistas del siglo XVIII, ese ajuste entre atributo y función era un producto directo del diseño divino. Dios había creado el planeta en toda su complejidad física y, a continuación, a los seres vivientes perfectamente configurados para ocupar los nichos previamente habilitados para cada uno de ellos.

El escepticismo propio de la Ilustración no introdujo mayores modificaciones en esta manera de concebir la vida como un todo armónico, cuya descripción era prácticamente independiente del tiempo, admitiendo únicamente la existencia de ciertas irregularidades, interpretadas como degeneraciones que la propia fuerza de la naturaleza se encargaba de eliminar. Ni siquiera el revolucionario J. B. Lamarck se apartó de esta visión ideal al introducir, por primera vez en la biología, la noción de un cambio histórico lineal producido precisamente por esa potencia natural que entonces se consideraba como la propiedad fundamental de la materia orgánica, esto es, su intrínseca capacidad de modificar su organización hasta alcanzar el más alto grado de perfección que se atribuía, sin lugar a dudas, al ser humano. En otras palabras, Lamarck propuso la idea de progreso temporal asociado a una creciente complejidad estructural, en ocasiones estorbado por influjos ambientales corregibles mediante la adopción de medidas que acabarían siendo

incorporadas hereditariamente. Incluso C. Lyell, el más íntimo de los mentores intelectuales de Darwin e introductor de la idea de cambio geológico gradual, no veía mayor inconveniente en atribuir el origen de las especies y la constancia de su número al designio divino.

EN TIEMPOS DE DARWIN

A la vuelta de su famoso viaje alrededor del mundo a bordo del bergantín Beagle (1831-1836), Darwin examinó minuciosamente las contradicciones que iban planteándosele al confrontar sus propias experiencias como naturalista con las explicaciones teístas tradicionales. La lectura de sus notas revela que, en la primavera de 1837, ya había descartado los conceptos de constancia del número de especies y de la perfección de su diseño, para inclinarse por una noción evolutiva en la que la vida se diversificaba espacial y temporalmente a partir de un solo inicio. Poco más tarde, en el otoño de 1838, aparece en sus escritos la primera mención de un mecanismo único, responsable tanto de la diversificación como de la adaptación, al que bautizó con el nombre de selección natural para distinguirla de otros pretendidos agentes más o menos sobrenaturales. Sin embargo, aunque Darwin continuó depurando sus ideas y acumulando datos, su teoría de evolución por selección natural permaneció en el ámbito de lo privado durante los veinte años siguientes, hasta que la famosa misiva de A. R. Wallace en la que éste sometía a la opinión de Darwin una hipótesis prácticamente idéntica a la suya, brevemente expuesta en doce páginas, provocó la presentación pública de las dos versiones en la sesión de la Linnaean Society celebrada el 1 de Julio de 1858, pocos días después de la recepción de la carta, y determinó la posterior publicación de *El Origen* a finales del año siguiente.

Para Darwin, la especie es una entidad cerrada, esto es, los individuos que la componen sólo pueden reproducirse cruzándose entre sí, mientras que los apareamientos entre miembros de especies próximas o no se dan, o no producen descendencia, o ésta es estéril. Por tanto, los verdaderos atributos definitorios de una especie son los que determinan su aislamiento reproductivo de otras, mientras que la condición de los caracteres de diagnóstico queda reducida a su utilidad práctica como criterios de clasificación. Las especies

están generalmente divididas en poblaciones caracterizadas por un cierto grado de endogamia, que es mayor en aquellas que están más alejadas de la zona central de su área de distribución. Es precisamente en esas poblaciones aisladas geográficamente del resto donde Darwin supuso, al menos en sus primeros escritos, que podrían iniciarse procesos paralelos de aislamiento reproductivo que dieran lugar a nuevas especies y, con el tiempo, a categorías taxonómicas superiores (géneros, familias, etc.), siguiendo un esquema de diferenciación ramificado a partir de un origen común. Así se unía el concepto de cambio espacial, original del pensamiento darwinista, al de cambio temporal que, expresado de manera más o menos precisa, ya formaba parte del acervo científico del momento.

Darwin sólo disponía de pruebas circunstanciales sobre el origen de la vida, al fin y al cabo faltaba un siglo para el descubrimiento de la universalidad del código genético, y la importancia relativa de los distintos modelos de especiación sigue siendo hoy objeto de debate, aunque el de aislamiento geográfico se considera más general simplemente por ser el menos exigente. Sin embargo, *El Origen* convenció a la gran mayoría de los científicos del día de la realidad de la evolución, es decir, de que la vida, tal y como la contemplamos hoy, es el producto de un proceso continuo de cambio espacio-temporal de las especies partiendo de un arranque común. Aunque Darwin no fue el primer evolucionista, logró que sus contemporáneos lo fueran al introducir en el pensamiento biológico un concepto de tiempo histórico que rompía definitivamente con los conceptos de armonía de la naturaleza y de diseño divino. Es más, el denominador común de los darwinistas decimonónicos era el rechazo del argumento teológico y, por ello, sus ideas fueron rápidamente adoptadas por movimientos políticos y sociales de corte progresista.

A pesar de todo, Darwin no logró persuadir a la comunidad científica de la eficacia del mecanismo de selección natural, la más original e importante de sus aportaciones, como único causante de la adaptación y la diversificación de los seres vivos. Científicos tan próximos al autor como C. Lyell o T. H. Huxley, nunca adoptaron decididamente esa hipótesis, y ni siquiera Wallace, al fin y al cabo coautor de ella, creía que pudiera aplicarse al ser humano. La substitución del designio creador, o de la tendencia intrínseca a la perfección

de la materia orgánica, por una causa física tardó mucho en difundirse, y la teoría de evolución por selección natural sólo fue aceptada en algunos círculos biológicos alemanes, en particular los entornos de A. Weismann y E. Haeckel, mientras que el resto de los profesionales de la biología recurría a explicaciones, si no sobrenaturales, al menos metafísicas, más acordes con el pensamiento tradicional que con los nuevos aires transformistas. Entre ellas la recuperación de un artefacto secundario de la teoría evolucionista de Lamarck - la herencia de los caracteres adquiridos- que permitía atribuir al individuo cierta capacidad de intervenir en su propia evolución; o las interpretaciones de cariz teleológico, como la teoría de la ortogénesis que dominó el primer desarrollo de la paleontología. En otras palabras, el desconocimiento de los mecanismos de la herencia biológica impuso a la formulación original del darwinismo una ambigüedad excesiva y, por ello, la capacidad explicativa de la teoría se agotó rápidamente y su vigencia quedó en suspenso o fue explícitamente rechazada durante el largo periodo que J. Huxley calificó atinadamente de “eclipse del darwinismo”.

Esto no fue obstáculo para que los sectores más conservadores de la sociedad utilizaran la idea de selección natural, en el sentido spenceriano de “supervivencia del más apto”, para justificar lo que a finales del siglo XIX y principios del XX se denominó “darwinismo social”. Propositiones de cariz semejante siguen rebrotando hoy, inspiradas en buena parte por los modelos de la sociobiología humana que pretenden explicar determinados comportamientos recurriendo a un darwinismo elemental, aplicado a inciertos procesos ocurridos durante la evolución de los homínidos. No deja de ser inquietante que a la sociobiología animal se le exija una meticulosa experimentación y una modelación matemática compleja, mientras que a la humana suele bastarle la suposición, mayormente infundada, de que distintos aspectos de la conducta están indeleblemente grabados en nuestros genes.

DESPUÉS DE DARWIN

Durante los años 1940-50 se produjo la integración, en torno al principio darwinista de evolución por selección natural, de distintos compartimentos del conocimiento biológico hasta entonces estancos, en particular los botánicos,

zoológicos, paleontológicos, citológicos y genéticos, dando lugar a la llamada teoría sintética o, quizás más adecuadamente, al actual neodarwinismo. La unificación se logró partiendo de un núcleo compuesto por los modelos matemáticos de la genética de poblaciones, previamente desarrollados por R. A. Fisher, S. Wright y J. B. S. Haldane y cristalizados hacia 1930. Esta abstracción de la realidad en un modelo que permitía su análisis, dio confianza a los biólogos sobre la capacidad de la selección natural como causa instrumental de la adaptación y posibilitó el estudio de una gran variedad de fenómenos dentro de un marco teórico único.

Los modelos matemáticos cumplen varias funciones. Primero, facilitan notablemente la comprensión de unas determinadas observaciones y permiten formular las conclusiones obtenidas con mayor precisión que la mera argumentación verbal. Segundo, orientan el diseño del trabajo experimental o la obtención de datos de campo encaminados a contrastar una hipótesis concreta, incluyendo en ello la especificación de hipótesis nulas y la obtención de estimaciones estadísticamente aceptables. Tercero, hacen posible considerar con exactitud la influencia de los distintos agentes de cambio evolutivo, en particular el papel del azar. Por último, los modelos introducen el concepto de valoración entre alternativas, puesto que raramente producen una solución única sino toda una gama de resultados viables, cuyo deslinde depende de los valores de los parámetros que definen la situación de partida y de la magnitud relativa de las diferentes fuerzas actuantes. En contra de lo que frecuentemente se suele suponer, incluso en la práctica del evolucionismo científico, los modelos no están concebidos para proporcionar descripciones minuciosas de distintos aspectos del mundo actual, o del pasado o el futuro, sino que su misión es hacer inteligibles esos mundos mediante la distinción entre aquéllos que son o no posibles dentro de los límites impuestos por los supuestos adoptados, es decir, por el alcance de los conocimientos del momento. Por esta última razón, la propuesta neodarwinista puede considerarse como un complejo programa de investigación que se va modificando continuamente por la incorporación de nuevos saberes procedentes de cualquier campo de la biología, y, por esta razón, la mayoría de los interrogantes evolutivos planteados sólo están, en el mejor de los casos, parcialmente resueltos; aunque las declaraciones de muchos expertos e

inexpertos puedan dar a entender lo contrario, tanto en un sentido como en el otro. De aquí se sigue que los neodarwinistas sólo seamos herederos de Darwin a título de inventario, si exceptuamos nuestra firme adhesión al principio de selección natural como agente exclusivo de adaptación, pero sólo como causante parcial del cambio genético micro o macroevolutivo.

En líneas muy generales, cualquier especie puede concebirse como un agregado de poblaciones y cada una de éstas, a su vez, como un conjunto de individuos que forman una unidad reproductora. Una población puede representarse en términos de su acervo genético, compuesto por la totalidad de los genes de los individuos que la integran, que se especifica en función de las correspondientes variantes en cada caso y sus respectivas frecuencias génicas. Esta variabilidad se genera continuamente por mutación, es decir, por los fallos del mecanismo que tiene por misión copiar la información contenida en los genes de un ser vivo para su posterior transmisión a la generación siguiente mediante el proceso reproductor. Tal fenómeno es raro en lo que respecta a un gen concreto, digamos que ocurre una de cada millón de veces que un gen se copia, pero si se considera la dotación genética de un individuo en su conjunto todos somos por término medio portadores de al menos una mutación y, por tanto, en cualquier población aparecerán cada generación al menos tantas mutaciones como individuos la componen. Si consideramos la acción de este proceso a lo largo del tiempo, no es difícil comprender por qué las poblaciones de cualquier especie muestran una gran diversidad genética, como se verá más adelante.

Sobre la variabilidad de los acervos genéticos poblacionales actúan fundamentalmente tres fuerzas –migración, deriva y selección- cuya acción se traduce en cambios de las frecuencias génicas que definen dichos acervos y conducen a la diferenciación espacio-temporal de éstos. Por una parte, las poblaciones de una misma especie están relacionadas genéticamente entre sí por flujos migratorios, de manera que cada una de ellas recibe inmigrantes procedentes de otras, que se integran reproductivamente en ella, y envía a su vez emigrantes en los mismos términos. En paralelo al agente migratorio que favorece el incremento de la semejanza entre los acervos de distintas poblaciones, actúa otro antagónico, denominado deriva genética, que tiende a diversificarlos aleatoriamente. Aunque los individuos de cualquier población

producen óvulos y espermatozoides en cantidades ingentes, en la fecundación sólo intervienen los pocos de éstos que llegan a unirse en parejas para dar lugar a los hijos y, como consecuencia de este muestreo, se darán cambios en la composición genética de los acervos por puro azar. El tercer agente modificador de la variabilidad genética poblacional es el proceso darwinista de selección natural que ocurre a través de la interacción entre el individuo y su hábitat. Puesto que los medios ocupados por las distintas poblaciones de una misma especie presentan semejanzas y diferencias, la selección natural actuará como fuerza homogeneizadora con respecto a algunos genes y como factor diversificador para otros.

Aunque los agentes evolutivos antedichos, que determinan el “porqué” de las cosas, están correctamente identificados, su importancia relativa es discutible y la elección de una versión u otra puede conducir a interpretaciones muy diferentes de una situación concreta. Por otra parte, la descripción del substrato genético sobre el que dichos agentes actúan, que constituye el “cómo” de la cuestión, ha sido modificada a medida que se han descubierto nuevos mecanismos. La elección entre esta multiplicidad de causas y efectos distingue a unas escuelas evolucionistas de otras, y, en ocasiones, ha bastado con que se descubra un fenómeno nuevo para que se produzca el anuncio sensacionalista de la muerte del darwinismo, sin gran preocupación por la veracidad del diagnóstico y, hasta ahora, sin mayor acierto.

El modelo de la genética de poblaciones se especifica, por necesidad práctica, en términos reduccionistas que, en una primera aproximación, podrían considerarse como puramente operativos, es decir, ineludiblemente impuestos por la ingente dificultad matemática inherente a la representación de las diferentes versiones alternativas que definen el sistema de fuerzas que acabo de describir. Ello lleva consigo insuficiencias que en unos casos han podido solventarse con mayor o menor facilidad, y que en otros aún no han podido resolverse de manera plenamente satisfactoria, al menos de momento. Por ejemplo, el traslado de la información básica representada en el acervo génico a la especificación de la estructura fenotípica de la adaptación suele recurrir a los modelos propios de la genética cuantitativa que, por necesidad y no sin aceptable éxito, resumen las relaciones entre causa y efecto en parámetros estadísticos descriptivos. Esta dificultad, sin embargo, no es otra cosa que la

consecuencia inmediata de una propiedad fundamental de la herencia biológica -su flexibilidad- que faculta a los genes para expresarse de manera distinta en medios diferentes. En otro orden de cosas, el modelo analiza, en sustancia, los cambios genéticos microevolutivos, y tiene poco que decir, en principio, sobre los macroevolutivos, a no ser que estos últimos puedan extrapolarse de los primeros, operación discutible pero que, hasta la fecha, ha dado bastante buen resultado. Si así fuera, la evolución se reduciría a la conversión incesante de variación genética intrapoblacional en variación entre las distintas poblaciones de una especie y, por extensión, entre especies y entidades taxonómicas superiores. No obstante, algunos han querido convertir el reduccionismo operativo en conceptual, tomando la descripción del fenómeno a su nivel más simple -el cambio de las frecuencias génicas- por su esencia; ignorando así que determinados procesos evolutivos pueden a veces reducirse a niveles inferiores, y otros, no.

Los tres procesos reiteradamente mencionados: la adaptación de las especies al medio que ocupan y su diversificación temporal y espacial, están exhaustivamente documentados. Otra cosa muy distinta es la interpretación que se les quiera dar, y en ello difieren unas teorías evolucionistas de otras. La neodarwinista propone un mecanismo único – la selección natural – que actúa predominantemente sobre individuos y al que se atribuye la adaptación en su práctica totalidad así como los cambios espacio-temporales que son consecuencia de ella, a los que se añaden los causados por el azar o deriva genética. Esto equivale a decir que la hipótesis neodarwinista se asienta sobre tres conceptos fundamentales: variación genética, adaptación y selección. Para que una población pueda evolucionar por selección natural es indispensable, en primer lugar, que existan diferencias fenotípicas entre los individuos que la componen, bien en sus rasgos morfológicos, los fisiológicos o los de comportamiento. Además, los genes deben ser, al menos en parte, responsables de esas diferencias, con objeto de garantizar su transmisión de una generación a la siguiente. En segundo lugar, es preciso que algunas de esas variantes fenotípicas estén mejor adaptadas al medio que otras, en el sentido de resolver más eficientemente el problema planteado por un desafío ambiental concreto. Por último, es obligado que los individuos que muestren una mejor adaptación sean los que contribuyan más descendientes a las

futuras generaciones, es decir, deben diferir genéticamente con respecto al atributo denominado eficacia biológica que se define precisamente como la aportación de descendencia a la generación siguiente. A pesar de la sencillez de esta argumentación existe una considerable confusión en torno a los tres conceptos referidos, a la que los especialistas hemos contribuido no poco por haberlos usado con excesiva ligereza en contextos muy distintos. Por ello trataré a continuación de aclarar algunas confusiones habituales en la medida en que me sea posible.

ADAPTACIÓN

La idea de que distintos rasgos de un organismo -morfológicos, fisiológicos o de comportamiento- obedecen a su adaptación al medio en que vive, en el sentido de que resuelven determinados problemas planteados por las características ambientales, es, desde luego, mucho más antigua que la ciencia biológica y, en buena parte, parece obvia. Nadie discute que los peces poseen aletas, o las aves alas, para desplazarse por el agua o el aire; ni tampoco se pone en duda que las estructuras funcionalmente semejantes que distinguen a determinados mamíferos, como las focas o los murciélagos, cumplen, respectivamente, idénticos propósitos. Sin embargo, la condición adaptadora de un atributo concreto exige una especificación previa del nicho al que el individuo se adapta, lo cual no siempre es factible, limitando así la capacidad predictiva de la teoría.

Puesto que la adaptación a un medio sujeto a continua variación no puede ser perfecta, el sino de las especies es, a la larga, la extinción. En otras palabras, el mecanismo selectivo darwinista depende de la aparición aleatoria de mutaciones para poder operar y, por así decirlo, planifica la constitución genética de la población de “mañana” de acuerdo con la información disponible sobre el ambiente de “hoy”; por esta razón su éxito o fracaso dependerá del grado de semejanza existente entre el medio actual y el futuro. En este sentido, los distintos modelos de cambio evolutivo que se han ido proponiendo suelen responder a las preconcepciones que sus autores tienen sobre la naturaleza del correspondiente cambio ambiental. Por ejemplo el tipo de selección denominado direccional, en el que la expresión promedio de un carácter se

desplaza temporalmente en un determinado sentido, está inevitablemente asociado a un medio que cambia principalmente en el tiempo pero que se mantiene prácticamente invariable en el espacio. En este contexto, el modelo denominado de “la reina roja”, alusivo al personaje de los cuentos de Alicia que precisaba correr a toda velocidad para mantenerse en el mismo sitio, es quizás la formulación más general de un proceso evolutivo dirigido por el continuo deterioro temporal del medio causado por la incesante competición entre especies, en una carrera en la que a cada logro adaptativo adquirido por cualquiera de ellas se oponen los incorporados por las otras y cuya meta inevitable es la extinción. En estas circunstancias, la probabilidad de extinción de un grupo taxonómico se comportará en cada momento como una variable aleatoria que es independiente de la amplitud del periodo de supervivencia previo.

Es importante destacar que en la descripción del medio en que una especie vive intervienen variables físicas y biológicas, incluyendo estas últimas las modificaciones de las primeras debidas a la actividad del propio individuo y la de sus competidores. Por esta razón, la noción de evolución como respuesta del organismo al cambio del medio externo debe substituirse por la de coevolución de organismos y ambientes. En este orden de cosas, buena parte de la evolución humana más reciente no ha dependido tanto de la adaptación a un medio cuya variación espacio-temporal es independiente del individuo, como de las modificaciones que éste impone a su entorno ambiental para satisfacer sus propios intereses. En otras palabras, dicha evolución está determinada por un creciente aumento de la importancia relativa de los factores culturales frente a los biológicos, aunque tanto unos como otros contribuyan al resultado final.

Por otra parte, las distintas facetas de la adaptación global de un ser vivo no siempre pueden considerarse aisladamente y, al mismo tiempo, cada una de ellas suele tener diferentes funciones. Esto implica, en primer lugar, que la adaptación perfecta de cada atributo adaptador es imposible y, en segundo lugar, que cada aspecto describible de la morfología, la fisiología o el comportamiento de un individuo no tiene porqué representar por sí sólo una mejora particular que contribuye a su adaptación global.

Si se acepta que la evolución adaptadora ha ocurrido por acción de la selección natural, de ello se sigue lógicamente que tanto las estructuras morfológicas como las pautas de comportamiento pueden interpretarse en función de su contribución a la supervivencia y la reproducción. En consecuencia, el estudio empírico de la adaptación suele hacerse atendiendo a criterios de optimización y, para ello, se considera aisladamente una determinada faceta del organismo como un problema del que se pretende que tenga una solución óptima. Esta trata de encontrarse, tal como se procede en ingeniería o en economía, mediante la utilización de métodos analíticos, como la teoría de control, el análisis de costes y beneficios, la teoría de juegos, la programación dinámica, etc. Una vez obtenida dicha solución se investiga si ésta es la adoptada por la especie objeto de estudio y, en caso afirmativo, se acepta su naturaleza adaptadora. El análisis, sin embargo, no está exento de escollos porque, como acabo de indicar, cada rasgo tiene múltiples funciones y no cabe esperar que se produzcan resultados óptimos para cada una de ellas. Las dificultades referidas no han impedido que el programa ultraadaptacionista, que caracteriza a muchas de las versiones más influyentes del neodarwinismo, conciba a cada atributo como la solución óptima a un problema, aunque sus proponentes negarían, en términos mayormente retóricos, la veracidad de esta imputación. Llevada a sus extremos, esta manera de pensar sigue constituyendo el núcleo duro de buena parte de la actual sociobiología humana y únicamente conduce a caricaturizar la teoría neodarwinista.

VARIACIÓN GENÉTICA

El neodarwinismo atribuye a la mutación la condición de causa eficiente de la existencia de variación genética, esto es, del combustible del motor evolutivo que substituye incesantemente unas variantes génicas por otras en el tiempo y en el espacio. Sin embargo, la caracterización de las propiedades evolutivas de las mutaciones, en particular la distribución de sus efectos con respecto a la eficacia biológica y los diversos caracteres cuantitativos de interés, sólo se ha abordado recientemente y los datos disponibles están limitados a microorganismos y a algunas especies piloto.

La distribución de los efectos de las mutaciones espontáneas es, en esencia, continua y, en el caso de la eficacia, va desde las letales, que causan la muerte de sus portadores, a las muy beneficiosas, pasando por las que son débilmente deletéreas, las cuasineutras (de efectos experimentalmente inapreciables), y las ligeramente ventajosas. En líneas generales, la mayoría de las mutaciones disminuye la eficacia biológica de sus portadores, como cabría esperar de su configuración imperfecta, y una porción importante de éstas son precisamente las letales. Esto implica que buena parte de la presión selectiva natural esté dedicada a la eliminación de esas mutaciones perjudiciales a medida que van apareciendo o, en todo caso, a mantener sus frecuencias poblacionales en valores bajos. Sin embargo, una fracción significativa del conjunto corresponde a las mutaciones cuasineutras (hasta un tercio de las que producen cambios aminoacídicos en humanos), cuyas frecuencias esencialmente fluctuarán por azar. Finalmente, las mutaciones que aumentan la eficacia de sus portadores que, hasta ahora y por razones técnicas, sólo han podido detectarse en microorganismos, constituyen una parte muy pequeña del total, aunque en manera alguna despreciable. Estas últimas son las que podrían contribuir al cambio evolutivo adaptador.

Por supuesto, las mutaciones también tienen efecto sobre los atributos morfológicos, cuya variación genética determina, en buena medida, el potencial adaptativo de las poblaciones. Aunque el número de rasgos estudiados hasta ahora es reducido y la investigación pertinente se ciñe, una vez más, a los organismos de laboratorio, los distintos resultados coinciden en indicar que, en general, dichos efectos son relativamente pequeños, tanto sobre el carácter en cuestión como sobre la eficacia biológica. En consecuencia, una porción importante de estas mutaciones funcionan al modo cuasineutro. Sin embargo, como quizás cabría suponer, aquellas mutaciones que tienen efectos considerables con respecto a un atributo concreto suelen ser claramente perjudiciales y, en muchas ocasiones, letales.

Hasta hace pocos años, la escuela ultra-seleccionista que dominaba la genética de poblaciones, al menos en su vertiente experimental, consideraba que la distribución de los efectos de las mutaciones sobre eficacia biológica era, a efectos prácticos, discontinua, clasificando los genes como ventajosos o desventajosos y pasando por alto la existencia de mutaciones cuasineutras.

Como he apuntado antes, esta última clase de mutaciones representa una fracción muy considerable de la variación genética de cualquier carácter y tiene repercusiones evolutivas importantes, como se verá más adelante.

El reciente descubrimiento de que las diferencias entre el número de genes de distintas especies no es, ni mucho menos, abrumadora, variando, en números redondos, entre unos 15.000 en invertebrados y unos 20.000 en vertebrados, deja claro que la relación entre ese número y el pertinente grado de complejidad morfológico y funcional es, en cualquier caso, bastante tenue. Los datos expuestos no contradicen en manera alguna la idea central de que la selección moldea la variación genética de la eficacia biológica, aunque sugieren que una parte de los cambios adaptadores asociados a esa variación pueden corresponder a mutaciones que induzcan modificaciones importantes en los dispositivos que conectan y desconectan las redes reguladoras del desarrollo corporal y, en ocasiones, produzcan nuevas estructuras. Dichas mutaciones, sin embargo, deben pasar por el filtro de la selección natural. En estas consideraciones se basa el modelo que F. Jacob denominó de “evolución por bricolaje”, es decir, el aprovechamiento de unos sistemas ancestrales, inicialmente indispensables, para su posterior transformación en otros, mucho más complejos, que actúan fundamentalmente a través de alteraciones del programa genético que permite la diferenciación celular de tejidos y órganos. No obstante, predicar que los cambios evolutivos de interés son únicamente debidos a mutaciones de los genes reguladores, sin tener en cuenta las que ocurren en los genes que codifican proteínas, es una exageración y, de hecho, la “huella” que la acción de la selección natural ha dejado en determinadas regiones génicas ha podido identificarse estudiando su correspondiente variación nucleotídica intraespecífica.

El neodarwinismo había considerado tradicionalmente que la única fuente de innovación evolutiva era la aparición de mutaciones más eficaces y adaptadoras, cuya frecuencia aumentaría temporalmente en las poblaciones por acción de la selección natural. En otras palabras, el sino de una especie estaba inexorablemente ligado a la contingencia de mutaciones favorables en su acervo genético nuclear. Más recientemente, sin embargo, se ha reconocido la trascendencia de la incorporación a dicho acervo de material originariamente ajeno a él. Por ejemplo, hoy se acepta sin reparos que los orgánulos celulares

(mitocondrias y plastos), cuyo papel en el metabolismo energético es importantísimo, se integraron inicialmente en la célula como simbioses y que, tras producirse esta asociación, tuvo lugar la transferencia de la mayor parte de sus genes al genoma nuclear del hospedador. Aunque la agregación de estos simbioses celulares constituyó una importante novedad evolutiva, ello no implica que la acción de la selección natural sobre las mutaciones que ocurren en el resto del genoma tenga un significado evolutivo menor, puesto que este mecanismo operará automáticamente siempre que exista variación hereditaria con respecto a eficacia biológica, cualquiera que sea su procedencia. Es más, la incorporación de simbioses celulares sólo pudo tener lugar mediante un proceso selectivo. En este sentido, se ha podido establecer que la variación genética mitocondrial no es neutra, como se suponía hasta hace muy poco, y que el conjunto interactivo compuesto por los genes nucleares y mitocondriales está sujeto a la acción de la selección natural y la deriva.

SELECCIÓN NATURAL

Como se ha dicho anteriormente, la selección operará en cualquier población si los individuos que la componen difieren en sus respectivas eficacias biológicas, pero esta acción sólo producirá una respuesta temporal si dichas diferencias muestran un cierto componente hereditario, es decir, cuando la semejanza entre las eficacias de padres e hijos sea mayor que la existente entre individuos pertenecientes a dos generaciones sucesivas muestreados al azar.

El principio darwinista de selección natural ha sido calificado de tautológico en numerosas ocasiones, habiéndose rechazado este sambenito en otras tantas. Si la selección ocurre como consecuencia de la mayor aportación sucesoria de los más eficaces y éstos a su vez se definen como los más prolíficos, la circularidad de la proposición es patente. La noción neodarwinista, más abstracta, atribuye distintas eficacias a diferentes genotipos y, por reducción, a los genes que los componen, redefiniendo la selección natural como la reproducción diferencial de unos u otros. Si la eficacia asociada a un determinado genotipo se especifica en términos probabilísticas, de manera que

se refiera a una población concreta y a unas circunstancias ambientales específicas, la acusación de tautología se desvanece por completo.

Para que la selección natural actúe basta con que existan diferencias hereditarias en eficacia entre los distintos individuos, pero este proceso no tendrá otra consecuencia que la de incrementar temporalmente la eficacia promedio de la población de que se trate y esto, por sí sólo, no tiene por qué conducir a una mayor adaptación de los organismos a su entorno. Supongamos, a título de ejemplo, una población genéticamente uniforme de tipo *A* cuyo censo está limitado a cien individuos por la cuantía de los recursos disponibles. Si surgiera un tipo mutante *B* cuya única diferencia con respecto al *A* fuera la de doblar la fecundidad de éste, en pocas generaciones la selección substituiría la variante *A* por la *B*, que es la más eficaz, pero el censo de la población no aumentaría por ello, ya que aunque la tasa de natalidad se habría duplicado también lo haría la de mortalidad previa a la edad reproductora debido a la limitación del sustento. En otras palabras, la eficacia promedio de la población, definida en función del número de descendientes por individuo y generación, aumentará a lo largo del período en que la variante original es substituida por la mutante, pero ello no producirá una mayor adaptación, puesto que los individuos de tipo *B* no son capaces de dar una mejor respuesta al desafío ambiental planteado por la escasez de alimento. Para entender lo que significa selección natural adaptadora puede modificarse el caso anterior, suponiendo ahora que la variante *B* no sólo es más fecunda que la *A* sino que, además, se las compone con la mitad de alimento. Las diferencias en eficacia biológica son iguales en ambos casos y, por tanto, el mecanismo selectivo funcionará de la misma manera reemplazando el tipo *A* por el *B*, pero esta respuesta directa a la selección natural vendrá ahora acompañada de otra indirecta que lleva consigo un aumento del grado de adaptación de la población al medio, porque los individuos *B* utilizan los recursos alimenticios más eficientemente que los *A* y la desaparición de éstos últimos llevará consigo la duplicación del censo.

El ejemplo no hace otra cosa que reproducir el razonamiento del propio Darwin, que analizaba cuál de las distintas variantes de una misma disposición confería mayor adaptación a sus portadores, infiriendo de ello su mayor eficacia en términos de fecundidad. De ahí el término inglés *fitness*, que se

refería originalmente al grado de ajuste (*fit*) entre un individuo y su hábitat y que hoy se usa con el significado de eficacia biológica. La idea lleva a postular una asociación estadística positiva, pero no una correspondencia perfecta, entre la variación genética de la eficacia y la de distintas facetas de la adaptación, de manera que la acción directa de la selección natural conducente a una mayor eficacia favorecería generalmente el incremento del grado de adaptación. Este subproducto o consecuencia indirecta de la selección no tiene por qué ocurrir siempre, puesto que la correspondencia entre eficacia y adaptación no es perfecta, pudiendo darse el caso de que la selección provoque en determinadas ocasiones un cierto grado de inadaptación, como a veces ocurre con los caracteres sometidos a selección sexual. Al definir eficacia y adaptación por separado, el principio de selección natural queda otra vez liberado de un posible cariz tautológico.

Por tanto, la condición necesaria y suficiente para que la selección natural actúe de forma continuada se reduce a la existencia de variación genética de la eficacia, y para que esta acción tenga consecuencias adaptadoras es preciso que exista una correlación genética positiva entre eficacia y adaptación. Ello implica, desde luego, que ambos caracteres manifiesten una cierta variación fenotípica poblacional y, al mismo tiempo, es obligado que una fracción de ésta pueda atribuirse a causas genéticas que varíen conjuntamente, es decir, que obedezcan a la segregación de unos mismos genes con efecto sobre ambos atributos. Aunque en el razonamiento darwinista la relación causal va de la adaptación a la eficacia, la genética de poblaciones opera en sentido inverso por motivos prácticos, considerando que la selección actúa directamente sobre un solo carácter – eficacia – e indirectamente sobre cualquier otro rasgo genéticamente correlacionado con ella. La razón de este proceder estriba en que las adaptaciones son de muchos tipos y obedecen a mecanismos muy distintos, mientras que la eficacia es un atributo común a todos los organismos que se define de la misma manera en cualquiera de ellos. La variación genética conjunta de eficacia y adaptación es consecuencia de una propiedad general del material hereditario -la pleyotropía o efecto de unos mismos genes sobre distintos atributos-, pero esta condición tiene que demostrarse en cada caso particular, porque no sólo es preciso que determinada característica sea

adaptadora sino que, además, la selección natural debe ser capaz de actuar sobre ella para que tenga trascendencia evolutiva.

En consecuencia, para poner de manifiesto la acción de la selección natural sobre un determinado atributo de naturaleza adaptadora bastaría con demostrar la existencia de una correlación genética, en el sentido estadístico del término, entre dicho atributo y eficacia. Sin embargo, por sorprendente que pueda parecer, la ejecución de este procedimiento está plagada de dificultades y, en general, la relación entre carácter y eficacia únicamente ha podido establecerse con claridad en aquellas situaciones concretas en las que sólo una adaptación cuenta a efectos prácticos y la correlación genética entre ésta y eficacia es casi perfecta, como ocurre con los tan manoseados ejemplos del melanismo industrial o la resistencia a insecticidas. En muchos otros casos la existencia de correlación genética se ha dado por buena sin entrar en su valoración estadística, actitud que se aproxima a reemplazar el procedimiento científico por el ejercicio de la imaginación. Es más, si eficacia y adaptación fueran sinónimos la imputación de tautología al razonamiento darwinista seguiría en pie.

A falta de estimas directas de la correlación puede salvarse el expediente demostrando, por una parte, que la variación fenotípica poblacional del carácter adaptador está relacionada positivamente con la capacidad de sobrevivir y reproducirse y, por otra, que esa variación es en cierta medida hereditaria. Dando por hecho lo primero, el problema se reduce a demostrar la influencia genética en la determinación del carácter adaptador. Es cierto que la práctica totalidad de los caracteres variables que han sido estudiados en organismos de laboratorio o especies domésticas presentan un cierto componente hereditario, es decir, una cierta heredabilidad. Esta observación abarca caracteres de todo tipo, desde los morfológicos a los de comportamiento, y su generalidad llega a extremos verdaderamente notables. No obstante, esto en ningún momento garantiza que la variación fenotípica de cualquier carácter obedezca, aunque sólo sea en parte, a influjos genéticos. En particular, puede afirmarse que carecemos de pruebas convincentes que demuestren la existencia de variabilidad genética con respecto a distintas facetas del comportamiento humano, lo cual, dicho sea de paso, no la niega en manera alguna. Sin embargo, la influencia hereditaria sobre todo tipo de atributos suele aceptarse

sin mayores recelos, resultando en el injustificado engarce de una serie de condicionales a la hora de formular un argumento evolutivo adaptador.

Aunque no dejará de extrañar a muchos, las dificultades con que se tropieza a la hora de demostrar un cierto componente hereditario de la variación de un carácter, ya sea en poblaciones humanas o en cualquier otra considerada en su hábitat natural, son a menudo insuperables. Por esta razón se ha tratado a veces de dar una solución al problema recurriendo a comparaciones entre especies próximas o entre poblaciones de una misma especie. En principio, parecería que cuando un rasgo se presenta uniformemente en todos los grupos considerados su naturaleza genética es la mejor explicación posible del hecho, puesto que los medios ocupados por cada uno de ellos serían relativamente distintos; sin embargo esta hipótesis no es susceptible de verificación empírica. Si dicha homogeneidad no ocurre el procedimiento pierde su utilidad, puesto que las diferencias entre poblaciones o especies pueden obedecer tanto a causas hereditarias como ambientales. Estos argumentos son mucho menos potentes que el directo y raramente llevan más allá de la adquisición de pruebas circunstanciales. En este sentido se han confundido muchas veces modelos con metáforas, cuyo alcance no suele exceder al de las fábulas tradicionales.

La unidad de selección puede ser cualquiera: genes, individuos o grupos de individuos. El gen lo es en aquellos casos en que la eficacia biológica se expresa en los gametos. Aunque este fenómeno dista mucho de ser general, la consideración del gen como principal unidad de selección ha alcanzado una gran popularidad a través del modelo ultra-reduccionista propuesto por R. Dawkins, denominado del “gen egoísta”, donde el individuo queda relegado al papel de vehículo temporal utilizado por los genes para hacer máxima su propia eficacia biológica, esto es, su capacidad diferencial de replicación. Por atractiva que pudiera parecer a primera vista, la hipótesis de Dawkins parte de supuestos excesivamente simplistas, que ignoran la flexibilidad intrínseca de la herencia biológica para caer en un determinismo a ultranza cuya validez está limitada a un reducido grupo de genes con propiedades muy especiales.

El darwinismo clásico mantenía que la selección natural actuaba sobre las diferencias heredables en eficacia biológica existentes entre los individuos de una misma población. Este mecanismo sigue siendo el que los neodarwinistas

proponen con mayor generalidad, no porque lo consideren único sino porque la inmensa mayoría de los datos disponibles corresponden a esa situación. No obstante, la unidad de selección puede ser también el grupo, siempre y cuando las eficacias biológicas de los distintos grupos que componen una población varíen hereditariamente de unos a otros. Además, es preciso que dichos grupos gocen de cierta continuidad espacio-temporal y que se formen y se disuelvan con la periodicidad precisa para garantizar que la selección de grupos sea suficientemente intensa. Evidentemente, si también existen diferencias entre las eficacias de los individuos de un mismo grupo la selección actuará simultáneamente sobre los individuos y los grupos.

Este modelo de selección de grupos permite dar una explicación evolutiva a la persistencia de los comportamientos que genéricamente se califican como altruistas, es decir, aquéllos que aumentan la eficacia biológica del prójimo a costa de reducir la propia y, por ello, no pueden ser producto de un proceso evolutivo cuya unidad de selección sea únicamente el individuo. Por definición, cualquier variante génica que confiera tendencias altruistas rebajará indefectiblemente la eficacia de sus portadores y, por tanto, la frecuencia de dicha variante disminuirá en cada grupo. Esto no se opone a que la frecuencia global en el conjunto de la población pueda aumentar, dado que la importancia numérica de aquellos grupos con una proporción más elevada de individuos altruistas será, también por definición, mayor. Precisando un poco más, las unidades de selección son ahora dos -individuo y grupo- y las presiones selectivas a que están sometidas cada una de ellas actúan en sentidos opuestos, de manera que su acción conjunta puede conducir a un equilibrio que garantice la permanencia de una cierta fracción de altruistas cuya cuantía depende de la importancia relativa de las dos fuerzas concurrentes.

En el contexto macroevolutivo se ha propuesto el modelo de selección de especies, en el que éstas substituyen al individuo como unidad de selección, las tasas de especiación y extinción de especies reemplazan a las de natalidad y mortalidad individuales, y la mutación como fuente de variabilidad queda subrogada a los cambios ocurridos durante la especiación. He dicho anteriormente que la unidad de selección puede ser cualquiera, pero también he indicado que la eficiencia del proceso selectivo no es independiente del tipo de unidad sobre el que la selección actúa. Existen razones para pensar que la

selección entre especies, si realmente existe, debe ser una fuerza relativamente débil, puesto que la magnitud del cambio que puede inducir está limitada por el número de sucesos de especiación y extinción, mucho menor que el de los fenómenos equivalentes -nacimientos y muertes- que son el motor de la selección individual. Por otra parte, debe tenerse en cuenta que para que la selección ocurra, la unidad correspondiente debe interactuar con el medio y esto, por sí sólo, no requiere necesariamente de la existencia de propiedades emergentes propias de dicha unidad. Rechazar la selección entre especies como el mecanismo general causante de las tendencias macroevolutivas no implica que este factor haya podido ser importante en ciertas situaciones excepcionales, algunas de gran trascendencia. Por ello, el neodarwinismo ha recurrido a veces a procesos semejantes para explicar fenómenos como la evolución del sexo.

Aunque la consideración de la deriva genética como agente de cambio evolutivo ya estaba presente en los primeros modelos de la genética de poblaciones, especialmente en los elaborados por S. Wright, las versiones más populares del pensamiento neodarwinista elaboradas a partir de los años 1940 consideraban que la selección natural era el único agente importante de cambio, relegando a las fluctuaciones aleatorias ocasionadas por la deriva a la categoría de mero estorbo incapaz de modificar el resultado final del proceso selectivo. Esta actitud se debió, en buena parte, a que los genéticos que participaron en la formulación del neodarwinismo procedían del campo experimental y tenían una comprensión deficiente de los desarrollos teóricos, aunque no los desdeñaran por completo. La situación se complica porque determinados factores demográficos, como la reducción súbita del censo poblacional o el fraccionamiento de una población en varias, provocan cambios genéticos por deriva que se asemejan a los que cabría esperar de la pura acción selectiva, dificultando considerablemente la interpretación de numerosas observaciones. La deriva genética, como he indicado antes, es consecuencia de un proceso de muestreo de los genes de los progenitores a la hora de la reproducción y, por tanto, la magnitud de las correspondientes fluctuaciones aleatorias de las frecuencias génicas está inversamente relacionada con el número de reproductores de la población considerada. Esta condición, aparentemente inocua, implica que la escala temporal del cambio evolutivo ya

no es la común, especificada en términos del número de generaciones preciso, sino otra que es inversamente proporcional al censo. En otras palabras, la velocidad a la que ocurre un mismo cambio en frecuencia génica será mayor en las poblaciones pequeñas que en las grandes, y la probabilidad de fijación de un gen estará relacionada negativamente con el censo de la población correspondiente. De ahí que la clase de mutaciones denominada cuasineutra incluya mutaciones más y más desventajosas a medida de que el censo va reduciéndose. Distintas escuelas otorgan mayor o menor importancia a una u otra de las fuerzas que determinan el cambio evolutivo y, por ejemplo, lo que a finales de los años sesenta se presentó bajo el título sensacionalista de evolución no darwinista y que más tarde se llamó neutralismo, mantiene que gran parte de la variación genética que se observa a nivel molecular es de tipo cuasineutro y está, por tanto, fundamentalmente sujeta a la acción de la deriva y muy poco o nada a la selección, sin negar por ello la importancia de este último mecanismo como causante de la adaptación. Hoy, el neutralismo ha sido incorporado plenamente al pensamiento evolutivo, al que ha aportado unos métodos de análisis críticos y rigurosos, depurándolo de un arrogante seleccionismo universal.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la profesora Aurora García-Dorado sus atinados comentarios a la versión original de este artículo.

LECTURAS RECOMENDADAS

Para ampliar el contenido de este capítulo, me he limitado a seleccionar un puñado de obras de especial interés a partir de la ingente bibliografía disponible. Debo indicar, sin embargo, que algunas de las opiniones expresadas por los distintos autores citados no coinciden necesariamente con las expuestas en el presente texto.

Kimura, M. (1983) *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jacob, F. (1970) *La logique du vivant. Une histoire de l'hérédité*. Gallimard, París.

Levins, R. y Lewontin, R. (1985) *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

Maynard Smith, J. (1988) *Did Darwin get it right? Essays on games, sex and evolution*. Penguin, Londres.

Mayr, E. (1991) *One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Penguin, Londres.

Moya, A. y Font, E. (coord.) (2004) *Evolution: from molecules to ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.

Provine, W. B. (1977) Role of mathematical population geneticists in the evolutionary synthesis of the 1930's and 40's. En Solomon, D. L. y Walter, C. (coord.): *Mathematical models in biological discovery*, pp. 2-30. Springer, Berlín.



***FÓSILES, CULTURA E
HISTORIA DE LA VIDA***

José Luis Sanz
Universidad Autónoma de Madrid
Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

INTRODUCCIÓN: LA PALEONTOLOGÍA EVOLUTIVA

La paleontología evolutiva constituye el máximo nivel de síntesis de la ciencia paleontológica, lo mismo que la biología evolutiva lo es de la biología en general. Evidentemente la paleontología evolutiva forma parte de la biología evolutiva, especialmente a través de lo que se conoce como macroevolución. Entendemos como tal el estudio de los modelos y procesos evolutivos relacionados con la aparición, radiación y extinción de especies y taxones supraespecíficos en el tiempo. Así, el límite con la microevolución se sitúa “por encima y por debajo” de la formación de especies (Minkoff, 1983; Strickberger, 1990; Braga y Rivas, 2002; Futuyma, 2005; Jablonski, 2007). De modo que podríamos definir a la paleontología evolutiva como el estudio de los modelos y procesos evolutivos en la evidencia proporcionada por el registro fósil (Sanz, 2006). Recordemos, por último, que los modelos se refieren a los patrones que describen el orden de la naturaleza (por ejemplo, una hipótesis filogenética o un diagrama del registro en el tiempo de los diferentes géneros de dinosaurios). Además, entendemos por procesos a los mecanismos propuestos para explicar la génesis de los modelos (por ejemplo, la selección natural o las radiaciones evolutivas, véase más adelante) (Grande y Rieppel, 1994).

Una de las disciplinas más importantes de la paleontología evolutiva es la paleobiología, que ha experimentado espectaculares avances desde las primeras décadas del darwinismo inicial. Darwin sentó las bases de muchas de las áreas temáticas principales de la moderna paleobiología. Por ejemplo, la diversificación de las especies a partir de un linaje ancestral (*Tree of life*, Árbol de la vida) o la necesidad de que la clasificación biológica tenga una base genealógica. Darwin formuló un planteamiento evolutivo para el concepto de extinción que había sido propuesto por Cuvier, y adelantó el concepto de *Deep Time* (tiempo profundo) (Padian, 2008). A partir de finales de la década de 1930 se construye el gran paradigma de la biología evolutiva, el neodarwinismo sintético, que todavía constituye nuestra base principal para abordar el estudio de la evolución de los seres vivos. El adjetivo sintético se refiere a la confluencia y coordinación de disciplinas diversas, como la zoología, la genética o la paleontología. Dentro del ámbito paleobiológico las aportaciones más importantes fueron planteadas por George Gaylord Simpson, cuyos

trabajos en ritmo evolutivo, taxonomía, biogeografía y otros temas revolucionaron el estudio de los modelos y procesos en el registro fósil.

En la década de 1970 comienza una gran renovación de la paleobiología liderada por paleontólogos norteamericanos como Stephen Jay Gould, David Raup y Jack Sepkoski. Esta etapa se caracteriza sobre todo por los intentos para transformar la paleobiología en una disciplina nomotética, adaptando los métodos cuantitativos procedentes de otras áreas de conocimiento de la historia natural (Sepkoski, 2005). Dentro de esta “revolución paleobiológica” de la segunda mitad del siglo XX el autor más importante es, sin duda, Gould, que construyó un influente cuerpo de conceptos, herramientas e interpretaciones derivados del análisis del registro fósil. Además, Gould fue un activo divulgador de la paleontología evolutiva, y de la evolución en general, que trató de generar “un nuevo tipo de paleontólogo” y concienciar a la sociedad de la importancia del estudio de la historia de los seres vivos.

Las aportaciones de Gould a la paleobiología son numerosas e importantes, y fueron resumidas en su último libro “La estructura de la teoría de la evolución” (2004). En colaboración con Niles Eldredge, Gould desarrolló la hipótesis del equilibrio intermitente (*Punctuated Equilibrium*) que plantea una explicación evolutiva a la clásica interpretación desconfiada del registro fósil como una serie de evidencias discretas, incompletas, de difícil interpretación. La discontinuidad del registro fósil es estructuralmente evidente y determinados factores geológicos y ecológicos constituyen causas bien aceptadas y comprendidas. Pero ¿no existirán otros factores? El equilibrio intermitente propone que el proceso de especiación es esencialmente discreto, y las especies se mantienen durante largos lapsos de tiempo sin cambios genotípicos apreciables, hasta que se desarrolla un rápido proceso que conduce, en pocos miles de años, a la aparición de una nueva especie (Eldredge and Gould, 1972; Gould and Eldredge, 1977, 1993). Una de las constantes más evidentes de la trayectoria gouldiana fue su continua crítica al programa adaptacionista, lo que no significa, evidentemente, que Gould no creyera que la selección natural era uno de los principales motores del proceso evolutivo. Simplemente, que además de los factores funcionalistas, adaptativos (ambientalistas), existen otros determinados por los procesos morfogenéticos (internalistas). En Alemania estas ideas fueron desarrolladas dentro de la trama

conceptual denominada morfología construccional (*Konstruktionsmorphologie*) (Seilacher, 1970, 1991) que añade a los clásicos factores adaptativos y filogenéticos del neodarwinismo aquellos relacionados con los procesos de fabricación de los seres vivos (fabricacionales o estructurales según la terminología de Gould, 2004). De manera que Gould trató de poner de manifiesto la importancia de las restricciones impuestas por los procesos de desarrollo y las propiedades geométricas de la forma de los seres vivos, para entender su historia evolutiva. Otros factores adicionales ampliamente estudiados por Gould fueron los procesos de selección por encima de la natural (selección de especies) o la importancia de los eventos de extinción (Johnson, 2002). En definitiva, la monumental obra de Gould ha contribuido notablemente a una mayor asociación de la paleontología con otras disciplinas evolucionistas, especialmente la biología molecular y del desarrollo. Después de Gould, “¡... incluso biólogos moleculares se atreven a utilizar la palabra Cámbrico en una frase!” (Carroll, 2002).

OBJETIVOS DE LA PALEONTOLOGÍA EVOLUTIVA

El principal objetivo de la paleontología evolutiva es el estudio de la configuración de la historia de la vida, así como el análisis de las causas que han determinado dicha configuración. Para ello, la paleontología evolutiva estudia los fósiles, documentos únicos que proceden de los organismos vivos existentes en nuestro pasado remoto. El registro fósil está formado por el conjunto de dichos documentos históricos que conocemos en un momento dado, y su incremento ha sido espectacular en los últimos años. Este incremento no sólo se refiere al número estricto de fósiles, sino también a su cualidad o tipo. Restos esqueléticos diversos, como conchas de moluscos o huesos de vertebrados, constituyen los tipos clásicos. Pero en los últimos años se ha podido constatar que otras clases de fósiles, como estructuras “blandas”, no esqueléticas, o restos de biomoléculas, también pueden encontrarse en las rocas sedimentarias (Sanz, 2007b). Así, se conocen en la actualidad fósiles de tejidos no esqueléticos como vasos sanguíneos y células de un hueso de dinosaurio de unos 68 millones de años (ma) (Schweitzer et al., 2007). Por otra parte, se han obtenido derivados del ferruginol (compuesto terpenoide con

propiedades antitumorales y antibacteriales existente en coníferas actuales) en madera de conífera fósil del Jurásico Medio de Polonia (168 ma) (Marynowski et al., 2007). La lista de casos singulares de preservación excepcional podría alargarse considerablemente. El resultado es la aparición de una paleontología molecular que sin duda tendrá un papel cada vez más importante en las próximas décadas. Junto con el cada vez más frecuente hallazgo de estos fósiles (que hace décadas se consideraban de conservación imposible) la paleontología evolutiva ha aplicado en los últimos años novedosos y eficaces métodos de observación. Una de las técnicas con mayor potencial procede de la generación de “fósiles virtuales”, que pueden ser manipulados y sometidos a una disección (Fig. 1). Estos documentos virtuales se obtienen mediante técnicas tomográficas de rayos x que generan secciones sucesivas del objeto, posteriormente ensambladas por métodos informáticos (Donoghue et al., 2006; Sutton, 2008).

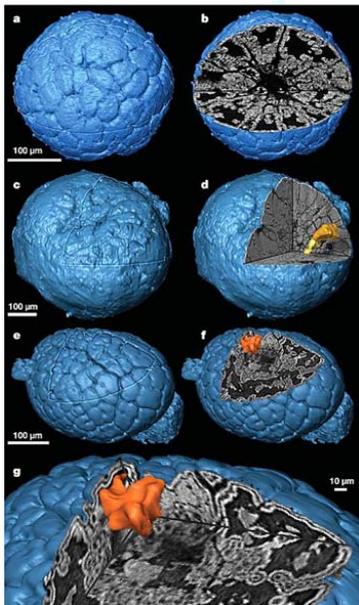


Figura 1. Fósiles virtuales. Imágenes de embriones del Cámbrico Inferior de China obtenidas mediante técnicas de tomografía de rayos x. Éstos fósiles virtuales pueden ser “disectados”, e incluso se puede identificar determinados blastómeros (células no diferenciadas después de la segmentación del cigoto) (según Donoghue et al., 2006).

La paleontología evolutiva moderna persigue multitud de objetivos. Solamente van a ser descritos y discutidos cuatro de los que se han mostrado más activos en los últimos años: el estudio del origen de los planes corporales animales; la construcción y datación de un árbol de la vida cada vez más fiable; la formulación de hipótesis de correlación entre eventos evolutivos y cambios detectados en el medio ambiente y la descripción y análisis de la biodiversidad histórica.

ORIGEN DE LOS PLANES CORPORALES EN METAZOOS.

Como más adelante veremos los primeros animales aparecen en el registro fósil hace unos 600 ma. A partir de estos primeros registros la paleontología evolutiva trata de reconstruir la secuencia de cambios morfológicos que han conducido desde los ancestros más distantes a las formas actuales, a través de los llamados grupos troncales o *Stem-groups* (Jefferies, 1979). El grupo troncal de un linaje determinado está constituido por todos los taxones emparentados con un grupo corona (*Crown-group*) que, obviamente, no pertenecen a él. El grupo corona se define como el ancestro común del conjunto de formas vivientes de un linaje y todos sus descendientes. De manera que el grupo troncal está formado típicamente por una secuencia de linajes que pueden ser estudiados a partir de sus restos fósiles. Cada nodo de esta secuencia está caracterizado por una combinación singular de novedades evolutivas, que se van añadiendo secuencialmente para finalmente generar la combinación de caracteres típica del ancestro del *Crown-group* (Fig. 2).

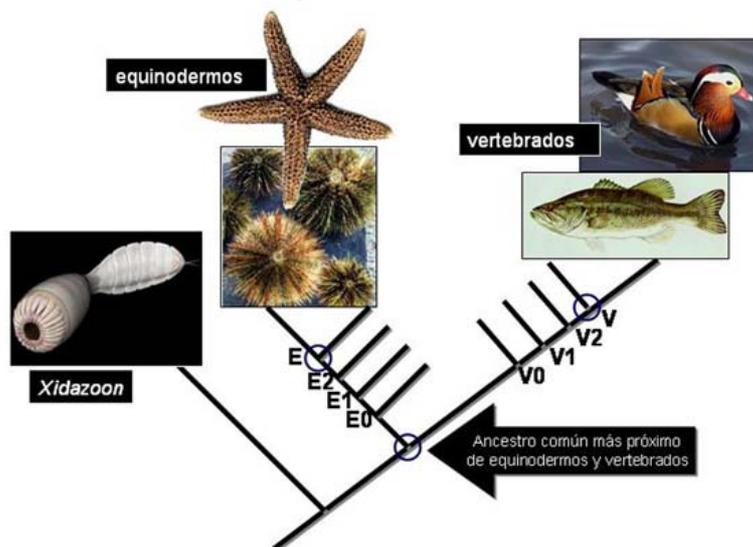


Figura 2. Para descubrir la secuencia de transformación de caracteres que ha conducido al *Crown-group* de equinodermos y al de vertebrados (E, ancestro hipotético del *Crown-group* de equinodermos; V, de vertebrados) se ha estudiado la evidencia del registro fósil, que procede de los diversos nodos de cada *Stem-group* (E0-E2, en equinodermos; V0-V2 en vertebrados). Por otra parte, siempre se ha creído que equinodermos y vertebrados (deuteróstomos) están estrechamente emparentados. El registro fósil nos permite conocer cómo sería el ancestro común de equinodermos y vertebrados (*Xidazoon*, del Cámbrico Inferior de China).

Esta combinación constituye lo que tradicionalmente se ha denominado plan corporal o conjunto de rasgos que diferencian a cada linaje principal de animales (por ejemplo, tener un exoesqueleto y patas articuladas en artrópodos como insectos o cangrejos, o simetría pentarradiada y sistema ambulacral en equinodermos, estrellas y erizos de mar). Puede comprenderse que el desarrollo de estos planes corporales sería imposible de estudiar si no tuviésemos restos fósiles de este proceso histórico. Es decir, si no tuviésemos documentos que nos permitan ver qué cambios ancestrales se operaron y cuándo se generaron dichos cambios. En la actualidad sabemos que la mayoría de estos cambios se gestaron entre el precámbrico superior y el Cámbrico, en un lapso de tiempo cuya edad absoluta puede estimarse entre 600-500 ma. Se trata de una época decisiva del proceso evolutivo de los animales que se conoce con el nombre de explosión cámbrica (véase más adelante apartado “Breve historia de la vida”). En definitiva, uno de los objetivos prioritarios de la paleontología evolutiva en los últimos años ha sido la reconstrucción de los grupos troncales de los metazoos, con el fin de comprender de forma adecuada la evolución de los animales.

EL ÁRBOL DE LA VIDA

La reconstrucción de las relaciones de parentesco entre los diferentes organismos (hipótesis filogenéticas) es uno de los objetivos esenciales de la biología evolutiva, base ineludible para fundamentar nuestro conocimiento sobre la historia de los seres vivos. La paleontología evolutiva contribuye mediante la información morfológica derivada del estudio del registro fósil, proporcionando además la evidencia necesaria para datar los eventos de divergencia entre los diferentes linajes de organismos, es decir, para calibrar mediante el factor tiempo las hipótesis filogenéticas.

La reconstrucción genealógica se realiza mediante una herramienta de uso generalizado denominada sistemática filogenética o cladística, por su total subordinación al concepto de clado (grupos monofiléticos, es decir, linajes de organismos que poseen un antecesor común que no lo es de ningún otro ser vivo). Para tratar de encontrar estos clados la cladística utiliza el concepto de novedad evolutiva o sinapomorfía, es decir, un rasgo que procede de un

antecesor común próximo, compartido por dos o más descendientes (Sanz, 2002). Imaginen que quieren establecer una hipótesis de relaciones de parentesco entre un caballo, un ser humano y un lagarto. Para ello, cuentan con dos caracteres. Primero el tipo de tegumento (pelo en el ser humano y en el caballo y escamas en el lagarto). Segundo el número de dedos en la mano (cinco en el lagarto y el ser humano y uno en el caballo). Si nos guiásemos exclusivamente por este último carácter propondríamos que el ser humano y el lagarto, por tener ambos cinco dedos, están más estrechamente emparentados entre sí que con el caballo. Esta hipótesis genealógica sería evidentemente falsa, puesto que el carácter procede de un ancestro común muy lejano (un tetrápodo primitivo que vivió hace más de 350 ma). Como usted bien sabía, la solución de nuestro dilema de emparentar un hombre, un caballo y un lagarto pasa por proponer que los dos primeros tienen un ancestro común más cercano que con el lagarto. Y este ancestro común más cercano era ya un mamífero que tenía pelo, y no escamas.

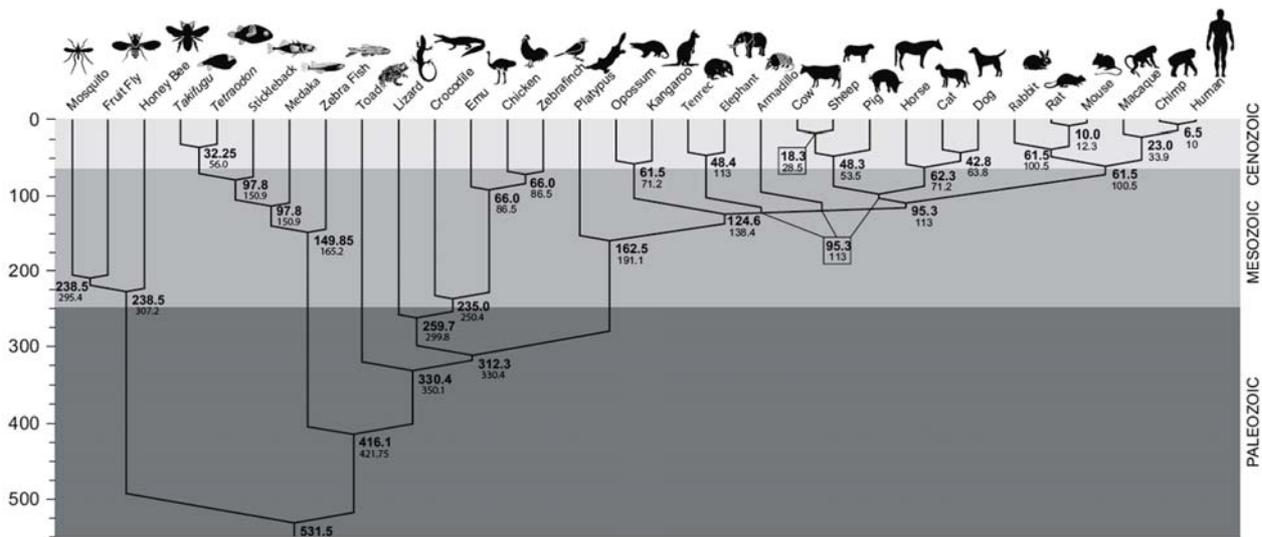


Figura 3. Árbol filogenético de diversos animales bilaterales, artrópodos y vertebrados, basado en datos genómicos. En cada nodo (punto de ramificación de dos grupos hermanos) la cifra en negrita indica su datación mínima y debajo, en caracteres más pequeños, la edad máxima. Así, por ejemplo, el momento de divergencia entre vertebrados e insectos (mosquito, mosca de la fruta y abeja) se produjo, como mínimo, hace 531,5 ma y, como máximo, hace 511,8 ma (según Benton and Donoghue, 2007).

Con este método la moderna biología evolutiva construye hipótesis de relaciones de parentesco cada vez más fiables. El registro fósil calibra los árboles filogenéticos que proceden de diversos ámbitos, tanto neontológicos (filogenias moleculares, morfológicas u otras) como paleontológicos. Los fósiles

proporcionan un mínimo fiable de edad para los momentos de diversificación de las ramas de un árbol filogenético determinado. Esta datación mínima se obtiene considerando la edad del fósil más antiguo perteneciente a cualquiera de los dos linajes que parten de un nodo determinado (que en cladística se llaman grupos hermanos, *Sister-groups*) (Fig. 3).

La delimitación de la datación máxima, menos fiable, se obtiene mediante las máximas edades de los dos grupos hermanos y la edad de una formación fosilífera adecuada subyacente que carezca de un fósil del clado correspondiente (Benton and Donoghue, 2007).

CORRELACIÓN VIDA-MEDIO AMBIENTE.

Ya se ha comentado la diatriba entre internalistas y ambientalistas. Independientemente de esta polémica (que creo hoy superada hasta cierto punto) es evidente que el estudio del registro fósil pone de manifiesto cambios macroevolutivos que indican una correlación entre los eventos de la vida y el medio ambiente. De esta forma, parece que factores como la temperatura han afectado al decurso de la evolución de la materia viva, tanto en términos globales como con un carácter más particular. El análisis de la configuración del registro fósil de los últimos 520 ma ha sido comparado con datos de paleotemperatura de la superficie del agua en latitudes bajas durante el mismo período. La biodiversidad global (riqueza de familias y géneros) está relacionada con la temperatura, y ha sido relativamente baja durante las fases históricas de efecto invernadero (Mayhew et al., 2008). En la evolución de los peces actinopterigios durante el Jurásico Superior y el Cretácico la diversidad de determinados grupos marinos se correlaciona positivamente con la temperatura y negativamente para un linaje concreto (Cavin et al., 2006). Por otro lado, se cree que la aparición de los primeros macroorganismos de la Biota de Ediacara (hace unos 575 ma, véase más adelante) se correlaciona con un evento de oxigenación, y que un ambiente oxigénico estable permitió la aparición de los primeros animales bilaterales (Canfield et al., 2007). Por último, Huntley et al. (2006) indican que la evolución primitiva de los protistas (algas, protozoos y otros organismos) está claramente correlacionada con las

glaciaciones globales del precámbrico superior y con la aparición de los primeros animales y su posterior radiación.

BIODIVERSIDAD HISTÓRICA.

Una de las cuestiones clásicas en el estudio del registro fósil se refiere a la configuración o patrón histórico de la biodiversidad. Dicho de otra manera ¿el proceso evolutivo ha generado de forma incesante un incremento en el número de formas de vida diferentes que han habitado La Tierra? ¿Qué factores principales determinan la biodiversidad a lo largo del tiempo? Uno de los primeros naturalistas que se planteó estos interrogantes fue el geólogo británico John Phillips. Contemporáneo de Darwin, Phillips propuso una curva de diversidad histórica que, con oscilaciones, reconocía dos períodos principales de extinción en masa que separaban las tres eras principales (Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico). Como luego veremos, estas dos grandes extinciones, cada vez mejor estudiadas, son la permo-triásica (límite Paleozoico-Mesozoico) y la finicretácica (límite Mesozoico-Cenozoico). Otra característica de la curva de biodiversidad histórica de Phillips es su reconocimiento de que el número de formas de vida ha aumentado desde el Paleozoico a nuestros días, naturalmente con las oscilaciones impuestas por las crisis bióticas.

Darwin y Lyell sostenían que la fiabilidad del registro fósil para el estudio de la biodiversidad histórica era escasa, debido a su irregularidad. Es bien conocida la alegoría de Darwin comparando los estratos fosilíferos a un libro en el que se hubieran arrancado multitud de páginas. La historia narrada en tal libro sería imposible de descifrar. Por el contrario, otros naturalistas como Phillips sostenían que el registro fósil era suficientemente fiable como para dar una idea general (hoy diríamos macroevolutiva) de la biodiversidad en el tiempo. Desde aquí, gran parte de los paleontólogos de finales del siglo XIX y del XX tuvieron serias dudas sobre la utilidad del registro fósil para estudiar la biodiversidad histórica. Este pesimismo cambió radicalmente desde las dos últimas décadas del siglo XX. En 1981 cuatro paleontólogos norteamericanos (Sepkoski, Bambach, Raup y Valentine) compararon evidencias independientes del registro fósil. Llegaron a la conclusión de que una curva como la que había

propuesto Phillips más de un siglo atrás era una representación aproximada, pero aceptable, de la biodiversidad histórica. A partir de aquí, hasta nuestros días, otros paleontólogos han refinado considerablemente la curva, gracias a nuevos métodos de análisis matemáticos y, por supuesto, al incremento ya comentado en el número conocido de documentos fósiles. La Fig. 4 representa la hipótesis más consensuada en la actualidad sobre biodiversidad histórica (Alroy et al., 2008). El eje de abscisas representa el tiempo. En ordenadas, número de géneros de metazoos (animales) marinos. La curva de línea fina es la propuesta por Sepkoski (1996), mientras la de línea gruesa procede de Alroy et al. (2008). Como es evidente, la configuración de la curva está determinada por tres factores principales: eventos de radiación, de extinción y de post-extinción.

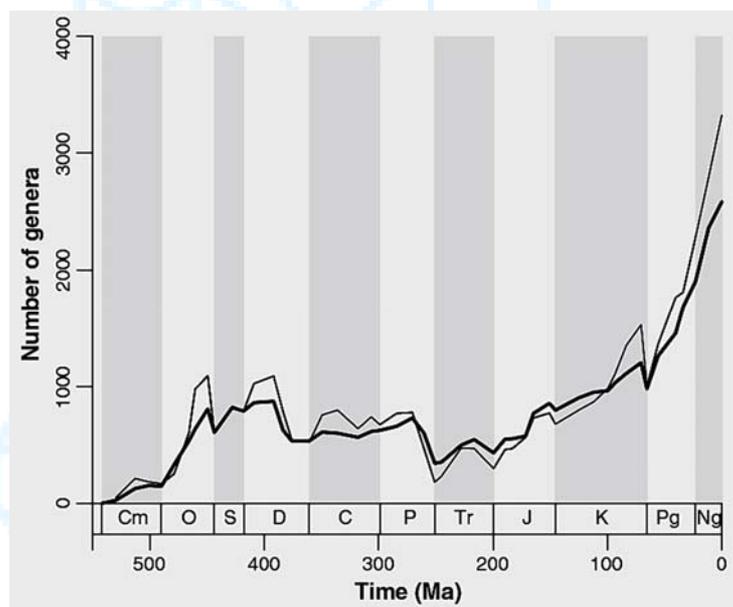


Figura 4. Curva de biodiversidad histórica. En ordenadas, número de géneros de animales marinos, en abscisas el tiempo. Cm, Cámbrico; O, Ordovícico; S, Silúrico; D, Devónico; C, Carbonífero; P, Pérmico; Tr, Triásico; J, Jurásico; K, Cretácico; Pg, Paleógeno; Ng, Neógeno. La curva fina procede de Sepkoski (1996). La más gruesa de Alroy et al. (2008) (según Alroy et al., 2008).

Entendemos por radiación el fenómeno evolutivo que genera una relativamente rápida originación de nichos ecológicos diversos, por eventos de especiación repetidos dentro de un linaje determinado, que conduce a una fuerte divergencia evolutiva y diversidad ecológica en una región particular (Sudhaus, 2004). Desde este punto de vista el concepto de radiación afecta no sólo a la biodiversidad sino también a la divergencia ecológica. Así, pueden

distinguirse tres tipos de radiación: aquéllas que se producen después de una colonización exitosa, las generadas a partir de los supervivientes de una extinción en masa (es decir, un fenómeno de post-extinción) y las relacionadas con la aparición de novedades evolutivas (Sudhaus, 2004). En los dos primeros casos los factores de azar son de gran importancia y las especies fundadoras de una radiación pueden ser formas relativamente poco especializadas. En el tercer caso las especies fundadoras son más especializadas y presentan diversas novedades evolutivas acumuladas en la línea ancestral, que suponen la abertura de una nueva ecozona (Fig. 5). De manera que la aparición de novedades evolutivas puede explicar un incremento en el número de taxones (especies o taxones supraespecíficos) y un aumento en la abundancia de individuos, con el correspondiente impacto ecológico (Jackson and Erwin, 2006).

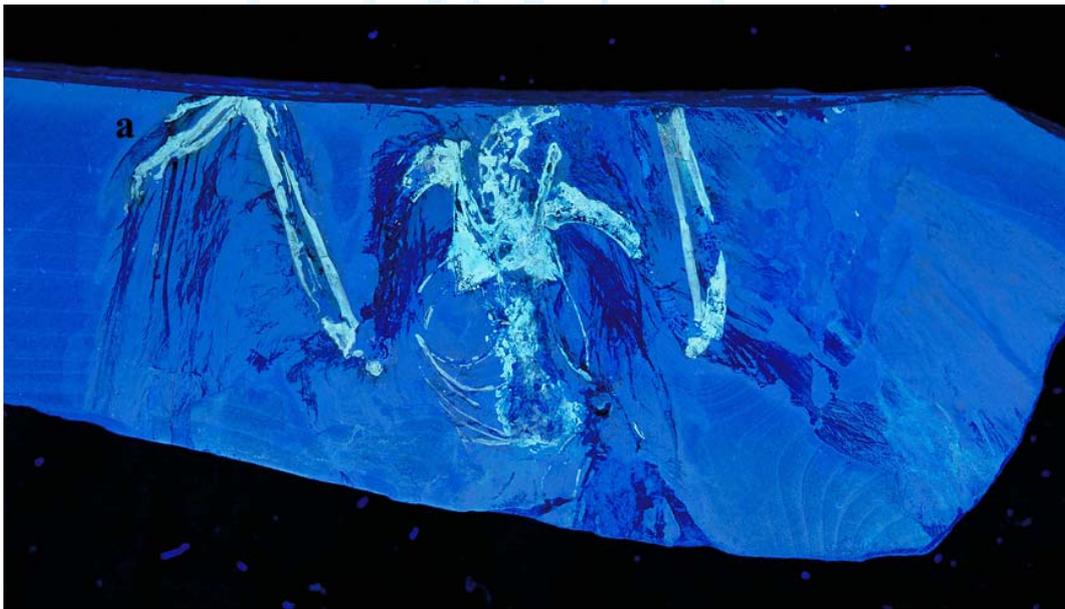


Figura 5. Holotipo del ave ancestral del Cretácico Inferior de Las Hoyas (Cuenca) *Eoalulavis*. Este fósil indica que las primeras álulas aparecieron en las aves al menos hace unos 125 ma. El álula supone una novedad evolutiva importante, que permite realizar un vuelo más seguro y eficaz. Junto con otras novedades evolutivas, el álula permitió a las aves Ornithothoraces (que incluyen a dos linajes principales, las extintas enantiornitas y las aves actuales, neornitas) una gran radiación a partir del Cretácico Inferior. a, posición del álula. El tamaño de *Eoalulavis* es comparable al de un jilguero actual. Foto cortesía del Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha en Cuenca.

Volvamos ahora a la curva de la Fig. 4. Su trazado inicial indica dos zonas de radiación general muy importantes para entender la historia evolutiva de los metazoos. En primer lugar el segmento inicial de la curva representa la aparición y gran radiación de los animales, especialmente los llamados

bilaterales (es decir, todos aquellos animales que no son ni esponjas ni corales o medusas y que, como nosotros, tienen un plano axial de simetría, e incluyen grupos tan diversos como cangrejos, escarabajos, lombrices, calamares, almejas, peces, reptiles, aves y mamíferos, entre muchos otros). Este gran evento de la diversificación animal se conoce con el nombre de explosión cámbrica (véase más adelante “Breve historia de la vida”). Durante el Ordovícico se genera un nuevo evento de radiación general (gran evento ordovícico de biodiversificación) (Kerr, 2007). En algo menos de 50 ma se produce una enorme variedad de radiaciones evolutivas que en el ámbito estrictamente marino implica el mayor evento de diversificación conocido, generado desde la plataforma continental a los ambientes oceánicos abiertos, pelágicos. El final de este gran evento ordovícico de biodiversificación está marcado por la primera de las grandes extinciones en masa, producida aproximadamente hace unos 443 ma. Las siguientes extinciones masivas se produjeron durante el Devónico Superior (374 ma), al final del Pérmico (extinción permo-triásica, 251 ma), al final del Triásico (200 ma) y al final del Cretácico (extinción finicretácica, 65 ma). Estos importantes eventos se conocen popularmente como “las cinco grandes”. Lamentablemente no existe en la actualidad una teoría unificada sobre las extinciones masivas, que conteste a dos preguntas esenciales: ¿cuáles fueron sus causas? y ¿por qué son selectivas (es decir, desaparecen determinados organismos y otros sobreviven)? Desde luego, no parece existir una causa explicativa común o un único conjunto de cambios climáticos o ambientales comunes a las cinco grandes (Twichett, 2006). Entre los eventos de extinción en masa mejor conocidos están el permo-triásico y el finicretácico. Ambos acontecimientos han sido explicados por erupciones masivas y/o impactos de objetos extraterrestres (White and Saunders, 2005). También se ha formulado como causa importante las variaciones del nivel de las aguas marinas (Hallam and Vignall, 1999). De entre las cinco grandes la más severa parece haber sido la permo-triásica, en la que las compilaciones globales del estudio del registro fósil indican una desaparición del 50% ó más de todas las familias, tanto en ecosistemas marinos como continentales. Esta cifra supone un porcentaje de extinción entre el 80-96% al nivel de especie (Benton et al., 2004) (Fig. 6).

El estudio de los fenómenos que ocurren después de una extinción en masa es uno de los temas más atendidos de la paleontología evolutiva de nuestros días. La recuperación post-extinción se ha revelado como un fenómeno mucho más complejo de lo que se creía. La ecología se reconstruye a partir de sistemas de baja diversidad, a menudo mediante linajes oportunistas.

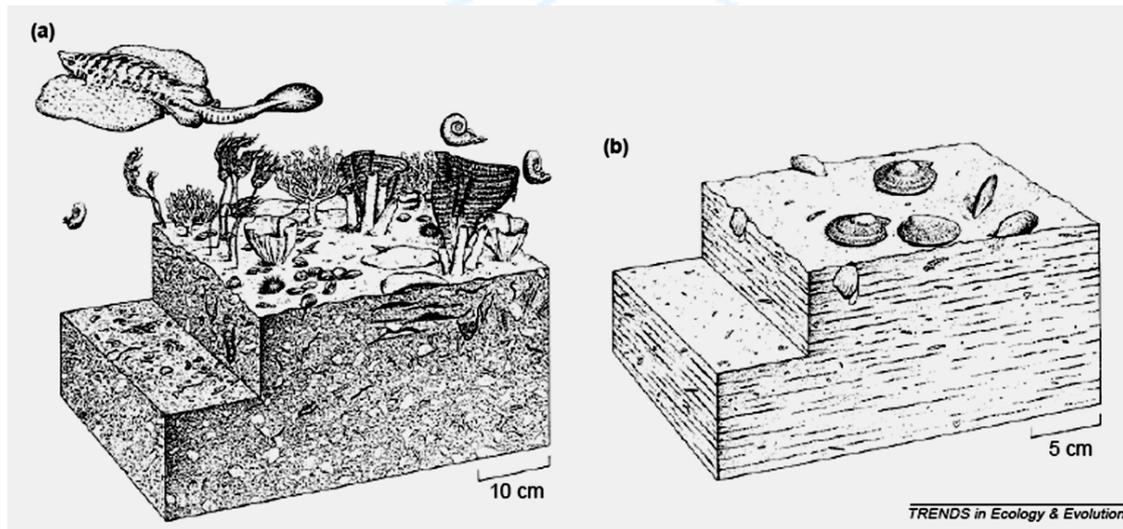


Figura 6. Bloques diagrama que reconstruyen el fondo marino en el sur de China inmediatamente antes (a) y después (b) de la extinción en masa permo-triásica. Un ecosistema recifal, en el que se pueden identificar cien o más especies, se reduce, después de la crisis biótica, a un ambiente empobrecido habitado por cuatro o cinco especies (según Benton and Twitchett, 2003).

En algunos aspectos, la recuperación es parecida a la sucesión ecológica, aunque existen importantes diferencias relacionadas con la construcción de nichos innovadores (Solé et al., 2002). Las extinciones en masa no “rellenan” los vacíos, sino que parecen colapsar el ecoespacio, que se reconstruye durante el período de recuperación (Erwin, 2001). Los fenómenos de extinción, con sus post-extinciones correspondientes, constituyen determinantes mayores de la historia de la materia viva, cambiando radicalmente el devenir de los procesos evolutivos (Braga y Rivas, 2002). Las extinciones en masa producen un sesgo a nivel de especies o incluso taxones supraespecíficos, en los que fenómenos microevolutivos clave, como la diversidad intraespecífica, parecen factores de escasa importancia. Los eventos de extinción masiva son fenómenos macroevolutivos que favorecen a ciertas especies en los ecosistemas, no ciertos individuos en las poblaciones, e implican la desaparición de secciones enteras de la materia viva (Combes, 2008).

BREVE HISTORIA DE LA VIDA

-Los primeros seres vivos

La edad de la Tierra se estima actualmente en unos 4500 ma. Las primeras evidencias de rocas sedimentarias (en este caso, un metaconglomerado, es decir, un conglomerado metamorfozido) han sido halladas en Jack Hills (oeste de Australia). Estos depósitos, procedentes de un delta de hace unos 4400 ma (Wilde et al., 2001) refutan la hipótesis de que la superficie terrestre fue un mar de lava durante cientos de millones de años después de la formación del planeta (hipótesis conocida como período Hadeico o Hadeense). Por el contrario, la temperatura era suficientemente baja como para permitir la existencia de grandes masas de agua líquida (hipótesis de la Tierra Fría Primitiva, *Cool Early Earth*) (Valley et al., 2002; Valley, 2005). Fueron estas aguas en donde surgieron las primeras manifestaciones de la vida. Sus primeras evidencias en el registro fósil aparecen en forma de lo que los paleontólogos llaman fósiles químicos, es decir, compuestos o elementos orgánicos procedentes de seres vivos. Se trata de carbono presente en glóbulos de grafito que contiene una reducción apreciable en el isótopo ^{13}C , lo que indica su origen fotosintético (Rosing, 1999; Grassineau et al., 2005). Parece muy probable que es estos microbios fotosintéticos fuesen cianobacterias. De hecho, geólogos y paleontólogos han discutido desde hace décadas sobre el carácter biótico o abiótico de determinadas formas rocosas muy antiguas, con una edad de unos 3400-3500 ma. Estas rocas consisten en estructuras laminadas muy semejantes a lo que se denominan estromatolitos (Fig. 7), formaciones biogénicas procedentes de la actividad fotosintética de colonias cianobacterianas.



Figura 7. Estromatolitos fósiles en el oeste de Australia, que tienen una edad de 3400 ma. La barra de escala es de 10 cm (según Awramik, 2006).

Finalmente existe en la actualidad evidencia de que estos posibles estromatolitos antiguos (procedentes de Sudáfrica y del oeste de Australia) son realmente de origen orgánico (Van Kranendonk et al, 2003; Tice and Lowe, 2004). Los estromatolitos existen todavía en las biotas actuales, aunque como un pálido reflejo de su enorme desarrollo hace miles de millones de años, constituyendo la forma de vida dominante de este planeta hasta la aparición de los eucariotas. Pero antes de comentar este importantísimo acontecimiento una reflexión. ¿Se ha preguntado usted alguna vez si ha existido siempre oxígeno en este planeta? La respuesta es no. Se cree que durante cientos de millones de años la atmósfera terrestre estuvo compuesta esencialmente por dióxido de carbono, nitrógeno e hidrógeno. La actividad fotosintética de las cianobacterias generó el oxígeno suficiente para cambiar la composición atmosférica planetaria de anoxigénica a oxigénica. Esta transición se realizó hace unos 2300 ma (Bekker et al., 2004; Kump, 2008). Cientos de millones de años después aparecen en el registro fósil los primeros eucariotas, que representan un enorme paso en la evolución de la materia viva. De hecho, todos los metazoos (animales) somos eucariotas multicelulares.

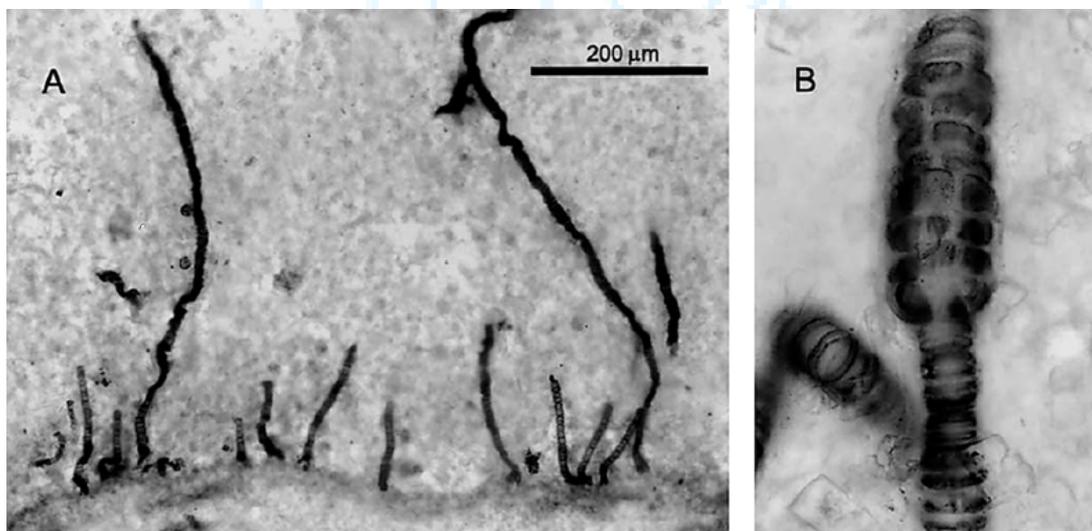


Figura 8. Restos fósiles de eucariotas de la Formación Hunting (isla Somerset, Canadá ártico), de hace unos 1200 ma. Pertenecen al género *Bangiomorpha*. A, población colonizando una superficie estabilizada. B, espécimen uniseriado y multiseriado (según Butterfield, 2000).

Las primeras células eucariotas conocidas en el registro fósil aparecen en el norte de Australia, con una edad de 1500 ma (Javaux et al, 2003). Estos eucariotas primitivos se incluyen dentro de un grupo que los paleontólogos

llaman acritarcos, que constituyen un conjunto heterogéneo (polifilético) de seres vivos. Los acritarcos formaron, junto con las cianobacterias, la mayor parte del fitoplancton de los mares y océanos del precámbrico reciente (1500-542 ma), aunque también son abundantes durante el Cámbrico (Huntley, 2006). Los acritarcos son difíciles de relacionar con alguno de los linajes actuales eucariotas (López-García et al., 2006). Desde este punto de vista el fósil más antiguo identificado con un linaje eucariótico existente en nuestros días (algas rojas) es el género *Bangiomorpha*, datado en unos 1200 ma, procedente de la isla de Somerset, en el Canadá ártico (Butterfield, 2001) (Fig. 8).

-La aparición de los animales

La identificación de los primeros restos de metazoos en el registro fósil es un tema muy debatido. En 1998 el prestigioso paleontólogo alemán Adolf Seilacher, y coautores, publicaron un estudio de fósiles precámbricos en forma de galerías horizontales (icnofósiles) concluyendo que, por sus características, deberían pertenecer a organismos vermiformes y por tanto, triblásticos (bilaterales). Pero lo más sorprendente es que la edad de estos icnofósiles era de 1000 ma. Esta evidencia, procedente de rocas del norte de La India, fue re-datada por Rassmunssen, Bose et al. (2002) en 1628 ± 8 - 1599 ± 8 ma. En este mismo año fueron estudiados icnofósiles parecidos a los de La India procedentes del suroeste de Australia, con una edad entre 2016 ± 6 - 1215 ± 20 ma (Rassmunssen, Bengtson et al., 2002). Las conclusiones eran parecidas: las galerías habían sido generadas por organismos vermiformes, móviles y productores de mucus. El origen orgánico de las galerías del norte de La India (Formación Chorhat) ha sido puesto en duda recientemente, argumentando que su diámetro cambia a lo largo de su trazado y que se parecen mucho a estructuras actuales que se producen por fenómenos estrictamente geológicos (Hofmann, 2005). Por otra parte, algunos paleontólogos piensan que estos posibles icnofósiles tan antiguos, aunque fueran realmente de origen orgánico (los australianos, de hecho, no han sido cuestionados) podrían estar producidos por un organismo mucho más primitivo, algo parecido a una forma como *Dyctiostelium* (Amoebozoa: mohos mucilaginosos plasmodiales que tienen fases móviles). ¿Por qué esta reticencia a admitir que los primeros

metazoos bilaterales tendrían 1000 ma ó más? Primero porque no es congruente con el resto del registro fósil. Los icnofósiles comienzan a aparecer de forma generalizada 500 ma después. Por otra parte, aunque ha existido un cierto conflicto entre el registro fósil y las filogenias moleculares en lo que se refiere a la edad de los animales bilaterales (Gu, 1998) parece superado en la actualidad. Admitiendo que la tasa de evolución molecular de los vertebrados es significativamente menor que la de los invertebrados, la edad de aparición de los metazoos bilaterales sería de unos 573 ma; la de el ancestro común de bilaterales y cnidarios (corales y medusas) de 615 ma, y el primer animal habría existido hace unos 653 ma (Petersen et al., 2004).

-El Ediacariense

En definitiva, parece actualmente que la hipótesis más probable sería admitir que los primeros animales bilaterales aparecen dentro de lo que se denomina período Ediacariense, en el que, como vamos a ver, se tiene constancia de que existían ya animales más primitivos, como esponjas y corales. El Ediacariense comienza hace unos 635 ma (Knoll et al., 2004) cuando se funden los hielos de una de las glaciaciones más severas de la historia de La Tierra (en inglés *Marinoan*, que me atrevo a traducir como Marinoica). La glaciación Marinoica se produjo durante unos 12 ma (Bodiselsch et al., 2005) y generó una espesa capa de hielo que cubrió todo el planeta (*Snowball Earth Hypothesis*, hipótesis de La Tierra como una bola de nieve) (Kirschvink, 1992; Hoffman et al., 1998). Nadie ha podido establecer hasta ahora de forma más o menos precisa cómo afectaría un planeta congelado a la biota de la época, aunque por supuesto, debió hacerlo (Maruyama and Santosh, 2008). Algunos autores piensan que existiría una banda ecuatorial de agua líquida, una especie de santuario para organismos marinos en donde la fotosíntesis todavía sería posible (Hyde et al., 2000; Crowley et al., 2001).

En definitiva no sabemos cómo afectaron los hielos al desarrollo evolutivo de los animales, pero lo cierto es que sus primeros fósiles bien identificados aparecen en la Formación Doushantuo, en el sur de China, datada en 600 ma, poco después de la glaciación Marinoica. Las rocas fosilíferas de la Formación Doushantuo son fosfatos que han permitido una extraordinaria preservación de

los organismos de la época. Contienen evidencias notables de esponjas silíceas (Li et al., 1998) y también de corales del grupo de los tabulados (Xiao et al., 2000), extinguidos al final del Paleozoico (Fig. 9).

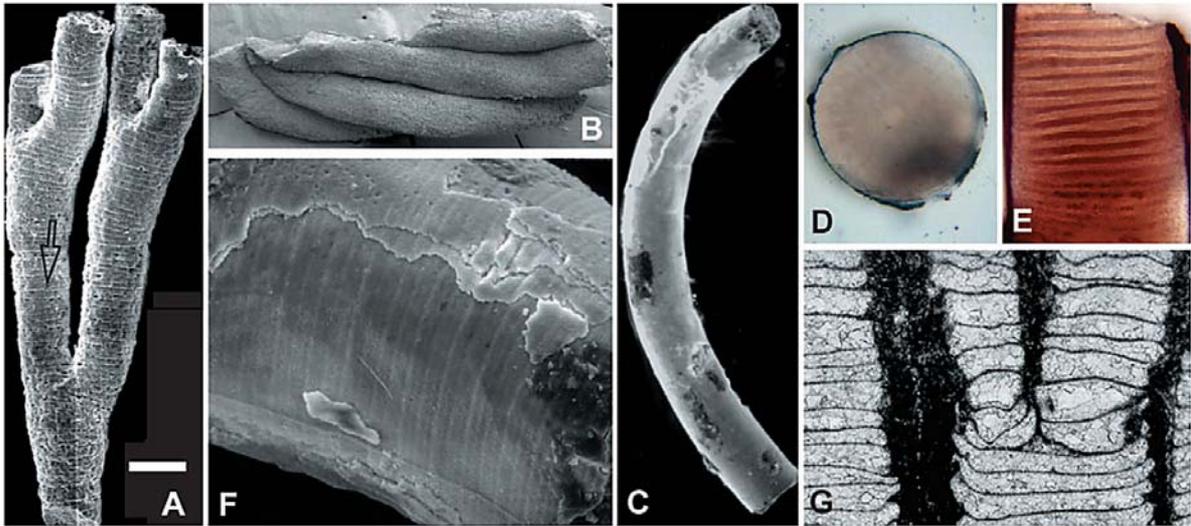


Figura 9. Fósiles de corales tabulados (género *Sinocycloclonus*) procedentes de los fosfatos de las Formación Duoshantuo, China (600 ma). A, B, C y F: fotos del microscopio electrónico de barrido de diversos ejemplares, a diferentes aumentos (la barra en A representa 140 μ m). D y E: sección transversal y longitudinal de un espécimen. G: sección de *Saffordophyllum*, un coral tabulado del Ordovícico (según Xiao et al., 2000).

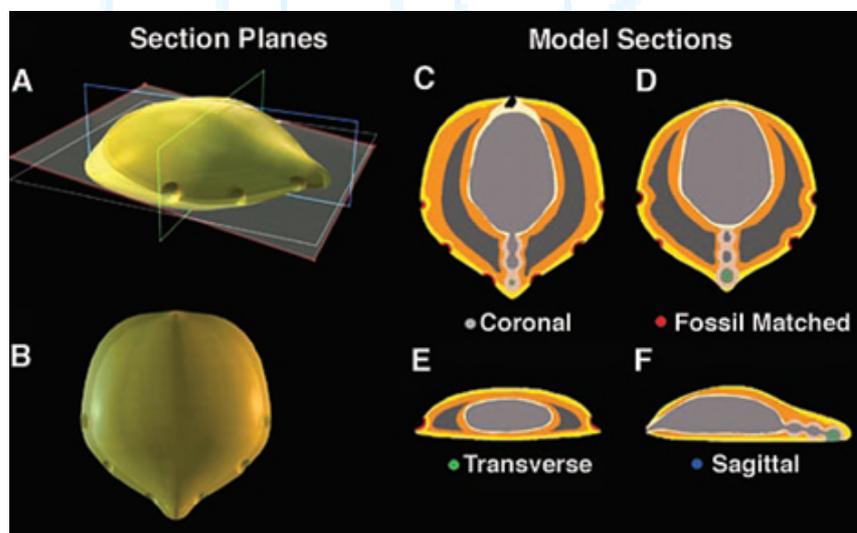


Figura 10. Reconstrucción morfológica de *Vernanimalcula*. A: perspectiva del organismo con los planos de corte indicados en C, D, E y F. B: vista dorsal (según Chen et al., 2004).

La roca de Duoshantuo permite incluso la preservación de embriones animales (Xiao et al., 2000) algunos incluso pertenecientes a metazoos bilaterales (Chen et al., 2000). Pero el hallazgo más controvertido de esta formación china implica restos de posibles animales bilaterales. Se trata de un

organismo denominado *Vernanimalcula* (Chen et al., 2004). Este minúsculo animal bilateral tiene unos 180 μm de largo y estaría dotado de dos cámaras celomáticas laterales extendidas a los dos lados del tubo digestivo. Pequeños recesos periféricos son interpretados como posibles órganos sensoriales (Fig. 10).

-La hipótesis Vendobionta

El término Ediacariense procede de la localidad Australiana de Ediacara, famosa por el hallazgo de macrofósiles precámbricos cuya preservación y morfología ha confundido a los paleontólogos durante mucho tiempo. Se trata de organismos segmentados, de simetría bilateral (como por ejemplo *Dickinsonia* o *Spriggina*), discoidales con simetría radial (*Ediacaria*, *Ciclomedusa*, etc.) o frondes (*Charnia*, *Charniodiscus*, etc.). Todo este conjunto de enigmáticos organismos vivos, que vivieron entre unos 575 y algo más de 542 ma, se conoce clásicamente como Biota de Ediacara. La interpretación inicial de esta asociación de seres vivos sostenía que se trataba de los ancestros directos de determinados linajes actuales, como corales y medusas (Glaessner and Wade, 1966) (es decir, hoy diríamos que pertenecían al *crown-group* de los cnidarios y otros grupos animales). Determinados autores han interpretado estos enigmáticos fósiles del Ediacariense como parientes distantes extintos de los linajes actuales correspondientes (Fedonkin, 1990) (es decir, pertenecientes a su *stem-group*). No obstante, muchos de estos macrofósiles ediacarienses carecen de estructuras reconocibles, como cabeza, apéndices, boca o ano, por lo que su identificación es problemática. Adolf Seilacher propuso que la investigación sobre la Biota de Ediacara debería estar basada en los principios básicos de la lógica y la experimentación. El proceso sería comparable al análisis de la vida multicelular en otro planeta. De este modo Seilacher realizó un cuidadoso análisis de los modos de preservación de fósiles ediacarienses característicos, como *Dickinsonia*, para llegar a una conclusión sobre la arquitectura de estos organismos. Finalmente propuso que estaban constituidos por una serie de módulos en forma de cámaras, de manera parecida a lo que ocurre en un colchón neumático. Se trataría de organismos bentónicos cuya superficie estaría maximizada para la absorción de luz y alimentos. El paleontólogo alemán denominó a este linaje extinto de

organismos vivos precámbricos Vendobionta o Vendozoa (Seilacher, 1984; 1985; 1989). Vendobionta, por tanto, no puede considerarse como animales ni como plantas. Buss y Seilacher (1994) propusieron que podrían interpretarse como un grupo hermano monofilético de los Eumetazoa (corales y medusas más animales bilaterales). Buss y Seilacher sugieren que los Vendobionta podrían ser un linaje semejante a los cnidarios pero sin cnidas. Otras muchas interpretaciones relacionan a los Vendobionta con líquenes, algas, hongos o incluso tapetes microbianos. En definitiva, la hipótesis Vendobionta ha sido uno de los tópicos más debatidos de la paleontología del precámbrico. En los últimos años parece crecer un consenso, al menos, sobre la singularidad de este grupo. El tipo de vida subterránea inmóvil y el tipo de crecimiento de géneros como *Pteridinium* o *Namalia* no se corresponde con las características de ningún grupo actual o extinto de organismos multicelulares (Grazhdankin and Seilacher, 2002). Finalmente un equipo de investigadores publicaron el hallazgo de un organismo ediacariense chino cuya estructura acolchada es patente, evidencia que refuerza la hipótesis Vendobionta (Xiao et al., 2005).

Aunque la existencia real de los Vendobionta parece cada vez más consensuada, los problemas relativos al conocimiento de su organización y forma de vida son todavía numerosos. Los diferentes géneros propuestos agrupados en dos linajes (Rangeomorfos y Dickinsoniamorfos) podrían ser simplemente estadios ontogénicos sucesivos de un mismo organismo. Incluso adaptaciones particulares a condiciones ambientales diferentes (ecotipos) (Brasier and Antcliffe, 2004) (Fig. 11).

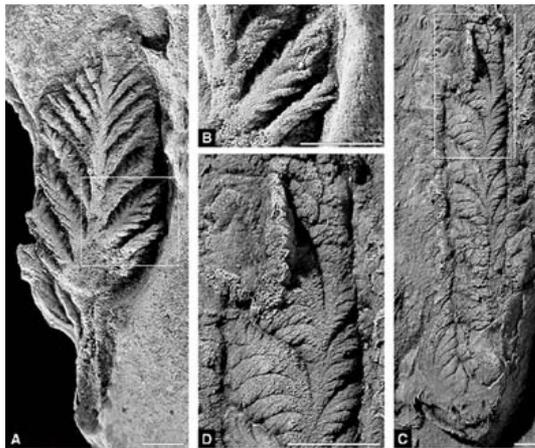
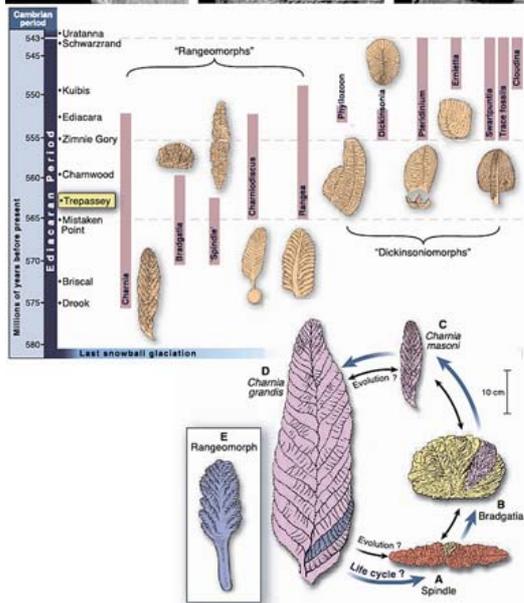


Figura 11. Arquitectura fractal de los organismos conocidos como Rangeomorfos, de la Biota de Ediacara. Proceden de la Formación Trepasssey (Spaniard's Bay, Terranova). B y D detalles del área delimitada en A y C, respectivamente. La barra de escala representa 0,25 cm (A y B) y 0,5 cm (C y D) (según Narbonne, 2004). Abajo: distribución de Rangeomorfos y Dickinsoniomorfos en el Ediacariense. Diferentes géneros podrían ser simplemente estadios ontogénicos sucesivos del mismo organismo o incluso diferentes ecotipos (según Brasier and Antcliffe, 2004).



La variación en la morfología de los Vendobionta conocidos (disparidad) sugiere diferentes nichos relacionados con la obtención de alimento a diversos niveles de la columna de agua (Narbonne, 2004). Los diferentes géneros en forma de fronde (como *Charniodiscus*, *Charnia*, *Rangea* o *Swartpuntia*) tienen diferentes estructuras de ramificación. Admitiendo que su forma de nutrición fuese filtradora o de absorción directa de nutrientes, estos Rangeomorfos representan uno de los primeros casos conocidos de un proceso de evolución convergente para la obtención de nutrientes en la columna de agua (Laflamme and Narbonne, 2007). Los Vendobionta no constituyen sólo un linaje local de organismos. Sus restos fósiles han sido hallados en todo el mundo (Fig. 12) lo

que indica que formaban una parte importante de la biota del Ediacariense (véase más adelante).

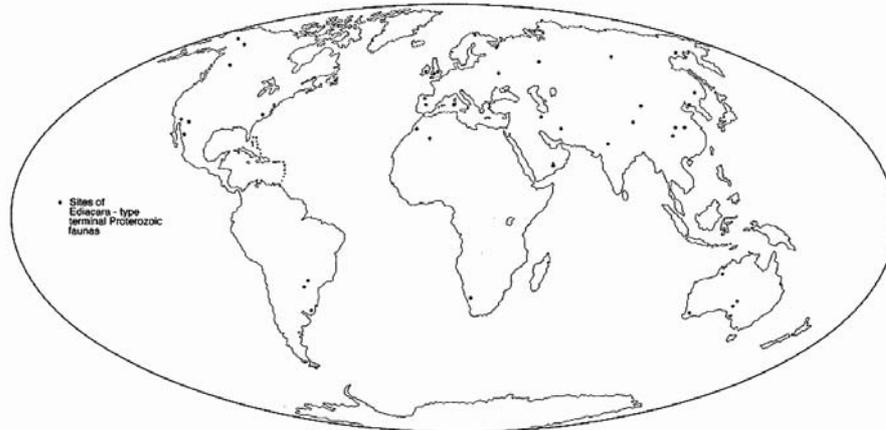


Figura 12. Principales lugares donde se han hallado fósiles de Vendobionta (o de tipo Ediacara clásico) (según McCall, 2006).

-La biomineralización

Los Vendobionta no poseían ningún tipo de estructura esquelética. Ya se ha comentado la aparición de esqueletos (esponjas y corales) en la formación Duoshantuo, hace unos 600 ma. No obstante, los fenómenos de biomineralización (generación de partes esqueléticas mineralizadas) parecen producirse de forma generalizada en tiempos más recientes, a partir del Ediacariense superior. Las pruebas de este acontecimiento de la historia de la vida son la aparición de lo que se llama los Pequeños Fósiles de Conchas (*Small Shelly Fossils*) y los primeros macroorganismos con esqueleto mineralizado. Los Pequeños Fósiles de Conchas (también llamados Pequeñas Faunas de Conchas) son un conjunto de restos de tamaño milimétrico que incluyen partes esqueléticas mineralizadas de múltiples metazoos, especialmente animales bilaterales. Así, pueden encontrarse espículas de esponjas, escleritos de onicóforos, fragmentos de conchas de moluscos y braquiópodos o de esqueletos de artrópodos, como trilobites, u osículos de equinodermos, entre otros organismos. Lamentablemente, muchos de estos restos de las Pequeñas Faunas de Conchas permanecen en la actualidad sin identificar (Fig.13).

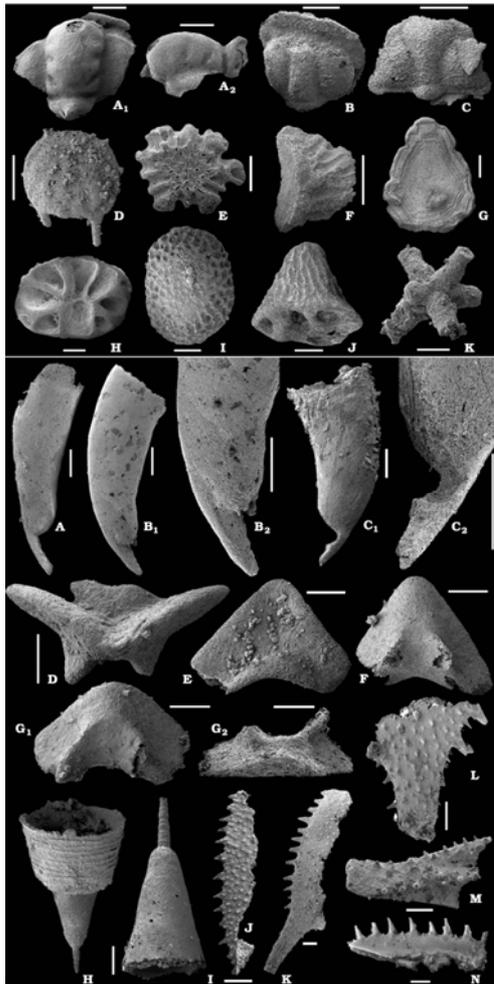


Figura 13. Los Pequeños Fósiles de Conchas incluyen numerosos restos esqueléticos de metazoos que vivieron en los últimos tiempos del Ediacariense y durante el Cámbrico. La lámina ilustra el aspecto de estos microfósiles, que en este caso proceden del Cámbrico inferior (en plena Explosión Cámbrica) de la Formación Forteau (Terranova). Arriba: restos fósiles de trilobites (A-D); osículos de equinodermos (E-J) y una espícula de esponja hexactinélida (K). Todas las barras de escala son de 500 μm , excepto K (100 μm). Abajo, restos de identificación problemática: *Clavitella* (A-C), *Sphenopteron* (D-G), *Salterella* (H, I), y fragmentos de un trilobites espinoso (J-N). Barras de escala en D-G 500 μm . Otras, 200 μm (según Skovsted and Peel, 2007).

Entre estos organismos enigmáticos se encuentra *Cloudina*, uno de los géneros más abundantes del Ediacariense terminal y la base del Cámbrico. Su organización esquelética se estructura como tubos de calcita encajados, superpuestos. La morfología, esqueletogénesis, y reproducción asexual (gemación) parecen indicar que *Cloudina* podría estar relacionado con algún tipo de anélido serpúlido primitivo (o un organismo completamente diferente que tendría caracteres convergentes con estos poliquetos) (Hua et al., 2005). Determinados organismos macroscópicos de esqueleto mineralizado han sido hallados en el Ediacariense superior del Grupo Nama, en Namibia. Se trata de géneros como *Namacalathus*, dotado de un tallo hueco que conduce a una especie de copa perforada (Fig. 14) (Grotzinger et al., 2000). Por otra parte, el género *Namapoikia* es un organismo incrustante, de hasta 1 m de diámetro, que tiene un complejo y robusto esqueleto mineralizado, atribuible a un porífero o quizás a un cnidario (Wood et al., 2002).

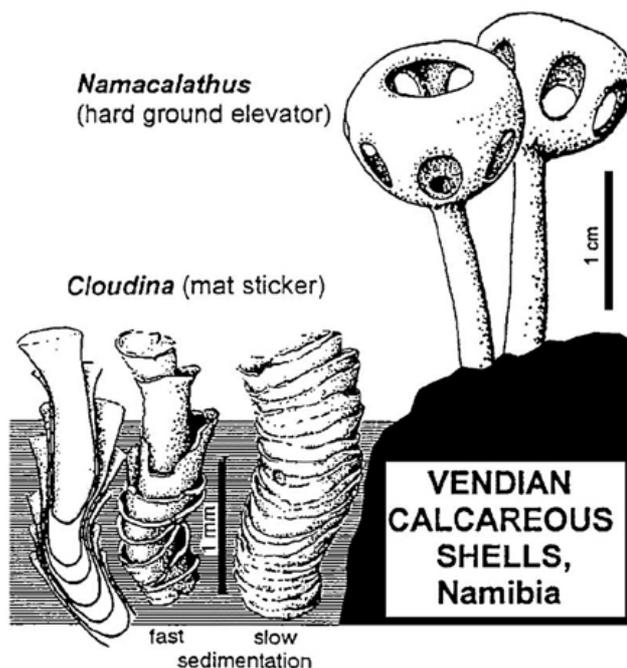


Figura 14. Dos de los organismos conocidos más antiguos dotados de un esqueleto mineralizado, los géneros *Cloudina* y *Namacalathus*. *Cloudina* podría vivir dentro de un tapete bacteriano. *Namacalathus* sería un organismo que habitaría los sustratos duros (según Seilacher et al., 2003).

De manera que algunos millones de años antes del límite entre el precámbrico y el Cámbrico (542 ma) aparecen los primeros animales de esqueleto biomineralizado. Una pregunta polémica y relevante a este respecto es simplemente ¿por qué? Lo primero que sería pertinente es constatar que los organismos vivos utilizan una amplia variedad de minerales para construir sus esqueletos, siendo los más importantes el carbonato cálcico, fosfato cálcico y sílice. Una idea bien aceptada en la actualidad es que la química oceánica en el tránsito precámbrico-Cámbrico afectó a los procesos de biomineralización. Así, se sabe que desde el Ediacariense superior al Ordovícico (unos 550-444 ma) una veintena de linajes animales construyeron esqueletos mineralizados, bien en calcita o aragonito. La aparición de estas estructuras esqueléticas de diferente naturaleza se correlaciona con períodos en los que la química del agua marina favoreció la precipitación bien de aragonito, bien de calcita (Porter, 2007). Además de un posible factor abiótico, como la composición química de las aguas donde vivían los primeros animales, los complejos fenómenos de esquelotogénesis (primero probablemente de naturaleza orgánica y luego mineral) pueden estar también determinados por factores bióticos. De hecho, algunos investigadores han propuesto a la presión ejercida por los primeros depredadores (predopresión) como razón primera para la formación de

estructuras rígidas de protección (Bengtson and Conway Morris, 1992; Marshall, 2003; Hong et al., 2007). Otros autores insisten en que la biomineralización fue ante todo mecánica y energéticamente favorable para el origen y expansión de las primeras asociaciones bentónicas animales (Cohen, 2004). La aparición de estructuras rígidas permitió el incremento de tamaño y el desarrollo de aparatos tróficos más eficientes.

-La Explosión Cámbrica

Este “impulso evolutivo de la vida animal” en el tránsito precámbrico-Cámbrico implica la aparición de formas con una capacidad en incremento para explotar el ambiente de una manera más eficaz, y se puede comprobar en el registro de icnofósiles de la época. Los icnofósiles son pistas y galerías fosilizadas que los animales dejaron en los sustratos donde vivían. Muchos de ellos pertenecen a organismos detritívoros y sedimentívoros, que se alimentan de la materia orgánica presente sobre y dentro de su sustrato vital. En el Ediacariense superior estos icnofósiles pertenecen a animales bilaterales de pequeño tamaño, responsables de galerías horizontales sencillas, indicadoras de estrategias simples de alimentación. Durante el Cámbrico inferior la diversidad y tamaño de los icnofósiles se incrementa notablemente. Aparecen galerías horizontales mucho más complejas y galerías verticales. Es decir, aumenta considerablemente la complejidad de pautas de conducta de los animales bentónicos que se alimentan de restos orgánicos en los sedimentos (Seilacher et al., 2005; Weber et al., 2007).

En definitiva, a partir del Cámbrico inferior la vida animal incrementa enormemente su diversidad (número de especies) y su disparidad (divergencia morfológica) en pocos millones de años. De hecho, la mayor parte de los principales linajes de animales bilaterales aparecen en esta época (Budd, 2008), fenómeno conocido como la Explosión Cámbrica. Cuando Darwin escribió *El Origen de las Especies* (1859) la Explosión Cámbrica ya era un fenómeno conocido, evidenciado por una repentina proliferación de restos fósiles, aparentemente inexistentes en estratos inferiores. Darwin estaba desconcertado con este fenómeno (a veces referido como uno de los dilemas de Darwin) y tuvo que admitir que no tenía una explicación adecuada dentro de su propuesta transformista, de la descendencia con modificación. Ha llovido

mucho desde los tiempos del genial naturalista británico, y la paleontología evolutiva de siglo y medio después tiene en la actualidad muchísimas respuestas (aunque no todas, por supuesto). En primer lugar, recapitemos sobre los diferentes grupos de organismos que se ha comentado existían durante el Ediacariense. Las biotas de las últimas decenas de millones de años del precámbrico estaban compuestas por un linaje de organismos de relaciones filogenéticas inciertas (Vendobionta) y elementos del crown-group de cnidarios y poríferos (Formación Duoshantuo, China). Además, aparecen representantes del stem-group de diversos linajes de animales bilaterales, como artrópodos, moluscos, anélidos y equinodermos (Narbonne, 2005). En definitiva, la biota ediacariense indica claramente el prelude de la famosa Explosión Cámbrica. Por otra parte, la configuración de la gran radiación de los animales llamados Eumetazoa (Cnidaria + Bilateria), a partir del Cámbrico inferior, cada vez es mejor conocida. El registro fósil de este fenómeno singular de la vida se conoce como Faunas de tipo Burgess Shale, en honor a una localidad situada en la Columbia Británica (Canadá).

-La Fauna de tipo Burgess Shale

La Fauna de tipo Burgess Shale incluye una variada representación de linajes animales actuales y algunos extintos: esponjas, cnidarios, braquiópodos, hielitos (animales extinguidos dotados de un esqueleto externo compuesto por dos valvas y unos apéndices entre ellas), moluscos, anélidos, lobópodos (grupo que incluye a los actuales onicóforos y otras formas extintas), artrópodos, anomalocáridos (depredadores desaparecidos filogenéticamente cercanos a los artrópodos), equinodermos y cordados, entre otros (Han et al., 2008). La Fauna de tipo Burgess Shale contiene multitud de representantes de cuerpo blando, sin estructuras esqueléticas y tiene un carácter cosmopolita. En la actualidad se conocen 43 localidades repartidas por todo el mundo, excepto Sudamérica y la Antártida (Fig. 15).

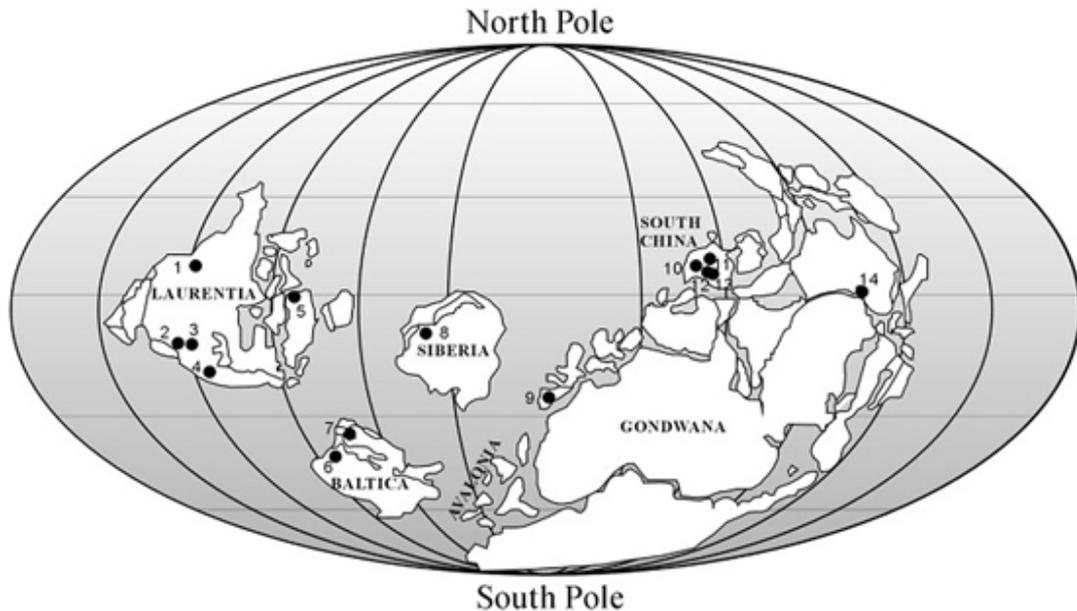


Figura 15. Distribución de las principales localidades de Faunas de tipo Burgess Shale (indicadas por puntos). 1, Burgess Shale, Cámbrico Medio, Columbia Británica, Canadá. 2, Formación Pioche, Cámbrico Inferior-Medio, Formación de Nevada, Estados Unidos. 3, Spence Shale, Cámbrico Medio, Utah, Estados Unidos. 4, Parker Slate, Cámbrico Inferior, norte de Vermont, Estados Unidos. 5, Sirius Passet, Cámbrico Inferior, norte de Greenland. 6, Formación Zawiszyn, Cámbrico Inferior, norte de Polonia. 7, Kalmarsund Sandstone, Cámbrico Inferior, Suecia. 8, Sinski, Siberia. 9, Formación Murero, Cámbrico Medio, Ossa Morena, España. 10, Chengjiang, Cámbrico Inferior, Yunnan, China. 11, Formación Shipai, Cámbrico Inferior, China. 12, Biota de Niutitang, Cámbrico Inferior, China. 13, Biota de Kaili, Cámbrico Medio, China. 14, Emu Bay Shale, Cámbrico Inferior, Australia del sur (según Han et al., 2008).

El estudio de las Faunas de tipo Burgess Shale ha permitido un mejor conocimiento de las transformaciones morfológicas que se desarrollaron en la historia evolutiva de los linajes ancestrales (*stem-groups*) hasta llegar a las faunas modernas (*crown-groups*). Así, se tiene actualmente información sobre la evolución ancestral de los principales linajes de metazoos bilaterales: lofotrocozoos (moluscos, anélidos, platelmintos, braquiópodos, y formas afines), ecdisozoos (tardígrados, priapúlidos, artrópodos, y formas emparentadas) y deuteróstomos (equinodermos y vertebrados, y formas afines). Dentro de los lofotrocozoos los moluscos constituyen el linaje más importante. La historia evolutiva temprana del grupo animal que incluye a almejas, caracoles y calamares empieza actualmente a dilucidarse mediante el estudio de géneros del Burgess Shale como *Odontogriphus* o *Wiwaxia*. Ambos organismos cámbricos poseían rádula (pequeños dientes alojados en la boca), una estructura que se creía exclusiva del *crown-group* Mollusca. La concha de los moluscos se produjo mediante la reorganización de las placas dorsales (escleritos) de formas como *Wiwaxia* y géneros más derivados (Caron et al.,

2006). Igualmente enigmático ha sido el origen del grupo animal de mayor éxito evolutivo en términos de diversidad, los artrópodos.

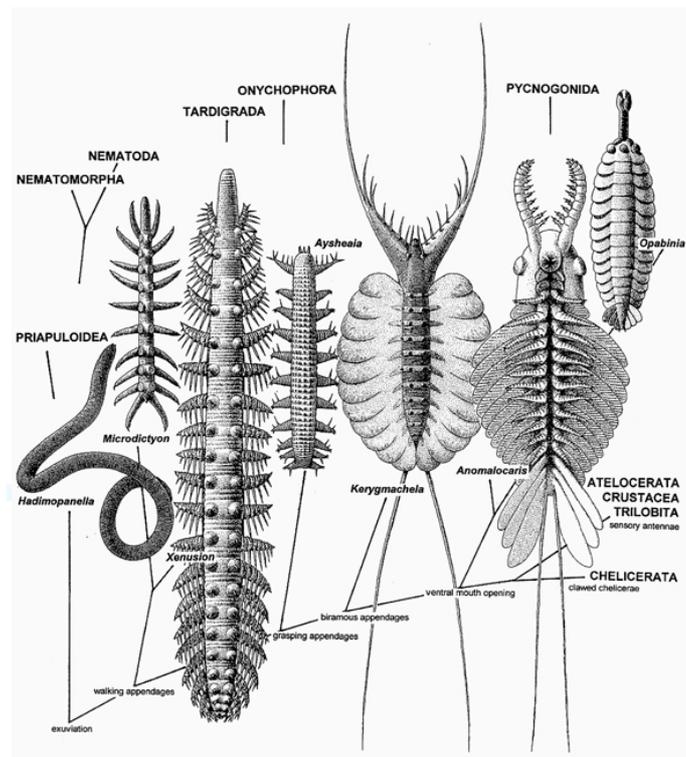


Figura 16. Hipótesis de relaciones de parentesco entre los principales linajes de ecdisozoos. Los nodos basales describen novedades evolutivas importantes de ese clado concreto (por ejemplo, crecimiento por mudas para el conjunto de ecdisozoos o la aparición de apéndices birrámeos en el ancestro común de *Kerygmachela*, *Anomalocaris* y los artrópodos) (según Dzik, 2003).

Actualmente pueden establecerse una serie de transformaciones morfológicas en el stem-group de los artrópodos desde los linajes más basales, como priapulidos o nemátodos, al ancestro común de trilobites, crustáceos e insectos (artrópodos). Estos nodos intermedios (Fig. 16) están representados por la aparición de una configuración birrámea en los apéndices de los lobópodos, como ocurre en los famosos anomalocáridos de los yacimientos de Burgess Shale o Chengjiang (Dzik, 2003). Por supuesto, el conocimiento de la evolución temprana de nuestro propio grupo zoológico, los vertebrados, también tiene novedades relevantes procedentes del estudio de los fósiles cámbricos. Así, géneros chinos como *Yunnanozoon* o *Haikouella* (Fig. 17) contienen rasgos distintivos que permiten situar la evolución de los primeros vertebrados hace más de 500 ma (Mallat and Chen, 2003; Chen and Huang, 2008).

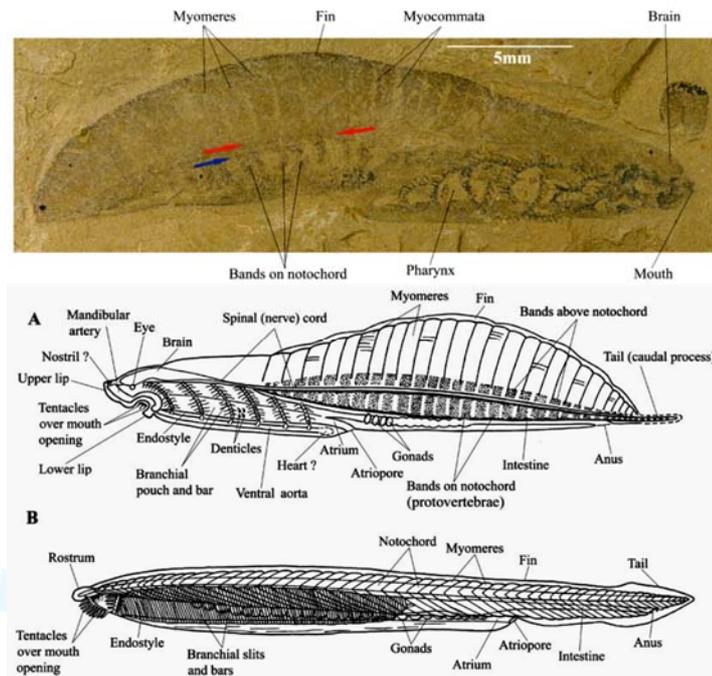


Figura 17. El género cámbrico chino *Haikouella* comparado con el anfioxo actual (B). Arriba, ejemplar fósil con el extremo anterior dirigido hacia la derecha. En A, reconstrucción esquemática de *Haikouella* con el extremo anterior dirigido hacia la izquierda (según Mallat and Chen, 2003).

En definitiva, el Ediacariense ha de ser interpretado como un tiempo de transición entre dos períodos con características macroevolutivas muy diferentes. Por una parte el largo período precámbrico, caracterizado por más de 3000 ma de ecosistemas microbianos. Durante el Ediacariense aparecen las primeras esponjas, pero también los eumetazoos más primitivos, que desde ambientes bentónicos iniciales desarrollan las primeras formas pelágicas. El Cámbrico se caracteriza por la gran explosión de los metazoos, especialmente los bilaterales. De esta manera “se inventa” la macroecología actual. Aparecen las primeras cadenas alimenticias multitróficas, se incrementa el tamaño corporal, aumenta notablemente la biomasa, aparecen las primeras bioprovincias y se acelera el remplazamiento de las biotas en el tiempo (Butterfield, 2007; Vannier et al., 2007) (Fig. 18) Bambach et al. (2007) han intentado recientemente cuantificar esta explosión macroecológica. Sus resultados indican que del casi centenar de modos de vida marinos generales en la actualidad, el ecoespacio del Cámbrico medio se compone ya del 30% del ecoespacio actual.

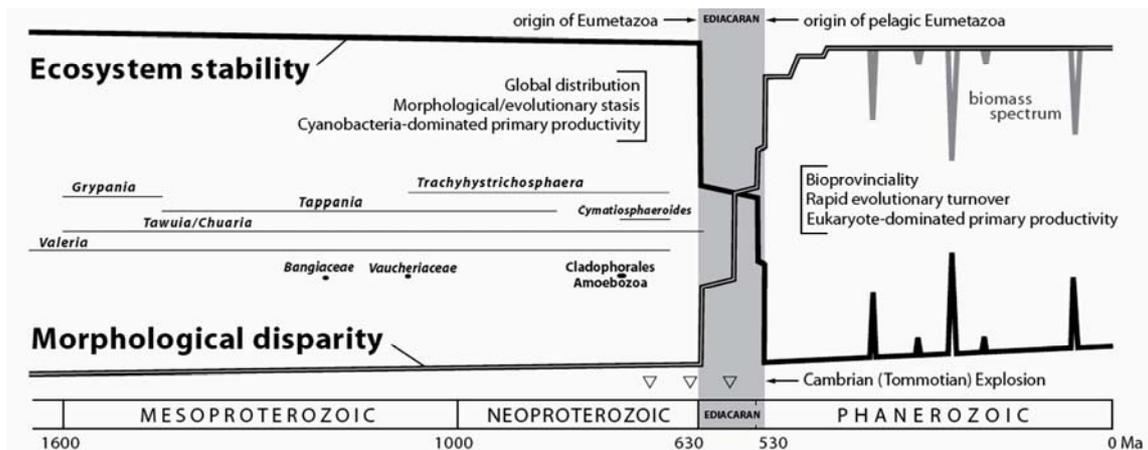


Figura 18. Interpretación conceptual de las diferencias macroevolutivas y macroecológicas de la transición entre las biosferas marinas del precámbrico y del Cámbrico, con el Ediacariense como período de transición (según Butterfield, 2007).

La idea de la gran revolución ecológica en el tránsito Ediacariense-Cámbrico, y otras evidencias del registro fósil, ha conducido a una visión direccionalista de la historia de la vida. Esta interpretación ofrece una simplificación de la dinámica histórica macroevolutiva de los seres vivos basada en el concepto de megatrayectorias, o escalones evolutivos principales. Según Knoll y Bambach (2000) estos escalones son seis: 1) desde el origen de la vida hasta el último ancestro común de todos los seres vivos; 2) diversificación metabólica de bacterias y arqueas; 3) aparición y evolución de las células eucariotas; 4) aparición de la multicelularidad acuática (metazoos); 5) invasión de los ecosistemas terrestres por los seres vivos; 6) aparición de la inteligencia en determinadas formas de mamíferos primates. Cada una de estas trayectorias expandiría enormemente el ecoespacio y, como acabamos de ver, la Explosión Cámbrica sería una de las etapas principales. Pero el paso posterior fue también de enorme importancia. Sin él ni usted, querido lector, ni el que escribe estas líneas, estaríamos aquí ahora. Se trata de la “salida de las aguas marinas”, de la deriva de la vida acuática al asentamiento de los seres vivos en los medios subaéreos, terrestres, y en las aguas continentales (terrestrialización). Un larguísimo proceso que duró miles de millones de años y que culminó con la aparición de los primeros ecosistemas continentales con cadenas tróficas modernas, entre el Silúrico superior y el Devónico Medio (425-375 ma) (Labandeira, 2005). La importancia de la terrestrialización queda

patente cuando tenemos en cuenta que sólo las plantas vasculares y los insectos representan más del 70% de las especies que pueblan actualmente nuestro planeta (Wilson, 1992).

- La terrestreización

¿Se imagina qué tipo de organismos constituyen las primeras evidencias disponibles en el registro fósil de la conquista de la tierra? En efecto, nuestras viejas conocidas las cianobacterias. Así, se han hallado evidencias que indican la existencia de tapetes microbianos en un paleosuelo de Transvaal (Sudáfrica) de hace entre 2700-2600 ma (Watanabe et al., 2000). Se conocen, además, otros indicios de vida terrestre en el noroeste de Escocia, consistentes en estructuras sedimentarias inducidas por la actividad microbiana de hace 1200-1100 ma (Prave, 2002). Restos fósiles de palinomorfos indican que las primeras plantas terrestres (embriófitos: ancestro común de hepáticas, musgos, licopodios, helechos y plantas con semillas, es decir gimnospermas y angiospermas, y todos sus descendientes) ya existían en el Ordovícico Medio (unos 470 ma) (Wellman and Gray, 2000). Respecto a los animales cada uno de los tres grupos principales (recordemos: ecdisozoos, lofotrocozoos y deuteróstomos) contiene linajes con representantes terrestres. Los más importantes son los artrópodos, los gasterópodos, y los bivalvos de aguas continentales y, por supuesto, los vertebrados.

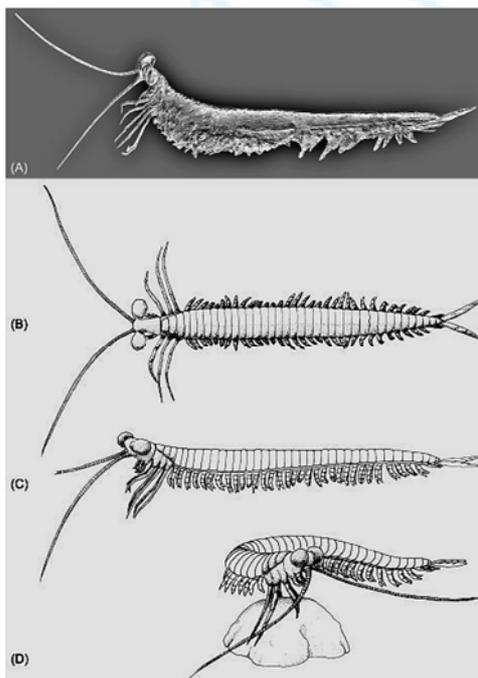


Figura 19. El hexápodo primitivo *Devonohexapodus*, del Devónico Inferior de Alemania. Arriba, reconstrucción informatizada. Reconstrucción esquemática tentativa en vista dorsal (B), lateral (C) y en posición de vida sobre una piedra de los fondos marinos (D) (según Haas et al., 2002).

Los hexápodos son el grupo de artrópodos que incluye a los insectos y a otros linajes menores, como los colémbolos. El hexápodo conocido más primitivo (*Devonohexapodus*) procede del Devónico Inferior (unos 400 ma) de Alemania (Fig. 19). Todos los hexápodos conocidos, actuales y fósiles, son habitantes terrestres o de aguas continentales. Sin embargo, *Devonohexapodus* procede de sedimentos de origen marino. Esta evidencia parece indicar que la hexapodia (tener tres pares de patas en el tórax) no surgió como una adaptación para la locomoción terrestre, sino que se trata de una exaptación (o preadaptación) (Gould and Vrba, 1982) acuática para luego moverse en tierra (Haas et al., 2002). Mientras las poblaciones de *Devonohexapodus* vivían en los mares devónicos de lo que hoy es Alemania, el actual territorio de Escocia incluía determinados ambientes propios de surgencias termales y géiseres habitados por plantas y animales terrestres. Los depósitos silíceos producidos por estos ambientes han proporcionado una extraordinaria evidencia fósil del que constituye el primer ecosistema continental bien estudiado y documentado, conocido como Rhynie Chert. La asociación de artrópodos de esta localidad de hace unos 400 ma incluye opiliones, ácaros, trigonotárbidos (parientes primitivos extintos de las arañas) y miriápodos, entre otros grupos (Dunlop et al., 2003). Pero lo más sorprendente de la evidencia estudiada en Rhynie Chert es que en esta temprana edad ya existían determinadas relaciones ecológicas complejas planta-artrópodo que caracterizan a los ecosistemas continentales actuales. De esta manera se tiene evidencia del consumo de tejidos vivos de tallos de plantas por determinados artrópodos. Más adelante, durante el Carbonífero, estas relaciones se vuelven más complejas, iniciándose el consumo de raíces, hojas y semillas (Labandeira, 2005). La diversificación de artrópodos terrestres estuvo definitivamente propiciada por la aparición de los primeros biomas forestales durante el Devónico Medio-Superior (385-370 ma) (Fig. 20) (Greb et al., 2006; Stein et al., 2007). Los primeros bosques, como los de la famosa progimnosperma *Archaeopteris*, generaron ambientes con sombra, humedad y desarrollo edáfico en los que los artrópodos y otros invertebrados terrestres encontraron hábitats muy favorables. Pero no sólo los invertebrados, sino también otro gran linaje de metazoos continentales, los tetrápodos, vertebrados dotados de apéndices para marchar sobre tierra.

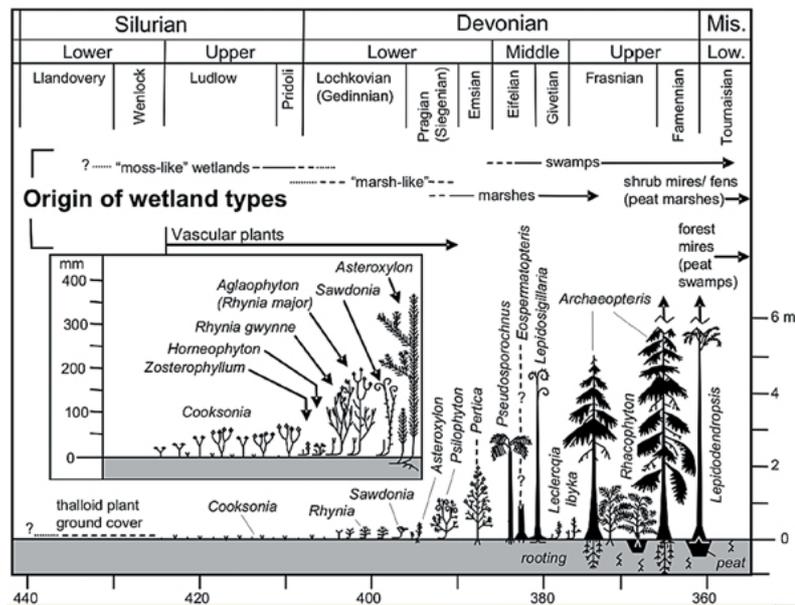


Figura 20. Evolución de las plantas terrestres primitivas en humedales durante el Silúrico-Devónico (según Greb et al., 2006).

La historia de la transición evolutiva desde los peces sarcopterigios hasta los primeros tetrápodos está hoy día bien documentada. Desde peces como *Eusthenopteron* hasta tetrápodos como *Ichthyostega* aparecen formas con una estructura intermedia, como es el caso de *Tiktaalik*, del Devónico Superior de Canadá (Daeschler et al., 2006). Este género combina la presencia de toda una serie de caracteres primitivos (escamas corporales y aletas) con otros propios de los tetrápodos, como un cuello móvil o una articulación funcional de los huesos de la muñeca (Fig. 21).

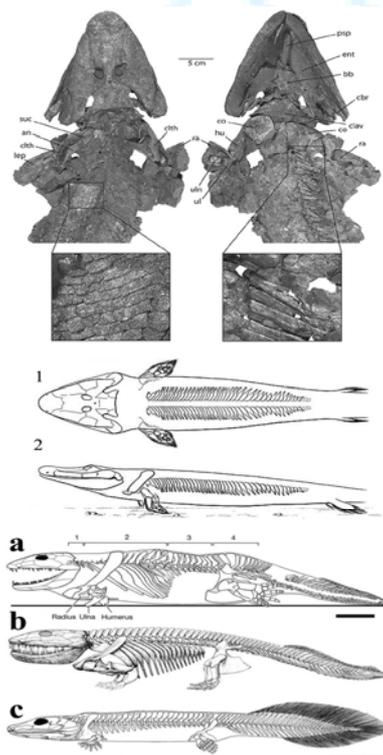


Figura 21. Arriba, vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de los restos fósiles del pez, con determinadas características de tetrápodo, *Tiktaalik*, del Devónico Superior del ártico canadiense. A la izquierda, se aumenta una zona del dorso para observar la estructura de las escamas. A la derecha, detalle de la estructura de las costillas anteriores. Reconstrucción de *Tiktaalik* en vista dorsal (1) y lateral (2) (según Daeschler et al., 2006). Abajo, reconstrucción esquelética actual del tetrápodo basal *Ichthyostega* (a) y tradicional (b). Los segmentos 1, 2, 3 y 4 indican las regiones vertebrales cervical, torácica, lumbar y sacra, respectivamente. Reconstrucción de *Acanthostega* (c). Barras de escala, 10 cm (según Ahlberg et al., 2005).

La transición evolutiva sarcopterigios-tetrápodos supuso una compleja serie de modificaciones morfológicas relacionadas con el cambio en la locomoción, respiración, reproducción, equipo sensorial y sistema de alimentación. La transición se llevó a cabo en ambientes intermedios, como evidencia el hábitat de géneros como *Tiktaalik*, un habitante de zonas acuáticas someras y marginales emergidas. En esta transición se conocen géneros devónicos, como el famoso *Ichthyostega*, que presentan ya rasgos en la columna vertebral que indican una locomoción preferentemente terrestre, no nadadora (Ahlberg, 2005). Estos primeros tetrápodos de tendencias más terrestres tenían sistemas de captura de presas semejantes a los de los actuales, es decir, atrapándolas mediante sus mandíbulas. Sin embargo el sistema primitivo, típico de los peces, es mediante succión (imposible de realizar en el medio subaéreo). Géneros como *Acanthostega* vivían preferentemente en el agua, pero eran capaces de capturar a sus presas mordiéndolas. Esta evidencia indica que este sistema de captura apareció primero en formas acuáticas (Markey and Marshall, 2007).

En la transición evolutiva hacia la aparición de los primeros vertebrados terrestres existe una tendencia general de aumento del tamaño corporal. A diferencia de sus ancestros acuáticos, los tetrápodos basales podían alcanzar algo más de 1 m de longitud. Este aumento de tamaño supondría ventajas selectivas de termorregulación (mantenimiento del calor corporal por más tiempo que en la condición ancestral) (Carroll et al., 2005). Por otro lado, parece probable que la presión de oxígeno atmosférico fuese un factor determinante de los procesos de terrestrialización por parte de los tetrápodos y también de los artrópodos. El registro de los primeros tetrápodos ha estado determinado por una zona de escasos restos fósiles, denominada *Romer's Gap* (Vacío de Romer). Recientemente se ha demostrado que este período también existe en el registro de artrópodos (Ward et al., 2006). Este intervalo de tiempo en el Carbonífero inferior (360-345 ma) se correlaciona con un descenso de la presión de oxígeno en la atmósfera (Fig. 22), época por tanto poco favorable para los animales subaéreos. En definitiva, el porcentaje de oxígeno en la atmósfera parece ser uno de los factores más importantes del desarrollo evolutivo de las primeras faunas terrestres (Ward et al., 2006).

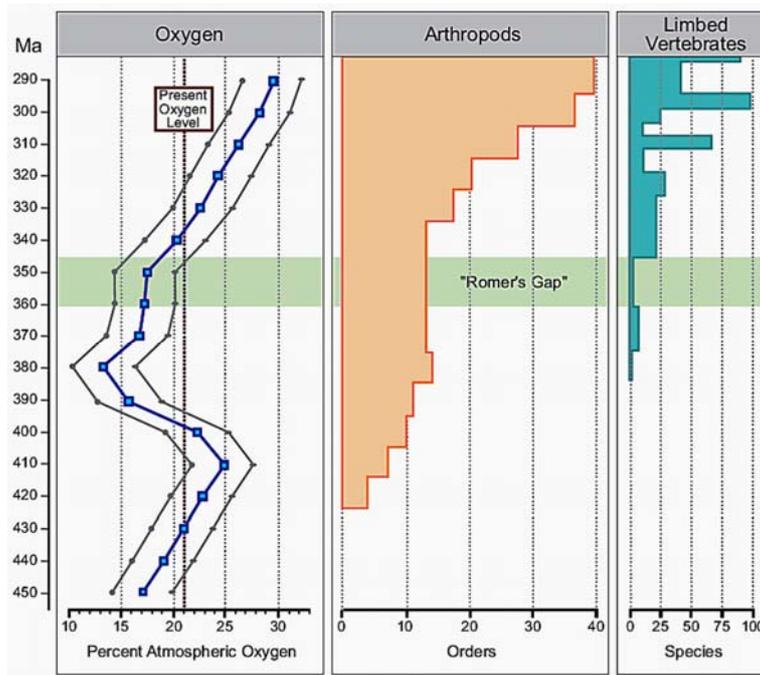


Figura 22. Diversidad ordinal de artrópodos primitivos y especies de tetrápodos basales registradas en el Devónico y Carbonífero, comparada con la variación histórica del porcentaje de oxígeno en la atmósfera (la línea central de puntos representa el valor actual). El registro de artrópodos y tetrápodos experimenta una reducción (*Romer's Gap*) que coincide con un descenso en la presión de oxígeno (según Ward et al., 2006).

Inmediatamente después del final del *Romer's Gap* existieron ya los primeros representantes de un grupo de tetrápodos especializados denominados amniotas, auténticos herederos de los ecosistemas continentales. Los amniotas nos caracterizamos por una serie de novedades evolutivas que permitieron una mayor independencia de los medios acuáticos. Los tetrápodos basales (y sus representantes actuales, como ranas, sapos y salamandras) necesitaban una relación constante con las masas de agua a la hora de realizar la puesta. Los amniotas se caracterizan por poseer un nuevo tipo de huevo, más aislado del ambiente exterior, con estructuras que protegen mucho mejor al embrión y garantizan una mayor fuente de alimentación. Este huevo (amniota) podía ser depositado en ambientes subaéreos, lo que supuso una enorme radiación para este linaje de tetrápodos derivados. Hace unos 300 ma, hacia el límite Carbonífero-Pérmico, diversos linajes de amniotas desarrollaron una novedad evolutiva clave para entender su enorme diversificación. Se trata de la capacidad de que los dientes inferiores y superiores entren en contacto (oclusión) (Fig. 23).

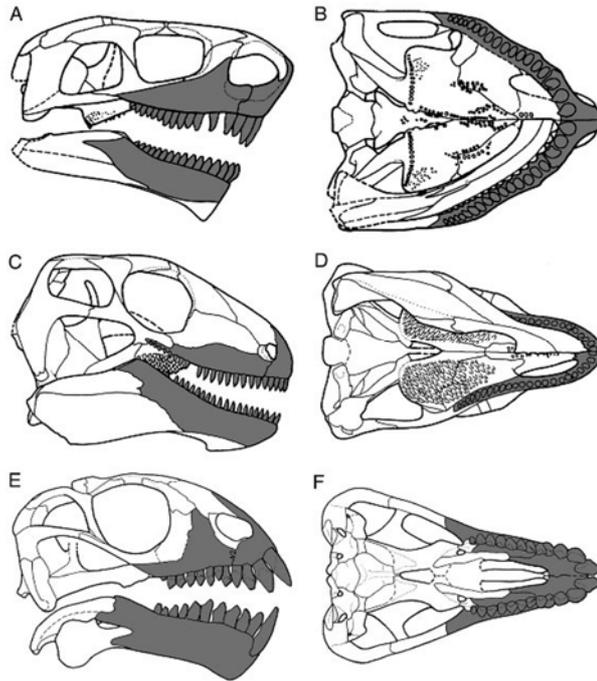


Figura 23. Patrones dentales en sinápsidos (Amniota) primitivos (A, B) *Cotylorhynchus*; (C, D) *Edaphosaurus*; (E, F) *Suminia* (a diferentes escalas). La región sombreada representa la condición maxilodonta (dentición marginal y huesos asociados, premaxilar y maxilar en la mandíbula superior y dentario en la inferior). La condición de *Cotylorhynchus* representa el estado primitivo en amniotas, es decir, ausencia de oclusión. *Edaphosaurus* y *Suminia* poseían ya oclusión dental, adquirida de forma independiente. *Edaphosaurus* tenía, además de los dientes marginales, numerosos dientes palatinos (según Reisz, 2006).

La oclusión permitió mejoras notables en la capacidad de procesado oral de los alimentos y ha sido tradicionalmente asociada con dietas herbívoras (fitofagia). Durante el Pérmico inferior el registro fósil nos indica la existencia de pequeños carnívoros de varios tipos, pequeños omnívoros, grandes y medianos fitófagos y carnívoros que incluyen hiperdepredadores. Es decir, aparecen por primera vez complejas comunidades de vertebrados terrestres (Reisz, 2006). Estas complejas comunidades de amniotas del final del Paleozoico y comienzos del Mesozoico estaban compuestas por dos linajes principales: los reptiles y los sinápsidos (grupo que incluye a los mamíferos y sus formas ancestrales). Los reptiles se definen actualmente como el ancestro común de tortugas, lagartos, cocodrilos, dinosaurios y aves, y todos sus descendientes. Se trata del linaje de amniotas con una mayor disparidad morfológica y de tamaño, que se corresponde con una enorme variedad de formas de vida. De esta forma, los pterosaurios surcaron los cielos durante gran parte del Mesozoico. Diversos linajes de reptiles, como ictiosaurios y plesiosaurios, fueron importantes depredadores marinos durante el Mesozoico. Entre las formas de mayor éxito evolutivo de reptiles terrestres están los dinosaurios, cuyos primeros representantes aparecen durante el Triásico Superior (entre unos 230-200 ma) (Irmis, 2007). El principal incremento en disparidad en dinosaurios ocurrió en el tránsito entre el Carniense y el Noriense

(cuyo límite se establece en unos 216 ma). Por otra parte, el Jurásico Inferior fue también un momento clave de la historia evolutiva de los dinosaurios. En definitiva, durante el Triásico Superior y el Jurásico Inferior los dinosaurios se originaron a partir de pequeños ancestros carnívoros y se diversificaron en numerosos linajes y arquitecturas corporales diferentes (Benton, 2004). Esta radiación inicial sentó las bases para la dominancia de los dinosaurios en los ecosistemas continentales durante los siguientes 110 ma (Brusatte et al, 2008). En el registro fósil del Jurásico Superior (hace unos 150 ma) aparece, por primera vez, evidencias de un grupo especializado de dinosaurios dotados de alas y plumas, las aves. A partir de la condición ancestral ejemplificada por *Archeopteryx* aparecen ya aves con rasgos relativamente modernos (como *Iberomesornis* o *Eoalulavis*) durante el Cretácico Inferior, hace unos 130 ma (Sanz, 2007). En esta época aparecen las plantas con flores (angiospermas), lo que revoluciona de nuevo la composición de los ecosistemas continentales (Soltis, 2008). De hecho aparecen complejos procesos de coevolución entre insectos y angiospermas. Durante algún tiempo se pensó incluso que los dinosaurios podían tener una importante historia coevolutiva con las plantas con flores, aunque actualmente esta hipótesis no ha podido ser confirmada (Barrett, 2007). Durante la gran crisis finicretácica hace unos 65 ma desaparecieron la mayoría de los dinosaurios. Tan solo escaparon a la extinción los dinosaurios voladores (aves) que todavía existen en la actualidad.

Los primeros dinosaurios coexistieron con los primeros mamíferos, en el Triásico Superior. Los mamíferos actuales están constituidos por tres linajes: monotremas (como el ornitorrinco), marsupiales (como los canguros) y placentados (como usted y yo). Los mamíferos euterios incluyen a los placentados más un *stem-group* más estrechamente emparentado con ellos que con los marsupiales. Dentro de estas formas de euterios basales la más antigua conocida es *Eomaia*, un pequeño arborícola que vivió en el Cretácico Inferior (125 ma) de China (Ji et al., 2002). Durante el Terciario se registra la gran radiación de los mamíferos placentados. Nuestra especie, *Homo sapiens*, apareció hace unos 150.000-200.000 años.

FÓSILES Y CULTURA

Varias disciplinas científicas tienen una amplia presencia en el dominio sociocultural, y la paleontología es claramente una de ellas. La razón principal es, posiblemente, que la ciencia de los fósiles contesta preguntas esenciales sobre el pasado de la vida en La Tierra. Cuestiones como ¿qué significan las almejas y caracoles de piedra que me he encontrada al cavar patatas en mi huerto? han debido ser frecuentes en tiempos anteriores al siglo XIX, momento de aparición de la paleontología como ciencia. En nuestros días, las sociedades llamadas occidentales se caracterizan por una inquietud patente hacia el pasado remoto del área geográfica que ocupan, centrada en la defensa y estudio de su patrimonio paleontológico. Esta actitud procede y a su vez retroalimenta un estado de opinión de sus ciudadanos, orgullosos de un patrimonio fósil que, además, puede representar un motor de desarrollo local.

Por otra parte, la paleontología inspira una de las áreas temáticas más importantes del discurso fantástico, bien escrito o cinematográfico. La “paleontología-ficción” ha generado relatos que a veces tienen una dimensión universal, como la serie de novelas/películas relacionadas con “Parque Jurásico” (Sanz, 2002b).

La paleontología, además, ha contribuido a generar ideas y conceptos que son consustanciales con el intelecto del hombre moderno. Vamos a citar tres. En primer lugar, el concepto de tiempo profundo (*Deep Time*), que se enfrenta a las propuestas no científicas de que la vida en este planeta tiene unos pocos miles de años. Como hemos visto, las primeras manifestaciones vitales tienen casi 4000 ma, una cifra imposible de comprender para un ser humano, aunque podemos datarla con métodos fiables. El concepto de *Deep Time* complementa al de espacio profundo (*Deep Space*) (son realidades físicas estrechamente unidas) y generan un marco adecuado para situar al hombre como una especie pensante en un rincón minúsculo del universo en un mínimo lapso temporal.

Por otra parte, los seres humanos tampoco somos la excepción o singularidad, dentro del conjunto de los seres vivos, que la mayor parte de los sistemas de conocimiento no científico han pretendido durante siglos. En realidad, *Homo sapiens* es una forma de vida más del mundo de los animales terrestres (Metazoa, Bilateria, Deuterostomia, Chordata, Tetrapoda, Synapsida,

Mammalia, Primates). Es verdad que tenemos alguna novedad evolutiva importante (como la autoconsciencia plena), pero eso no impide que nuestros parientes vivos más cercanos sean los chimpancés. Fue Darwin quien lanzó esta hipótesis sobre la afiliación genealógica humana, pero fue la paleontología quien aportó las pruebas fósiles que fundamentan, de modo definitivo, nuestras relaciones de parentesco con los grandes simios. A este respecto recordemos a uno de los fundadores de la paleoantropología, Eugène Dubois, que proporcionó la evidencia necesaria para demostrar que la propuesta evolutiva darwinista podía aplicarse a los seres humanos (Shipman and Storm, 2002).

Por último, la ciencia de los fósiles ha generado un concepto que permite también “reducir los humos” de la soberbia humana propiciada (al igual que nuestra pretendida singularidad dentro del mundo animal) por muchas religiones. En la primera mitad del siglo XIX el genial naturalista francés Georges Cuvier sentó definitivamente la idea de que los fósiles indicaban un recambio de las faunas en el tiempo geológico. Uno de los factores de este cambio es que, a diferencia de lo que sostenían las creencias religiosas, muchos tipos diferentes de organismos habían desaparecido, se habían extinguido. Y esta es una realidad para cualquier linaje de seres vivos, incluidos los seres humanos. La especie *Homo sapiens* tiene unas decenas de miles de años de antigüedad, pero no sabemos hasta cuándo duraremos. Parece lógico pensar que nuestra ciencia y tecnología nos permitirá afrontar diversos retos de supervivencia, pero esta situación no durará para siempre (que es mucho tiempo).

REFERENCIAS

Ahlberg, E.; Clack, J.A. and Blom, H. (2005): *The axial skeleton of the Devonian tetrapod Ichthyostega*. *Nature*, 437: 137-140.

Alroy, J.; Aberhan, M.; Bottjer, D.J.; Foote, M.; Fürsich, F.T.; Harries, P.J.; Hendy, A.J.W.; Holland, S.M.; Ivany, L.C.; Kiessling, W.; Kosnik, M.A.; Marshall, C.R.; McGowan, A.J.; Miller, A.I.; Olszewski, T.D.; Patzkowsky, M.E.; Peters, S.E.; Villier, L.; Wagner, P.J.; Bonuso, N.; Borkow, P.S.; Brenneis, B.; Clapham, M.E.; Fall, L.M.; Ferguson, C.A.; Hanson, V.L.; Krug, A.Z.; Layou, K.M.; Leckey, E.H.; Nürnberg, S.; Powers, C.M.; Sessa, J.A.; Simpson, C.; Tomášovič, A. and Visaggi, C.C. (2008): *Phanerozoic Trends in the Global Diversity of Marine Invertebrates*. *Science*, 321: 97-100.

Awramik, S.M. (2006): *Respect for stromatolites*. *Nature*, 441:700-701.

Bambach, R.K.; Bush, A.M. and Erwin, D.H. (2007): *Autecology And The Filling Of Ecospace: Key Metazoan Radiations*. *Palaeontology*, 50(1): 1–22.

Bambach, R.K. and Knoll, A. H. (2000): *Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right?* EN: Erwin, D.H. and Wing, S.L. (Eds.): *Deep time, Paleobiology's perspective*. *Paleobiology*, 26 (Supplemento No. 4). pp. 236–258.

Barrett, P.M. (2007): *La evolución de los dinosaurios y las plantas con flores: ¿coevolución o coincidencia?* EN: Sanz, J.L. (Ed.): *Los dinosaurios en el siglo XXI* (Actas del workshop "Dinosaurios en el siglo XXI". Museo Cosmocaixa. Barcelona, Febrero de 2005). Editorial Tusquets. Barcelona. pp 141-161 .

Bekker, A.; Holland, H.D.; Wang, P.-L.; Rumble, D.; Stein, H.J.; Hannah, J.L.; Coetzee, L.L.; and Beukes, N.J. (2004): Dating the rise of the atmospheric oxygen. *Nature*, 427: 117-120.

Bengtson, S., Conway, M.S. (1992): *Early radiation of biomineralizing phyla*. EN: Lipps, J.H. and Signor, P.W. (Eds.): *Origin and early radiation of the Metazoa*. New York: Plenum Press. pp. 447–481.

Benton, M.J. (2004): *Origin and relationships of Dinosauria*. EN: Weishampel, D.B. Dodson, P. & Osmolska, H. (Eds.): *The Dinosauria*, 2nd edn. Berkeley, CA: University of California Press. pp. 7–19.

Benton, M.J. and Donoghue, P.C.J. (2007): *Paleontological Evidence to Date the Tree of Life*. *Mol. Biol. Evol.* 24(1): 26-53.

Benton, M.J.; Tverdokhlebov, V.P. and Surkov, M.V. (2004): *Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permian–Triassic boundary in Russia*. *Nature*, 432: 97-100.

Benton, M.J. and Twitchett, R.J. (2003): *How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event*. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18 (7): 358-365(8).

Bodiselič, B.; Koeberl, C.; Master, S. and Reimold, W.U. (2005): *Estimating duration and intensity of Neoproterozoic snowball glaciations from Ir anomalies*. *Science*, 308: 239-242.

Braga, J.C. and Rivas, P. (2002): *Macroevolución*. EN: Soler, M. (Ed.): *Evolución. La base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones SL. pp. 323-353.

Brasier, M. and Antcliffe, J. (2004): *Decoding the Ediacaran Enigma*. *Science*, 305(5687): 1115-1117.

Brusatte, S.L.; Benton, M.J.; Ruta, M. and Lloyd, G.T. (2008): *The first 50 Myr of dinosaur evolution: macroevolutionary pattern and morphological disparity*. *Biol. Lett.*, 4: 733-736.

Budd, G.E. (2008): *The earliest fossil record of the animals and its significance*. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 363: 1425-1434.

Buss, L.W. and Seilacher, A. (1994): *The Phylum Vendobionta: a sister group of the Eumetazoa?* *Paleobiology*, 20: 1–4.

Butterfield, N.J. (2001): *Paleobiology of the late Mesoproterozoic (ca. 1200 Ma) Hunting Formation, Somerset Island, arctic Canada*. *Precambrian Research*, 111: 235–256.

Butterfield, N.J. (2007): *Macroevolution and Macroecology through deep time*. *Palaeontology*, 50 (1): 41–55.

Canfield, D.E.; Poulton, S.W. and Narbonne, G.M. (2007): *Late-Neoproterozoic Deep-Ocean Oxygenation and the Rise of Animal Life*. *Science*, 315: 92-95.

Caron, J.B.; Scheltema, A.; Schander, C. and Rudkin, D. (2006): *A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale*. *Nature*, 442(7099): 159-163.

Carroll, R.L.; Irwin, J. and Green, D.M. (2004): *Thermal physiology and the origin of terrestriality in vertebrates*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143: 345-358.

Carroll, S.B. (2002): Stephen Jay Gould (1941-2002): *A Wonderful Life*. *Developmental Cell*, 3: 21-23.

Cavin, L.; Forey, P.L. and Lécuyer, C. (2007): *Correlation between environment and Late Mesozoic ray-finned fish evolution*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245: 353-367.

Chen, A. And Huang, D. (2008): *Gill rays of primitive vertebrate Yunnanozoon from Early Cambrian: a first record*. *Front. Biol. China*, 3(2): 241-244.

Chen, J.Y.; Bottjer, D.J.; Oliveri, P.; Dornbos, S.Q.; Gao, F.; Ruffins, S.; Chi, H.; Li, C.W. and Davidson, E.H. (2004): *Small Bilaterian Fossils from 40 to 55 Million Years Before the Cambrian*. *Science*, 305: 218-222.

Chen, J.Y.; Oliveri, P.; Li, C.W.; Zhou, G.Q.; Gao, F.; Hagadorn, J.W.; Peterson, K.J. and Davidson, E.H. (2000): *Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China*. *PNAS*, 97 (9): 4457–4462.

Cohen, B.L. (2005): *Not armour, but biomechanics, ecological opportunity and increased fecundity as keys to the origin and expansion of the mineralized benthic metazoan fauna*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 483-490.

Combes, C. (2008): *The role of extreme events in evolution*. *C. R. Geoscience*, 340 (9-10): 591-594.

Crowley, T.J.; Hyde, W.T. and Peltier, W.R. (2001): *CO₂ levels required for deglaciation of a “Near Snowball” Earth*. *Geophys. Res. Lett.* 28: 283-286.

Daeschler, E.B.; Shubin, N.H. and Jenkins Jr, F.A. (2006): *A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan*. *Nature*, 440: 757-763

Donoghue, P.C.J.; Bengtson, S.; Dong, X.P.; Gostling, N.J.; Huldtgren, T.; Cunningham, J.A.; Yin, C.; Yue, Z.; Peng, F. and Stampanoni, M. (2006): *Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos*. *Nature*, 442: 680-683.

Dunlop, J.A.; Anderson, L.I.; Kerp, H. And Hass, H. (2003): *Preserved organs of Devonian harvestmen*. *Nature*, 425: 916.

Dzik, J. (2003): *Early Cambrian lobopodian sclerites and associated fossils from Kazakhstan*. *Palaeontology*, 46(1): 93-112.

Eldredge, N. and Gould, S.J. (1972): *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. EN: Schopf (Ed.). *Models in Paleobiology*. TJM Freeman, Cooper & Co. Pp 82-115.

Erwin, D.H. (2001): Lessons from the past: *Biotic recoveries from mass extinctions*. Proc. Natl Acad. Sci. USA, 98: 5399–5403.

Fedonkin, M.A. (1990): *Precambrian metazoans*. EN: Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. (Eds.): *Palaeobiology. A Synthesis*. Blackwell Scientific Publ. Ltd. pp. 17-24.

Futuyma, D.J. (2005): *Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.

Glaessner, M.F.; Wade, M. (1966): *The Late Precambrian Fossils from Ediacara, South Australia*. *Palaeontology*, 9 (4): 599-628.

Gould, S.J. (2004): *La Estructura de la Teoría de la Evolución*. Metatemas. Tusquets Eds.

Gould, S.J. and Eldredge, N. (1977): *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*. *Paleobiol.* 3: 115-151.

Gould, S.J. and Eldredge, N. (1993): *Punctuated equilibrium comes of age*. *Nature*, 366: 223-227.

Gould, S.J. and Vrba, E.S. (1982): *Exaptation — a missing term in the science of form*. *Paleobiology*, 8(1): 4–15.

Grande, L. and Rieppel, O. (1994): *Interpreting the Hierarchy of Nature. from Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories*. Academic Press.

Grassineau, N. V.; Appel, P. W. U. ; Fowler, C. M. R ; and Nisbet E. G. (2005): *Distinguishing biological from hydrothermal signatures via sulphur and carbon isotopes in Archaean mineralizations at 3.8 and 2.7 Ga*. Geological Society, London, Special Publications, 248: 195-212.

Grazhdankin, D. and Seilacher, A. (2002): *Underground vendobiontia from Namibia*. *Palaeontology*, 45: 57–78.

Greb, S.F.; DiMichele, W.A. and Gastaldo, R.A. (2006). EN: DiMichele, W.A. and Greb, S. (Eds.): *Wetlands Through Time*. *Geol. Soc. Am. Special Paper no. 399*, Boulder, Colorado, 2006. pp. 1-40.

Grotzinger, J.P.; Watters, W.A. and Knoll, A.H. (2000): *Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia*. *Paleobiology*, 26 (3): 334–359.

Gu, X. (1998): *Early metazoan divergence was about 830 million years ago. J Mol Evol*, 47(3):369–371.

Haas, F.; Waloszek, D. And Hartenberg, R. (2002): *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. *Org. Divers. Evol.*, 3: 39-54.

Hallam, A. and Wignall, P.B. (1999): *Mass extinctions and sea-level changes. Earth-Science Reviews*, 48: 217-250.

Han, J.; Zhang, Z.F. and Liu, J.N. (2008): *A preliminary note on the dispersal of the Cambrian Burgess Shale-type faunas. Gondwana Research*, 14 (1-2): 269-276.

Hofmann, H.J. (2005): *Palaeoproterozoic dubiofossils from India revisited - Vindhyan triploblastic animal burrows or pseudofossils? Journal of the Palaeontological Society of India*, 50 (2): 113-120.

Hoffman, P.F.; Kaufman, A.J.; Halverson, G.P. and Schrag, D.P. (1998): *A Neoproterozoic snowball Earth. Science*, 281: 1342-46.

Hua, H.; Chen, Z. and Yuan, X.. (2007): *The advent of mineralized skeletons in Neoproterozoic Metazoa – new fossil evidence from the Gaojiashan Fauna. Geol. J.*, 42: 263-279.

Hua, H.; Chen, Z.; Yuan, X.; Zhang, L. and Xiao, S. (2006): *Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina. Geology*, 33(4): 277-280.

Huntley, J.W.; Xiao, S.; and Kowalenski, M. (2005): *1.3 Billion years of acritarch history: An empirical morphospace approach. Precambrian Research, Amsterdam*, vol. 144, n° 1-2: 52-68.

Hyde, W.T.; Crowley, T.J.; Baum, S.K. and Peltier, W.R. (2000): *Neoproterozoic 'snowball Earth' simulations with a coupled climate/ice-sheet model. Nature*, 405: 425-429.

Irmis, R.B.; Nesbitt, S.J.; Padian, K.; Smith, N.D.; Turner, A.H; Woody, D. And Downs, A. (2007): *A late Triassic Dinosauriform Assemblage from New Mexico and the Rise of Dinosaurs. Science*, 317:358 - 361

Jablonski, D. (2007): *Scale and hierarchy in macroevolution. Palaeontology*, 50(1): 87-109.

Jackson, J.B.C. and Erwin, D.H. (2006): *What can we learn about ecology and evolution from the fossil record?* TRENDS in Ecology and Evolution, 21: 322-328.

Javaux, E.J.; Knoll, A.H. and Walter, M.R. (2003): *Recognizing and interpreting the fossils of Early Eukaryotes*. Origins of Life and Evolution of Biospheres, Amsterdam, vol. 33, n° 1: 75-94.

Jefferies, R.P.S. (1979): *The Origin of Chordates. A methodological Essay*. EN: House, M.R. (Ed.): *The origin of major invertebrates groups*. Academic Press. London. pp. 443-477.

Ji, Q.; Luo, Z.X.; Yuan, C.X.; Wible, J.R.; Zhang, J.P. and Georgi, J.A. (2002): *The earliest known eutherian mammal*. Nature, 416: 816-822

Johnson, N.A. (2002): *(Re) structuring Darwinism*. TRENDS in Genetics, 18: 656-658.

Kerr, R.A. (2007): *Did an Asteroid Shower Kick-Start the Great Diversification?* Science, 318: 1854.

Kirschvink, J. L. (1992): *Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The snowball Earth*. EN: Schopf, J.W. and Klein, C. (Eds.): *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study*. Cambridge Univ. Press. pp. 51–52.

Knoll, A.H.; Walter, M.R.; Narbonne, G.M. and Christie-Blick, N. (2004): *A New Period for the Geologic Time Scale*. Science, 305: 621-622.

Kump, L.R. (2008): *The rise of atmospheric oxygen*. Nature, 451: 277-278.

Labandeira, C.C. (2005): *Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods*. TRENDS in Ecology and Evolution, 20(5): 253-262.

Laflamme, M. and Narbonne, G.M. (2008): *Ediacaran fronds*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 258: 162-179.

Li, C.W.; Chen, J.Y. and Hua, T.E. (1998): *Precambrian Sponges with Cellular Structures*. Science, 279: 879 - 882.

Mallat, J. and Chen, J.Y. (2003): *Fossil Sister Group of Craniates: Predicted and Found*. Journal of Morphology, 258: 1-31.

Markey, M.J. and Marshall, C.R. (2006): *Terrestrial-style feeding in a very early aquatic tetrapod is supported by evidence from experimental analysis of suture morphology*. PNAS, 104(17): 7134-7138.

Marshall, C. (2003): *Nomothetism and understanding the Cambrian "explosion"*. *Palaios*, 18: 195–196.

Maruyama, S. and Santosh, M. (2008): *Models on Snowball Earth and Cambrian explosion: A synopsis*. *Gondwana research*, 14: 22-32.

Marynowski, L.; Otto, A. and Zatoń, M. (2007): *Biomolecules preserved in ca. 168 million year old fossil conifer wood*. *Naturwissenschaften*, 94: 228-236.

Mayhew, P.J.; Jenkins, G.B. and Benton, T.G. (2008): *A long-term association between global temperature and biodiversity, origination and extinction in the fossil record*. *Proc. R. Soc. B*, 275: 47-53.

McCall, G.J.H. (2006): *The Vendian (Ediacaran) in the geological record: enigmas in geology's prelude to the Cambrian explosion*. *Earth Science Reviews*, 77: 1–229.

Minkoff, E.C. (1983): *Evolutionary Biology*. Addison-Wesley Publ. Co.

Narbonne, G.M. (2004): *Modular Construction of Early Ediacaran Complex Life Forms*. *Science*, 305(5687): 1141-1144.

Narbonne, G.M. (2005): *The Ediacara Biota: Neoproterozoic Origin of Animals and Their Ecosystems*. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33: 421–42.

Padian, K. (2008): *Darwin's enduring legacy*. *Nature*, 451: 632-634.

Peterson, K.J.; Lyons, J.B.; Nowak, K.S.; Takacs, C.M.; Wargo, M.J. and McPeck, M.A. (2004): *Estimating metazoan divergence times with a molecular clock*. *PNAS* 10(17): 6536-6541.

Porter, S.M. (2007): *Seawater Chemistry and Early Carbonate Biomineralization*. *Science*, 316: 1302.

Prave, A.R. (2002): *Life on land in the Proterozoic: Evidence from the Torridonian rocks of northwest Scotland*. *Geology*, 30: 811-814.

Rasmussen, B.; Bengtson, S.; Fletcher, I.R.;McNaughton, N.J. (2002): *Discoidal impressions and trace-like fossils more than 1200 million years old*. *Science*, 298(5591):57-8.

Rasmussen, B.; Bose, P.K.; Sarkar, S.; Banerjee, S.; Fletcher, I.R. and McNaughton, N.J. (2002): *1.6 Ga U-Pb zircon age for the Chorhat Sandstone, lower Vindhyan, India: Possible implications for early evolution of animals*. *Geology*, 30 (2): 103-106.

Reisz, R.R. (2006): *Origin of Dental Occlusion in Tetrapods: Signal for Terrestrial Vertebrate Evolution?* Journal of Experimental Zoology, 306B: 261-277.

Rosing, M. T. (1999): *¹³C-Depleted Carbon Microparticles in >3700-Ma Sea-Floor Sedimentary Rocks from West Greenland.* Science, 283: 674 – 676.

Sanz, J.L. (2002): *Historia temprana del vuelo en las aves.* EN: Soler, M. (Ed.): Evolución. La base de la Biología. Proyecto Sur de Ediciones. Pp 509-525.

Sanz, J.L. (2002b): *Starring T. rex: Dinosaur Mythology and Popular Culture.* Indiana University Press. 152 pp.

Sanz, J.L. (2006): *Algunos conceptos básicos en el pasado y presente de la paleontología evolutiva española.* Evolución 1(1): 47-56.

Sanz, J.L (2007): *Origen y desarrollo temprano del vuelo en las aves.* EN: Sanz, J.L. (Ed.): *Los dinosaurios en el siglo XXI* (Actas del workshop “Dinosaurios en el siglo XXI”. Museo Cosmocaixa. Barcelona, Febrero de 2005). Editorial Tusquets. Barcelona. pp 315-354.

Sanz, J.L. (2007b): *Los cazadores de dragones. Historia de los descubrimientos de dinosaurios.* Editorial Ariel. Barcelona.

Schweitzer, M.H.; Wittmeyer, J.L. and Horner, J.R. (2007): *Soft tissue and cellular preservation in vertebrate skeletal elements from the Cretaceous to the present.* Proc. R. Soc. B, 274: 183-197.

Seilacher, A. (1970): *Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie.* Lethaia, 3: 393-396.

Seilacher, A. (1984): *Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: preservational or real extinctions?* EN: Holland, H.D. and Trendall, A.F. (Eds.): *Patterns of Change in Earth Evolution.* Springer-Verlag, Berlin. pp. 159–168.

Seilacher, A. (1985): *Discussion of Precambrian Metazoa.* Philosophical Transactions of the Royal Society of London, A 311: 47–48.

Seilacher, A. (1989): *Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere.* Lethaia, 22: 229–239.

Seilacher, A. (1991): *Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution.* EN: Schmidt-Kittler, N. and Vogel, K. (Eds.): *Constructional Morphology and Evolution.* Springer Verlag. pp. 251-271.

Seilacher, A.; Bose, P.K.; and Pflüger, F. (1998): *Triploblastic animals more than 1 billion years ago: trace fossil evidence from India*. Science, 282(5386): 80-83.

Seilacher, A.; Buatois, L.A. and Mángano, M.G. (2005): *Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 227: 323-356.

Seilacher, A.; Grazhdankin, D. and Legouta, A. (2003): *Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists*. Paleontological Research, 7(1): 43–54.

Sepkoski, D. (2005): *Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the 'Quantitative Revolution' in American Paleobiology*. Journal of the History of Biology, 38: 209-237.

Sepkoski Jr., J.J. (1996): *Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases*. EN: Walliser, O.H. (Ed.): Global Events and Event Stratigraphy. Springer, Berlin. Pp. 35-52.

Sepkoski Jr, J.J.; Bambach, R.K.; Raup, D.M. and Valentine, J.W. (1981): *Phanerozoic marine diversity and the fossil record*. Nature, 293: 435 – 437.

Shipman, P. and Storm, P. (2002): *Missing Links: Eugène Dubois and the Origins of Paleoanthropology*. Evolutionary Anthropology, 11: 108-116.

Skovsted, C.B. and Peel, J.S. (2007): *Small shelly fossils from the agrillaceous facies of the Lower Cambrian Forsteu Formation of western Newfoundland*. Acta Palaeontologica Polonica, 52: 729-748.

Solé, R.V.; Montoya, J.M. and Erwin, D.H. (2002): *Recovery after mass extinction: evolutionary assembly in large-scale biosphere dynamics*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 357: 697-707.

Soltis, D.E.; Bell, C.D.; Kim, S. And Soltis, P.S. (2008): *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Ann. N.Y. Acad. Sci., 1133: 3-25.

Stein, W.E.; Mannolini, F.; VanAller Hernick, L.; Landing, E. and Berry, C.M. (2007): *Giant cladoxylopsis trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa*. Nature, 446: 904-907.

Strickberger, M.W. (1990): *Evolution*. Jones & Bartlett Publ.

Sudhaus, W. (2004): *Radiation within the framework of evolutionary ecology*. Organisms, Diversity & Evolution, 4: 127-134.

Sutton, M.D. (2008): *Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils*. Proc. R. Soc. B, 275: 1587-1593.

Tice, M. M. and Lowe, D.R. (2004): *Photosynthetic microbial mats in the 3,416-Myr-old ocean*. Nature, 431: 549-552.

Twitchett, R.J. (2006): *The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 232: 190-213.

Valley, J.W. (2005): *A Cool Early Earth?* Scientific American, October 2005, 58-65.

Valley, J.W.; Peck, W.H.; King, E.M. and Wilde, S.A. (2002): *A cool early Earth*. Geology, 30: 351-354.

Van Kranendonk, M.J.; Webb, G.E.; and Kamber, B.S. (2003): *Geological and trace element evidence for a marine sedimentary environment of deposition and biogenicity of 3.45 Ga stromatolitic carbonates in the Pilbara Craton, and support for a reducing Archaean ocean*. Geobiology, 1: 91–108.

Vannier, J.; Steiner, M.; Renvoisé, E.; Hu, S.X. and Casanova, J.P. (2006) : *Early Cambrian origin of modern food webs : evidence from predator arrow worms*. Proc. R. Soc. B., 274: 627-633.

Ward, P.; Labandeira, C.; Laurin, M. and Berner, R.A. (2006): *Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial rathropod and vertebrate terrestrialization*. PNAS, 103(45): 16818-16822.

Watanabe, Y.; Martini, J.E.J. and Ohmoto, H. (2000): *Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billion years ago*. Nature, 408 : 574–578.

Weber, B.; Steiner, M. and Zhu, M.Y. (2007): *Precambrian-Cambrian trace fossils from the Yangtze Platform (South China) and the early evolution of bilaterian lifestyles*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 254: 328-349.

Wellman, C.H. and Gray, J. (2000): *The microfossil record of early land plants*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 355: 717–732.

White, R.V. and Saunders, A.D. (2005): *Volcanism, impact and mass extinctions: incredible or credible coincidences?* Lithos, 79: 299-316.

Wilde, S.A.; Valley, J.W.; Peck, W.H. and Graham, C.M. (2001): *Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago*. Nature, 409: 175-178.

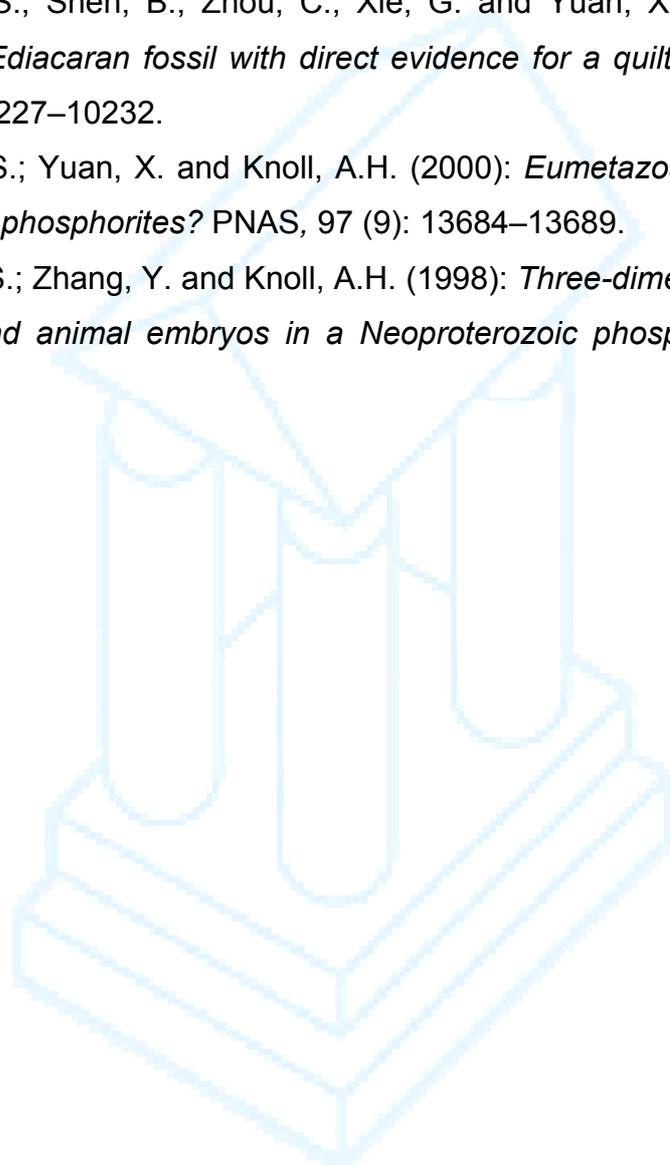
Wilson, E.O. (1992): *The Diversity of Life*. Harvard University Press.

Wood, R.A.; Grotzinger, J.P. and Dickson, J.A.D. (2002): *Proterozoic Modular Biomineralized Metazoan from the Nama Group, Namibia*. *Science*, 296: 2383-2386.

Xiao, S.; Shen, B.; Zhou, C.; Xie, G. and Yuan, X. (2005): *A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan*. *PNAS*, 102(29): 10227–10232.

Xiao, S.; Yuan, X. and Knoll, A.H. (2000): *Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites?* *PNAS*, 97 (9): 13684–13689.

Xiao, S.; Zhang, Y. and Knoll, A.H. (1998): *Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite*. *Nature*, 391: 553-558.





TRANSICIONES EVOLUTIVAS

Mauro Santos

**Departament de Genètica i de Microbiologia,
Universitat Autònoma de Barcelona**

Eörs Szathmáry

**Collegium Budapest, Institute for Advanced Study (Hungria);
Institute of Biology, Eötvös University (Hungria);
Parmenides Center for the Study of Thinking (Alemania)**

El 28 de julio de 1995 la prestigiosa revista científica *Science* publicó la primera secuencia completa del genoma (todo el material genético contenido en la célula) de un organismo de vida libre, la bacteria *Haemophilus influenzae* que se asocia con la neumonía y la meningitis. Este hito marca el inicio de la biología como “ciencia de grandes dimensiones” puesto que tal empresa requirió el esfuerzo coordinado de muchos científicos, además de una financiación muy generosa. Desde entonces la secuenciación de genomas de muchas especies (incluida la humana) no ha parado de crecer y se ha convertido ya en una actividad casi meramente industrial, hasta el punto de que en pocos años será posible acceder a la lectura personalizada de nuestro genoma por unos cuantos miles de euros. En el comienzo del siglo XXI también estamos asistiendo al ascenso de una nueva disciplina que se ha dado en denominar “biología de sistemas”, cuyo objetivo último es integrar la enorme cantidad de información que generan las diversas tecnologías bautizadas con el sufijo “ómica” (genómica, transcriptómica, proteómica, etc.) para lograr una comprensión global de la increíble complejidad de los organismos vivos. La empresa es obviamente muy ambiciosa, pero el simple hecho de que en la actualidad se plantee como algo abordable científicamente nos da una idea de la enorme madurez que ha alcanzado la biología. A pesar de su indiscutible éxito, la biología no ha conseguido aún dar respuesta a la pregunta más básica relacionada con el origen de su propio sujeto de estudio, que no es otro que la vida tal y como la conocemos en este planeta –la astrobiología estudia el origen y presencia de la vida en el Universo aparte de la Tierra, aunque a fecha de hoy no existen indicios claros de que exista por lo que algunos científicos son muy críticos con la astrobiología al tacharla de ciencia carente de sujeto de estudio. Incluso en el supuesto de que la biología de sistemas sea capaz de generar una forma simplificada (¡que no primitiva!) de vida celular a partir de lo que conocemos de los seres vivos, dicho logro seguiría sin responder a la pregunta fundamental: ¿cómo puede surgir la vida a partir de una colección de moléculas inertes?

El gran inmunólogo y ensayista británico Peter Medawar escribió hace algunos años que la ciencia es al arte de dar respuestas a problemas que, aunque resulten difíciles, pueden llegar a solucionarse utilizando el método científico. Quizá al lector la pregunta anterior le parezca un tanto metafísica e

inabordable científicamente, pero parte del arte consiste en hacer las pregunta adecuadas: ¿qué caracteriza la transición de lo no vivo a lo vivo?, o bien ¿cuál es la propiedad fundamental de los sistemas vivos? Una de las teorías más revolucionarias y poco comprendidas en toda su profundidad por el público en general sostiene que a diferencia de la complejidad de los sistemas mecánicos o electrónicos creados por el hombre con fines específicos, la complejidad de los organismos vivos es el resultado de un largo proceso histórico que no persigue ninguna finalidad. Estamos hablando de la teoría de la evolución por selección natural de Darwin que, conjuntamente con la teoría de la relatividad de Einstein y la teoría cuántica de campos desarrollada por Heisenberg, Dirac, Pauli y Feynman entre otros, constituyen los pilares intelectuales más admirables y unificadores de toda la ciencia. De las tres teorías anteriores la teoría darwiniana de la evolución es la única accesible a la mayoría de las personas puesto que la idea básica no requiere de muchos conocimientos técnicos. Sin duda éste el motivo por el cual todo el mundo se cree con derecho a opinar de evolución, incluidos los creacionistas.

Lo que delimita la transición de lo no vivo a lo vivo es el origen de la capacidad de evolucionar por selección natural. De hecho, la Agencia Espacial Americana utiliza la siguiente definición recogida en un documento interno de 1992: “La vida es un sistema químico autosuficiente capaz de experimentar evolución darwiniana” (léase evolución por selección natural). La idea de Darwin puede resumirse en una simple imagen (Figura 1):

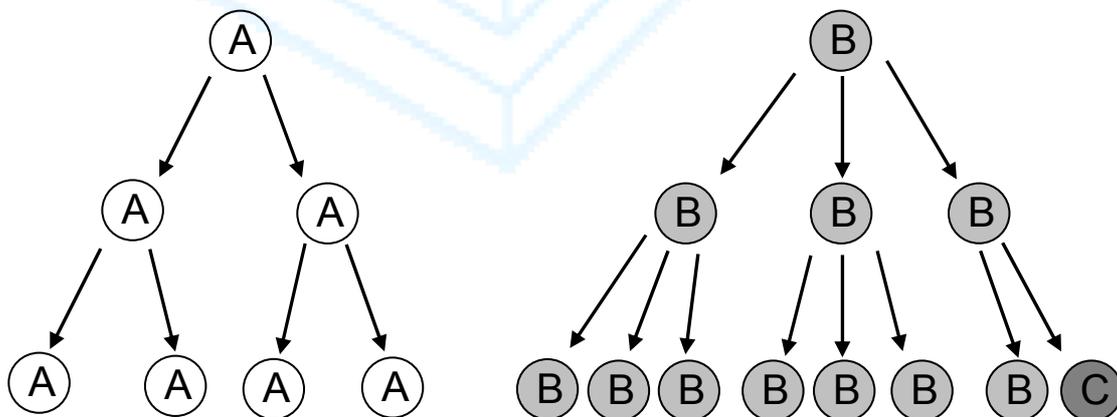


Figura 1. Requisitos para que un ente sea considerado como una unidad evolutiva: multiplicación, herencia y variación.

Para que un ente sea considerado como una unidad evolutiva ha de poseer tres características esenciales: la capacidad de multiplicación, es decir, una unidad puede generar varias unidades; herencia, por lo que el ente A genera entes A y el ente B genera entes B; y variación, lo que requiere que ocasionalmente se produzca un ente nuevo (en la Figura 1 un ente B produce el ente C). Estas tres propiedades, aunque necesarias, no son en sí mismas suficientes para garantizar la evolución de entes complejos; también se requiere que algunas características de los entes estén asociadas con una capacidad de perdurar o multiplicarse. Así, en la figura anterior el ente B produce más unidades que el ente A, por lo que la proporción de sus descendientes va aumentando. Es importante darse cuenta de que en la descripción anterior no se ha hecho ninguna referencia a un ser vivo. Esto ha sido de forma deliberada puesto que para cualquier unidad (sea química, cultural o biológica) que cumpla las condiciones anteriores, sus poblaciones pueden evolucionar por selección natural.

¿Cómo puede un sistema químico autosuficiente experimentar evolución darwiniana? Obviamente un prerequisite es que posea la capacidad de multiplicación. Pues bien, en el campo de la química se originó el concepto de autocatálisis, o proceso propio de sistemas que son capaces de producir una autoamplificación de algún compuesto determinado. Un magnífico ejemplo es la denominada “reacción de la formosa” que se conoce desde mediados del siglo XIX y se esquematiza en la Figura 2.

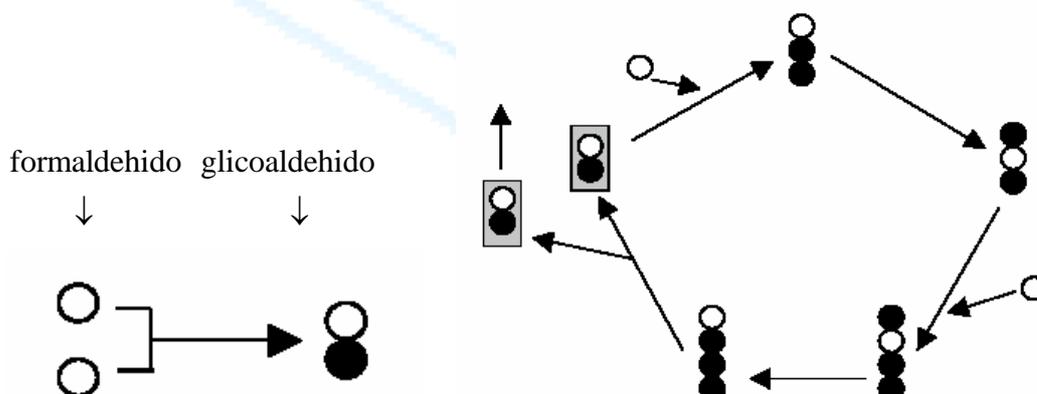


Figura 2. Reacción de la formosa. En condiciones alcalinas y en presencia de catalizadores inorgánicos el formaldehído da lugar a una mezcla compleja de azúcares. Lo destacable es que en cada vuelta del ciclo se produce una nueva molécula de glicolaldehído, por lo que el proceso es autocatalítico.

Los ciclos autocatalíticos son importantes para entender el origen de la vida porque pueden producir una mezcla compleja de compuestos químicos, aunque el gran desafío dado el estado actual de conocimientos consiste en “dirigir” los ciclos autocatalíticos para evitar la explosión combinatoria de reacciones no deseadas, como ocurre en el ciclo de la formosa que produce muchos azúcares diferentes. En los sistemas vivos esto se consigue debido a la participación de proteínas (enzimas) que catalizan las reacciones metabólicas en una determinada dirección.

Por muy fascinante que resulte la reacción de la formosa uno de los problemas que se nos plantea es que sólo existe simple multiplicación. La evolución por selección natural requiere además un sistema de herencia “ilimitado” en el sentido de que el número potencial de entes diferentes (variación) que se pueden originar sea inmenso. Un ejemplo es el lenguaje humano. En el cuento de Jorge Luís Borges titulado *La biblioteca de Babel* se especula con un universo compuesto de una biblioteca de todos los libros posibles. Si cada libro ha de tener un límite de páginas, de renglones por página y de símbolos por renglón entonces el número de posibilidades es vasto pero finito. Por el contrario, si no se establecen limitaciones entonces el número resultaría infinito. En los organismos actuales la herencia depende de la secuencia lineal de 4 letras, por lo que si establecemos un límite de 1.000.000 de letras por genoma (el organismo de vida libre con el genoma más pequeño posee la mitad de letras, mientras que en el genoma humano hay 3.000 veces más letras) a modo de biblioteca de Babel el número de posibilidades (genomas diferentes) es $4^{1.000.000}$, lo que equivale a una cifra tan enorme que a efectos prácticos puede considerarse infinita. La biología se ha anticipado en varios millardos de años a las posibilidades inabarcables que nos brinda nuestra actual sociedad de la información.

En el año 2005 el químico alemán Günter von Kiedrowski organizó en Venecia una conferencia titulada “química de sistemas” (*Systems Chemistry*), donde se planteó un nuevo programa de investigación en el que se buscan “recetas” para generar y acoplar diferentes sistemas autocatalíticos como paso previo a la construcción de células sintéticas –nótese que la aproximación es distinta a la de generar una forma de vida celular a partir de componentes

presentes en las células actuales. Aunque a nivel técnico aún estemos lejos de lograr semejante hazaña, sabemos cuál puede ser el camino correcto. En su nivel más esencial la vida puede considerarse como un supersistema químico compuesto de tres sistemas autocatalíticos acoplados, tal como indicó el ingeniero químico Tibor Gánti hace más de 35 años: sistema metabólico que posibilita la adquisición de energía y el crecimiento; una membrana que posibilita el aislamiento del exterior y la concentración de moléculas en el interior de la célula; y un sistema genético que posibilite una herencia ilimitada. Se conocen los ingredientes básicos de la receta, aunque por el momento sólo somos aprendices de brujo. En este sentido a von Kiedrowski le resulta alentador utilizar el símil de la evolución aeronáutica para recordar lo disparatado que ahora nos parecen algunos diseños pioneros que sólo se mantenían en el aire unos pocos segundos. Pero de la misma forma que el sueño (a veces pesadilla) de viajar en avión se ha hecho realidad, podemos estar seguros de que algún día seremos capaces de sintetizar vida en el laboratorio, lo que sin duda planteará nuevos problemas éticos. También supondrá, qué duda cabe, un golpe casi mortal a los que sostienen que crear vida a partir de lo inerte no está a nuestro alcance.

La teoría de la evolución por selección natural no predice que los organismos se harán cada vez más complejos, tan sólo que su supervivencia y capacidad de reproducción en el ambiente que se encuentran serán mejores. A este respecto es importante darse cuenta de las trampas que muchas veces nos tiende el lenguaje cotidiano. Cualquier lector estará familiarizado con la expresión “organismos superiores” al referirnos a los animales o las plantas en comparación con otras formas de vida microscópica. Implícitamente estamos proyectando la doctrina antropocéntrica de progreso a un proceso que por definición no persigue un fin último. No es nuestra intención entrar aquí en disquisiciones filosóficas, tan sólo recordar al lector que las bacterias habitan en nuestro planeta desde hace 3.500 veces más años que los humanos y seguirán aquí después de que (previsiblemente) nos hayamos extinguido como especie. Sin embargo, a lo largo de la historia de la vida podemos apreciar un aumento de complejidad que ha dependido de ciertos cambios que denominamos transiciones evolutivas principales. Uno de nosotros (Eörs Szathmáry) realizó una encuesta en un congreso científico en el que presentó

una lista de transiciones evolutivas. Cada uno de los asistentes tenía que señalar cuál o cuáles de esas transiciones le parecían difíciles de explicar. La percepción de dificultad puede ser subjetiva ya que el hecho de que algunos problemas nos puedan resultar harto complejos no implica necesariamente que hayan resultado difíciles de resolver en la naturaleza. No obstante, hay dificultades que son genuinas en el sentido de que su solución requiere algunas etapas que son muy improbables. En cualquier caso, la lista ganadora se presenta en la Tabla 1. De las ocho transiciones catalogadas pensamos que todas, excepto dos, han ocurrido sólo una vez en la historia de la vida. Las dos excepciones son la evolución de organismos pluricelulares, que al menos ocurrió tres veces, y de animales con castas estériles, que ha ocurrido muchas veces.

Antes de entrar en detalles, podemos preguntarnos: ¿qué tienen en común las transiciones de la lista? Un elemento recurrente que podemos identificar es que aquellas entidades que era capaces de replicación independiente antes de la transición acaban formando parte de un todo más integrador después de la transición. Como especie social nos puede parecer lógico que la agregación de unidades independientes aumenta las posibilidades de sobrevivir y multiplicarse, pero esto plantea un problema que trajo de cabeza al propio Darwin: ¿por qué razón la selección natural ha de favorecer que un individuo sacrifique su potencial reproductivo para ayudar a la comunidad a la que pertenece?

Tabla 1. Las transiciones evolutivas principales.

Antes de la transición	Después de la transición
Moléculas replicantes	Poblaciones de moléculas en protocélulas
Replicadores independientes	Cromosomas
ARN como gen y enzima (“ribozimas”)	Genes de ADN, proteínas enzimáticas
Células procariotas	Células con núcleo y orgánulos
Clones asexuales	Poblaciones sexuales
Organismos unicelulares	Animales, plantas y hongos
Individuos solitarios	Colonias con castas no reproductivas
Sociedades de primates	Sociedades humanas con lenguaje

Para darnos cuenta de la magnitud del problema, fijémonos en la primera transición de la lista: moléculas replicantes que han originado poblaciones de moléculas en protocélulas. Una molécula replicante es aquella que es capaz de replicarse a sí misma; es decir, posee la capacidad de multiplicación, herencia y variación y, por lo tanto, es un ente que cumple con los requisitos establecidos en la Figura 1 para ser considerado como una unidad evolutiva. El primer replicador artificial, que a diferencia de lo que ocurre con el material hereditario de las células actuales no necesitaba de una compleja maquinaria enzimática para replicarse, fue sintetizado por G. von Kiedrowski en 1986 (Figura 3) y consistía en un pequeño fragmento de nucleótidos (unidades A y B) complementarios entre sí; es decir, A encaja con B y B con A. Nótese que a partir de una cadena simple (T en la Figura 3) las unidades A y B se aparean complementariamente y dada la proximidad de grupos funcionales se unen para formar una nueva cadena simple, por lo que el proceso es autocatalítico; en símbolos: $T+(A+B) \rightarrow 2T$. Para que este replicador artificial posea la herencia ilimitada que necesitamos lo que se requiere es que la longitud de la cadena simple sea mucho mayor, aunque a día de hoy no somos capaces de producir replicadores de más de 6 unidades utilizando procedimientos meramente químicos que no hagan uso de enzimas obtenidos a partir de las células. Los primeros replicadores de la Tierra eran probablemente moléculas de ARN (o moléculas análogas), que constan de 4 unidades y su longitud (L) puede variar mucho, por lo que el número de posibilidades para cada longitud es 4^L .

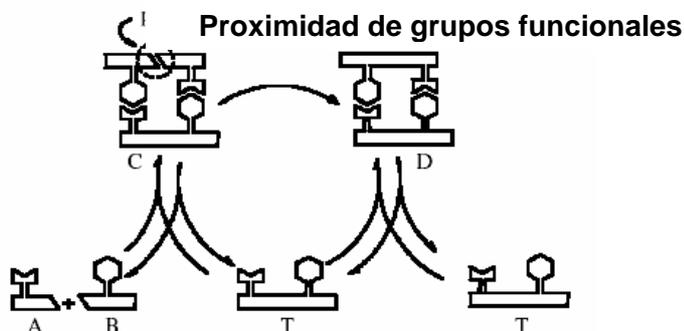


Figura 3. Esquema simplificado del replicador sintetizado por von Kiedrowski.

También resulta ilustrativo comentar aquí un famoso experimento realizado en 1971 por Sol Spiegelman y colaboradores, que aislaron los más de 4.000 nucleótidos del ARN de un bacteriófago (virus que infecta bacterias) denominado $Q\beta$ RNA. Para desarrollarse este virus necesita introducir su ARN en la célula hospedadora y sintetizar, utilizando las instrucciones (información) del ARN, una serie de moléculas incluyendo la enzima $Q\beta$ replicasa de ARN encargada de la replicación de dicho ARN. A modo del replicador esquematizado en la Figura 3, el experimento consistió en replicar el ARN en tubos de ensayo a los que se añadían la replicasa y los nucleótidos necesarios. Pasado un cierto tiempo se transfería una alícuota a un tubo de ensayo nuevo y el proceso se repitió varias veces. Al final del experimento se obtuvo una molécula de ARN cuya longitud era de 235 nucleótidos, unas 17 veces más pequeña que la molécula original. De este sencillo experimento podemos extraer dos conclusiones importantes. En primer lugar, en cada uno de los tubos de ensayo había una población de moléculas de ARN que se iban replicando. Aquellas que se multiplicaban a una mayor velocidad iban aumentando en proporción (Figura 1) y ganaban la partida a sus competidoras, por lo que no es de extrañar que la molécula final fuera más pequeña. Pero la contrapartida, y este es el segundo mensaje del experimento, es que la molécula ganadora no sería capaz de infectar eficazmente una célula pues carecía de la información necesaria para sintetizar diversas moléculas requeridas. Existe por lo tanto un compromiso entre eficacia de replicación y capacidad de infección.

Imaginemos ahora que nos trasladamos en el tiempo al denominado “mundo de ARN”, cuando aparecieron los primeros replicadores de la Tierra. ¿Cómo pudieron haber surgido las primeras células (protocélulas)? Recordemos que en su nivel más fundamental la vida celular requiere metabolismo, membrana y un sistema genético para almacenar información. El primer problema que surge es que en las células actuales el metabolismo lo realizan moléculas proteicas y la información está en el ADN. La secuencia lineal de aminoácidos en las proteínas está codificada por la secuencia lineal de nucleótidos en el ADN y existe una maquinaria celular muy sofisticada que se encarga de traducir la información de ADN a proteína. Esto originó en su día

el típico problema del huevo o la gallina: ¿quién fue primero, el ADN o las proteínas? La respuesta es que ni lo uno ni lo otro, pues en los años 1970 se descubrió que el ARN posee la capacidad dual de portar información genética y realizar funciones metabólicas, confirmando así las especulaciones de varios autores en la anterior década. Hoy en día se utiliza el término ribozima para referirnos a una molécula de ARN con capacidad catalítica. Suponemos que las primeras protocélulas eran compartimentos que englobaban diferentes replicadores (ribozimas) independientes que a su vez podían realizar diversas funciones metabólicas, aunque al observar de nuevo la Figura 1 en seguida nos damos cuenta de que hay un problema: si los replicadores se multiplican a diferentes velocidades y la selección natural favorece a los más rápidos (como en el experimento de Spiegelman), el resultado final será que los compartimentos acabarán teniendo un único tipo de ribozima. O bien dicho ribozima es capaz de realizar todas las funciones celulares necesarias (lo que no es el caso), o si no la protocélula se desintegrará y no podremos hablar de vida celular (la única forma de vida *independiente* que existe). Esta aparente disyuntiva sirve para ilustrar un conflicto presente en todas las transiciones evolutivas listadas en la Tabla 1: explicar cómo han ocurrido dichas transiciones requiere que expliquemos el origen de la entidad de nivel superior (protocélula en el caso anterior) en términos de la selección natural que actúa sobre los entes del nivel inferior (moléculas replicantes). Este es el rompecabezas al que se enfrentaba Darwin al intentar dar cuenta de la existencia de castas estériles en insectos sociales o la cooperación en las sociedades humanas.

La solución que propuso Darwin en su libro publicado en 1871 *El origen del hombre y la selección sexual* para explicar el comportamiento cooperativo que podemos observar en nuestras sociedades es que la selección natural actúa a más de un nivel. Para entender las transiciones evolutivas necesitamos pues familiarizarnos con lo que se denomina el problema de los “niveles de selección”, que no es otro que el derivado del conflicto de intereses entre diferentes unidades evolutivas: replicadores, células, individuos multicelulares, grupos de individuos, etc. Aunque a primera vista pueda parecernos que las unidades subordinadas en la jerarquía biológica coexisten en armonía y paz, la realidad es muy distinta. Ya en el *Leviatán* Thomas Hobbes nos alerta sobre el

egoísmo del hombre, su impulso por dotar prioridad a todo lo que contribuya a satisfacer su auto conservación, seguridad y vida confortable. El vínculo social deriva esencialmente de los beneficios que nos reporta, no de un imperativo natural. En el capítulo XVII escribió que “los pactos que no descansan en la espada no son más que palabras, sin fuerza para proteger al hombre en modo alguno. Si no se ha instituido un poder o no es suficientemente grande para nuestra seguridad, cada uno fiará tan sólo, y podrá hacerlo legalmente, sobre su propia fuerza y maña, para protegerse como los demás hombres”. Esta conclusión puede parecerse brutal, pero veremos más adelante que no va muy desencaminada. Incluso en nuestras células existen multitud de mecanismos para evitar que las cosas se desmadren, aunque así y todo pueden aparecer células cancerosas que proliferan desmesuradamente y adquieren una ventaja sobre sus células vecinas aun a costa de nuestra vida.

Volviendo a nuestra protocélula anterior, ¿cómo se resuelve el conflicto derivado de la diferente capacidad de multiplicación de los diversos replicadores? Supongamos ahora que los entes A y B de la Figura 1 están englobados en un compartimento. Supongamos también que tanto A como B son necesarios para que dicho compartimento crezca y eventualmente se divida en dos a modo de escisión binaria tal y como ocurre en el proceso de reproducción asexual de organismos unicelulares. Estos supuestos conducen a un modelo simple (Figura 4) cuyo comportamiento dinámico puede analizarse mediante simulación por ordenador y análisis matemático. Los replicadores en la Figura 4 pueden suponerse diferentes ribozimas cuya acción catalítica coordinada, a modo de metabolismo primordial, es necesaria para el crecimiento del compartimento. Este modelo ilustra el tema recurrente de los niveles de selección al referirnos a las transiciones evolutivas. En el nivel inferior tenemos poblaciones de replicadores en el interior de cada compartimento y la selección natural favorecerá a aquellos replicadores que se multipliquen más rápidamente. En el nivel superior tenemos una población de compartimentos cuyas tasas de crecimiento y división dependerán de su contenido. El resultado global es que sólo los linajes de protocélulas en los que sus replicadores se multipliquen a una tasa similar sobrevivirán, puesto que así se maximiza la probabilidad de que ambos replicadores estén presentes simultáneamente en las protocélulas descendientes. En otras palabras, la

selección natural a nivel de protocélula coarta a la selección natural a nivel de replicadores.

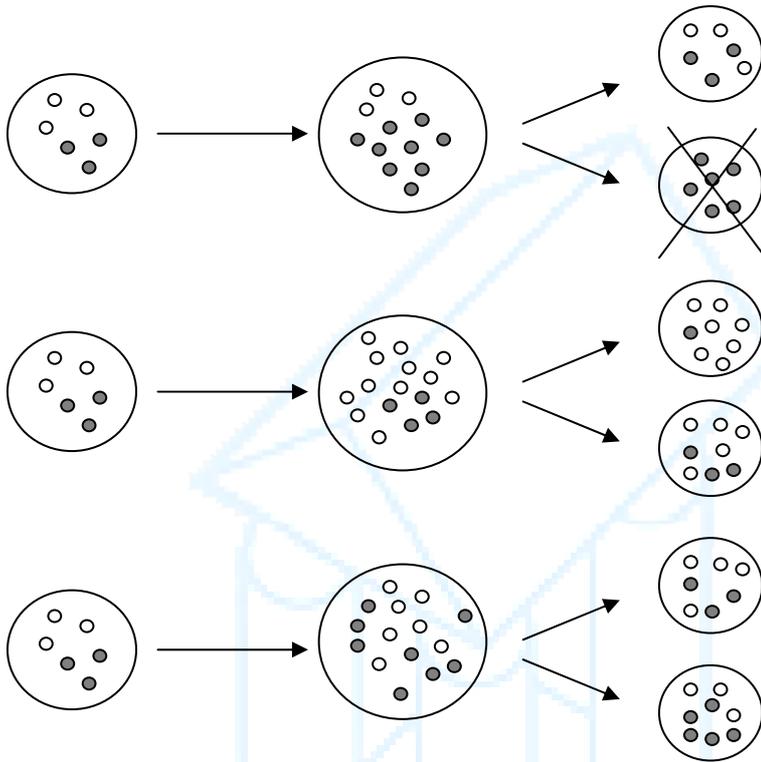


Figura 4. Modelo simple que supone que los compartimentos (protocélulas) tienen dos tipos de replicadores (blanco y gris) necesarios para el crecimiento y eventual escisión binaria pero que pueden tener diferentes tasas de multiplicación en cada compartimento. Durante la división los diferentes replicadores se distribuyen al azar entre los descendientes puesto que las protocélulas carecen de mecanismos que garanticen el reparto equitativo de información, tal y como ocurre en las células actuales. Si uno de los replicadores se multiplica más rápidamente que el otro aumentará la probabilidad de que en alguna de las protocélulas descendientes no estén presentes ambos replicadores, por lo que no habrá crecimiento y el compartimento acabará desintegrándose (marcado con una cruz en el esquema).

El modelo de la Figura 4, aunque ilustrativo, tiene sus límites: suponer que sólo dos ribozimas pueden realizar todo el metabolismo primordial es simplificar demasiado las cosas. A medida que las protocélulas se hacen más complejas el número de ribozimas necesarios aumenta, por lo que también aumenta la probabilidad de que el reparto al azar de los diferentes ribozimas durante la división resulte en protocélulas descendientes que carecen del conjunto necesario para crecer y multiplicarse. O bien se aumenta el número de copias de cada ribozima (con el correspondiente coste energético) para minimizar las fluctuaciones estocásticas, o se resuelve el problema de una forma más eficiente. Las células modernas han resuelto el problema ligando los diferentes replicadores (genes) en un mismo cromosoma.

El origen de los cromosomas es la segunda transición evolutiva en la lista de la Tabla 1. El actual ligamiento de los genes en cromosomas tiene dos ventajas desde el punto de vista de la célula: en primer lugar, se asegura de que al replicarse el cromosoma se replica el conjunto de los genes sólo una vez, lo que constituye un mecanismo eficiente para evitar una multiplicación diferencial de los mismos al coartar de manera física la selección natural en el nivel inferior; en segundo lugar, facilita que todo el conjunto esencial de genes se transmitan al unísono a cada célula hija. El origen del ligamiento se ha estudiado utilizando una extensión del modelo esquematizado en la Figura 4 y se ha visto que la selección natural puede favorecer aquellos linajes celulares en los que los replicadores se asocian formando cromosomas. Pero como siempre ocurre, el demonio suele estar en los detalles que en este caso no son otros que los supuestos simplificadores empleados en el estudio. La división de labores en las células actuales implica que un gen (fragmento de ADN) puede producir muchas copias del enzima (proteína) funcional de acuerdo con las necesidades de la célula. Los modelos teóricos de protocélulas han de suponer que existe redundancia génica; es decir, varias copias de cada replicador (ribozima: gen y enzima a la vez). Desde el punto de vista genético (información) esta redundancia es superflua, pero desde el punto de vista metabólico (función) puede ser indispensable. Si en las protocélulas la redundancia es elevada y los diferentes replicadores se multiplican a una tasa similar como ocurrirá en aquellos linajes exitosos de acuerdo al modelo de la Figura 4, entonces se puede demostrar que la selección no favorece el ligamiento de replicadores en cromosomas a pesar de la conclusión obtenida en el estudio anterior que simplificaba demasiado las cosas. Esto ilustra otra trampa en la que es muy fácil caer cuando aplicamos lo que se denomina “la falacia genética retroactiva”; es decir, la atribución inapropiada de mecanismos que pueden favorecer un estado de cosas en la actualidad (por ejemplo el ligamiento) a la hora de explicar su origen. A modo de inciso, un tipo similar de error lógico suele estar presente en los argumentos esgrimidos por los creacionistas al afirmar que diversas estructuras anatómicas que cumplen una determinada función en los organismos contemporáneos no han podido surgir por evolución darwiniana puesto que desde su génesis han tenido que pasar

por humildes estadios intermediarios cuya utilidad es escasa o nula para realizar dicha función.

¿Cómo pudieron haber surgido los cromosomas? La respuesta es que aún no lo sabemos a ciencia cierta, aunque tenemos algunos indicios de cuál puede ser la explicación correcta, lo que requiere introducir algunos detalles previos que son importantes. En primer lugar, sabemos que la replicación no es perfecta (si lo fuera no habría variación; Figura 1) y se producen errores (mutaciones) en las copias. La mayoría de las mutaciones son perjudiciales y la selección natural se encarga de mantener a raya su frecuencia, de lo contrario la vida no existiría. Pero la selección natural no es omnipotente, mucho menos en el mundo de ARN cuando la tasa de mutación era muy elevada. La consecuencia para las protocélulas es que en su interior albergaban copias mutadas de los diferentes replicadores, lo que suponía un lastre genético que disminuía su eficacia biológica. El hecho importante es que dicho lastre depende de la redundancia génica: cuanto mayor es el número de copias de cada gen mayor también es el lastre. Las protocélulas primitivas se encontraban pues entre Escila y Caribdis: por un lado, la redundancia era importante para asegurar un metabolismo eficaz y aumentar la probabilidad de transmisión de todos los genes esenciales a las células hijas; por otro lado, la redundancia suponía un coste importante debido, entre otras cosas, al elevado lastre genético. Es muy posible que el binomio información-función característico de los ribozimas tuviera que romperse de alguna forma antes del surgimiento de los cromosomas.

A partir de la Figura 5 podemos vislumbrar una posible solución. Debido a la complementariedad de nucleótidos (obsérvese la Figura 3) durante la replicación del ARN la hebra progenitora, supongamos la hebra (+) en la Figura 5, es complementaria a la hebra paterna (-). La replicación ocurre en una determinada dirección ($5' \rightarrow 3'$) y, a modo de lo que sucede con el ARN del bacteriófago $Q\beta$ RNA que introdujimos al hablar del experimento de Spiegelman, se necesita una secuencia de reconocimiento para que la replicasa se asocie a la molécula y comience la replicación. Las secuencias de reconocimiento en los extremos 3' de ambas hebras complementarias pueden diferir ligeramente, lo que originaría que la replicasa se acople preferentemente a una de las secuencias por lo que la hebra portadora de dicha secuencia se

replicaría de manera más eficiente que la otra hebra. La consecuencia inmediata es que la relación cuantitativa entre las hebras (-) y (+) no sería 1 : 1.

Al referirnos anteriormente a la dualidad información-función de los ribozimas hemos incurrido en una simplificación de la realidad. A saber: mientras que ambas hebras son informativas puesto que poseen información complementaria, sólo una de ellas es funcional (catalítica). Es entonces posible suponer que una de las hebras de la Figura 5, digamos la (-), actúa como portadora de la información (gen) y se replica eficientemente para producir la otra hebra (+) que realiza la catálisis, lo que podría ser una forma primitiva de desligar cuantitativamente información y función (tal y como ocurre en los organismos actuales) ya que una o unas pocas copias de la secuencia "gen" originarían muchas copias de la secuencia "enzima". Esta situación implicaría dos cosas; en primer lugar, un número reducido de hebras gen resultaría más eficaz para reducir el lastre debido a las mutaciones y, en segundo lugar, parecería lógico pensar que la selección natural favorecerá su ligamiento para evitar las fluctuaciones estocásticas a la hora de transmitir toda la información genética necesaria a las protocélulas hijas. Aunque este escenario resulta plausible aún falta por confirmar si es realizable numéricamente: como solía afirmar John Maynard Smith, hay que hacer las cuentas para saber si las cosas pueden funcionar.

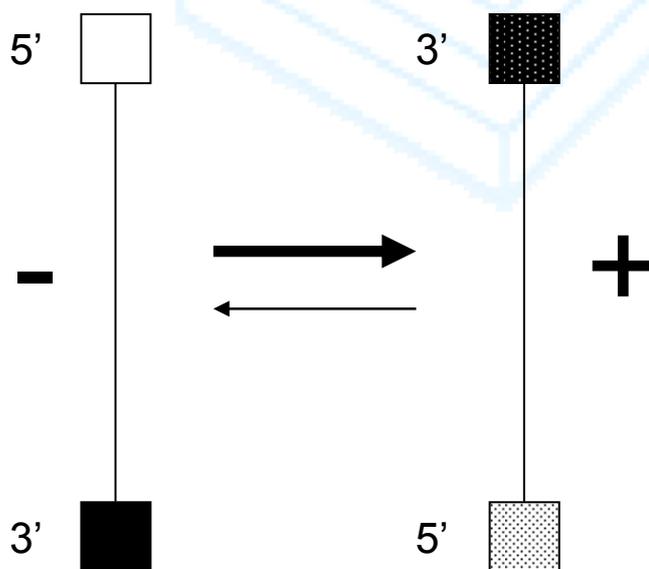


Figura 5. Esquema simplificado de la replicación de un ribozima. La hebra (-) se replica para producir la hebra complementaria (+) en dirección $5' \rightarrow 3'$ y viceversa. Los cuadrados con la etiqueta 3' se corresponden a las secuencias de reconocimiento de la replicasa, la cual puede unirse preferentemente a una u otra hebra. En el esquema la flecha gruesa indica que la replicación de la hebra (-) es más eficiente que la de la hebra (+), por lo que la abundancia de ésta última será mayor.

Aunque hasta ahora sólo hemos escrito acerca del posible origen de las células y los cromosomas, al lector le resultará ya obvio que para comprender las transiciones evolutivas de la Tabla 1 hemos de conjugar algunos principios básicos generales con muchos detalles importantes a la hora de inferir la posible serie de eventos involucrados en cada transición. En lo que resta de artículo, y para no cansar excesivamente al lector, nos centraremos en una de las transiciones evolutivas que, como ya hemos indicado anteriormente, trajo de cabeza al propio Darwin: el origen de las sociedades animales y la cooperación. Esto nos ayudará a entender retrospectivamente la importancia de minimizar el conflicto genético en los organismos actuales.

Uno de los tipos de sociedad animal con división compleja del trabajo entre sus miembros lo constituyen las colonias de insectos sociales: hormigas, abejas, avispas y termitas. La existencia de castas no reproductoras (denominadas obreras) en estas colonias constituye un problema formidable para la teoría darwiniana de evolución por selección natural: ¿por qué razón renuncian a la reproducción las abejas obreras? ¿En qué sentido incrementa su eficacia biológica? Buena parte de la respuesta se remonta a comentarios del propio Darwin y a un artículo publicado en 1955 por el insigne científico británico John B. S. Haldane. Darwin reconoció que la existencia de castas estériles era un escollo para su teoría ya que el papel suicida de las abejas que defienden la colmena constituye un tipo de rasgo extremo que la selección natural no podría favorecer puesto que el suicidio, por definición, implica que los genes (alelos) que predisponen a dicho acto altruista que beneficia al grupo a costa del propio individuo no pueden transmitirse a los descendientes y, por ende, tenderían a desaparecer en las generaciones futuras: “La selección natural sólo puede actuar preservando y acumulando modificaciones heredadas, cada una de las cuales es beneficiosa para el individuo en cuestión”. A lo largo de muchos años Darwin ensayó diversas hipótesis que pudieran conciliar el problema del altruismo con su teoría y, al final, conjeturó que las relaciones consanguíneas de parentesco podrían resolver el dilema que planteaban las castas estériles: “La contradicción entre la selección natural y la existencia de individuos estériles... disminuye o desaparece, en mi opinión, cuando se recuerda que la selección puede aplicarse a la familia lo mismo que al individuo”. Resulta evidente que en esta frase se resume el germen de los

niveles de selección. Haldane reforzó la opinión de Darwin de que la selección natural podría favorecer a los individuos altruistas si estos contribuyen a garantizar la supervivencia de sus parientes consanguíneos al afirmar que estaría dispuesto a lanzarse a un río y arriesgar la vida para salvar a dos de sus hermanos, pero que no lo haría por uno, y que haría lo mismo por salvar a ocho primos, pero no a siete. Este comentario ilustra que cuanto más estrecha sea la relación de parentesco entre dos individuos, tanto mayor será la probabilidad de que uno de ellos se sacrifique por el otro, sin olvidar tampoco que al final de su famoso comentario Haldane afirmó que no tendría sentido arriesgar la vida por su abuela ya que al haber superado esta la edad reproductiva no podría transmitir los genes que ambos compartían.

¿Por qué habría de importar la proporción de genes compartidos entre parientes? Para contestar a esta pregunta es conveniente adoptar el punto de vista de un gen (replicador). Los parientes en primer grado, progenitor y descendiente o hermanos carnales que no sean gemelos idénticos, comparten la mitad de sus genes; mientras que los primos hermanos comparten la octava parte. Un gen (alelo) que indujera a Haldane a arriesgar su vida seguiría transmitiéndose a las generaciones futuras de forma indirecta, bien a través de sus hermanos o a través de sus primos (pero no a través de su abuela). En otras palabras, el coste que un acto altruista supone para el individuo que lo realiza puede verse recompensado por el beneficio que genera a los individuos que reciben la acción: desde el punto de vista de un gen esto puede resultar favorable dependiendo de la relación entre costes y beneficios. La teoría básica que rige este proceso hubo de esperar hasta 1964, año en el que William D. Hamilton, uno de los evolucionistas más importantes del siglo XX, publicó un famoso trabajo en el que propuso lo que actualmente se conoce como regla de Hamilton. Dicho trabajo hacía extensiva la teoría darwiniana individualista desarrollada por la genética de poblaciones para incluir aquellos actos que tienen una repercusión social, y demostró que la selección natural favorece el acto altruista siempre que $rb > c$. Esta simple expresión indica que Haldane vería recompensada (a nivel genético) su acción si el riesgo de perecer ahogado al lanzarse a un río (el coste c) es inferior al provecho que obtienen sus parientes (el beneficio b) multiplicado por la relación genética de parentesco (r). La utilidad de esta desigualdad estriba en que incorpora

muchos conceptos que habían sido desarrollados de forma cualitativa por otros investigadores. Hamilton ofreció así un fundamento matemático para interpretar la vida social de diversas especies animales, cuyas sociedades se basan en el parentesco genético.

La regla de Hamilton nos ilustra además sobre un hecho que al resultar tan familiar lo damos por supuesto y no nos planteamos sus implicaciones evolutivas: los organismos pluricelulares complejos se suelen originar a partir de una sola célula (cigoto), lo que requiere un proceso complicado de desarrollo y diferenciación celular recurrente en cada generación. Este proceso resulta en una dicotomía entre aquellas células cuyo destino celular es producir el linaje encargado de la línea germinal que dará continuidad a la vida y aquellos otros linajes que configurarán el resto del organismo (línea somática). En otras palabras, la línea somática colabora para que la línea germinal perdure: ¿por qué existe tal cooperación? La respuesta es que al derivar de una única célula todas las células de un individuo son genéticamente idénticas, por lo que $r=1$ en la desigualdad anterior y la información genética de cualquier célula somática se transmite a las siguientes generaciones a través de las células germinales: si las células somáticas alteran el estado de cosas e impiden al individuo reproducirse, por ejemplo produciéndole la muerte, cometerían asimismo un suicidio genético. El origen de los organismos pluricelulares (la transición organismos unicelulares \rightarrow animales, plantas y hongos en la Tabla 1) requirió probablemente que cada nuevo individuo se desarrollara a partir de una célula única, lo que hizo más factible que la selección natural favoreciese a aquellos genes que promovían un comportamiento cooperativo o, dicho de otra forma, disminuyese la posibilidad de conflictos entre las partes. Otro ejemplo lo constituye la transición células procariotas \rightarrow células con núcleo y orgánulo (Tabla 1), que condujo a la evolución de nuevos orgánulos celulares (mitocondrias y cloroplastos) resultantes de la estrecha simbiosis entre varios tipos de células procariotas. La competencia entre mitocondrias dentro de la célula resulta en gran parte suprimida porque todas las mitocondrias de un individuo suelen heredarse a partir de un único progenitor y son genéticamente idénticas.

Aunque las relaciones de parentesco pueden explicar por qué en el mundo animal la cooperación se asienta fundamentalmente en la vida familiar,

el comportamiento humano es único en el sentido de que dicha cooperación se produce en sociedades compuestas por muchos individuos no emparentados. En el año 1971 Robert Trivers sugirió que el comportamiento cooperativo también puede entenderse en términos de la ayuda recíproca que surge en las repetidas interacciones entre dos individuos; en otras palabras, se basa en la idea de “hoy por ti y mañana por mí”. Pero parece poco probable que este altruismo recíproco pueda explicar la cooperación en grupos moderadamente grandes compuestos por unos pocos cientos o miles de personas (por no hablar de los millones que existen en nuestras sociedades actuales) ya que la mayoría de encuentros entre individuos no emparentados se producirán una o muy pocas veces a lo largo de sus vidas. Las sociedades humanas constituyen, por lo tanto, un ejemplo interesante para estudiar la evolución de la cooperación.

En su libro *El origen del hombre y la selección sexual* Darwin escribió: "No debe olvidarse que si bien un alto grado de moralidad conlleva una ligera o nula ventaja para el hombre que lo posee y sus hijos sobre los otros hombres de la misma tribu, un aumento en el número de individuos dotados de tal aptitud supone sin duda una gran ventaja para la tribu. Poca duda cabe de que dicha tribu, al incluir a muchos miembros poseedores de un elevado espíritu de patriotismo, fidelidad, obediencia, valor y simpatía, dispuestos a dar ayuda a los demás y sacrificarse por el bien común, saldría victoriosa al enfrentarse con las demás tribus, y esto sería selección natural." Es decir, Darwin propuso que los grupos sociales pueden funcionar como una unidad evolutiva aunque esta solución es una moneda de dos caras. El rostro agradable es que fomenta la solidaridad entre los miembros del grupo, pero la contrapartida es que esto se consigue a costa de una hostilidad hacia las personas de otros grupos. Un análisis reciente publicado en *Science* sugiere que dadas las condiciones de las sociedades humanas del Pleistoceno y Holoceno es factible suponer que el altruismo y la guerra hayan podido evolucionar conjuntamente. La cooperación en nuestras sociedades actuales depende tanto de la formulación racional de leyes o contratos sociales aceptados por la comunidad como del mito que infunde la lealtad al grupo. La diversidad cultural tiene un gran valor, pero es importante recordar lo que apuntó Fernando Savater en el diario EL PAÍS el 1 de julio de 2004: "Una de las modas ideológicas hoy más acendradas es

celebrar la diversidad como la mayor de las riquezas culturales humanas, por lo cual debe ser protegida y potenciada cuanto sea posible, so pecado reaccionario de perversa globalización... Que la apariencia física, los modos culturales y la posición social de los seres humanos son muy diversos es cosa que nadie en su sano juicio puede contestar. Y que tal pluralismo no resta a nadie ni un ápice de humanidad plena debería ser igualmente evidente, aunque haya habido (o aún perduren) doctrinas abominables que lo cuestionen... Pero ello no debe hacernos olvidar que la verdadera riqueza humana estriba en nuestra *semejanza* fundamental y no en aquello que nos hace superficialmente distintos. Es lo que tenemos en común más allá de culturas y folclores lo que nos permite entendernos, colaborar en empresas múltiples, convivir bajo las mismas leyes, compadecernos de los que sufren e intentar remediar los males que afectan al planeta que todos habitamos. El hecho de que todos los humanos poseamos un lenguaje y seamos seres simbólicos es más importante y enriquecedor que la diferencia de nuestros idiomas: gracias a tal semejanza podemos traducir y comprender las palabras del otro, compartiendo el universo significativo propiamente humano y así podemos enseñarnos verdades unos a otros, descubrir las necesidades que a todos nos afligen y proponer soluciones generales que a nadie discriminen o minusvaloren.”

Del párrafo anterior también se desprende que es imposible imaginar nuestra sociedad sin lenguaje, lo que nos lleva a la última de las transiciones evolutivas de la Tabla 1. Durante las últimas décadas ha ido creciendo la convicción de que el lenguaje tiene una fuerte componente genética y, de algún modo, nuestra capacidad lingüística debe ser innata. Las dificultades para entender el origen del lenguaje son formidables; los cambios genéticos subyacentes han ocurrido muy probablemente junto con la evolución de otros caracteres que asociamos con el hecho de ser humanos, tales como una innata propensión a aprender. Los primeros replicadores que aparecieron sobre la Tierra lo hicieron hace más de 3.500 millones de años. Para algunos autores el lenguaje ha permitido la reciente aparición de otros replicadores: los memes, que se definen como elementos de una cultura que pueden considerarse transmitidos por medios no genéticos, especialmente imitación. El lector puede proseguir indagando sobre estos replicadores en el artículo de L. Castro y M. A. Toro *Darwinismo y cultura: la transmisión cultural en las sociedades humanas*”.

LECTURAS RECOMENDADAS

Buss, L. W. (1987): *The evolution of individuality*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Maynard Smith, J. y E. Szathmáry (1995): *The major transitions in evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Maynard Smith, J. y E. Szathmáry (2001): *Ocho hitos de la evolución: del origen de la vida a la aparición del lenguaje*. Tusquets, Barcelona. (Una versión abreviada y divulgativa del libro anterior.)

Michod, R. E. (1999): *Darwinian dynamics*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Pinker, S. (1994): *The language instinct: how the mind creates language*. William Morrow and Company, Nueva York. (Existe traducción al castellano editada por Alianza Editorial: *El instinto del lenguaje: como crea el lenguaje la mente*.)

Szathmáry, E., M. Santos y C. Fernando (2005): Evolutionary potential and requirements for minimal protocells. *Topics in Current Chemistry* 259:167-211.



***REGISTRO FÓSIL DE LA
EVOLUCIÓN HUMANA***

**Ignacio Martínez Mendizábal
Centro Mixto (UCM – ISCIII) de Evolución y
Comportamiento Humanos
Universidad de Alcalá de Henares**

RESUMEN

En la época del *El origen de las especies*, 1859, apenas se conocían fósiles humanos que pudieran apoyar y documentar el origen evolutivo de los seres humanos. A día de hoy, el registro fósil de la evolución humana es copioso y nos permite conocer con confortable certidumbre las líneas maestras de nuestra historia evolutiva, desde nuestro origen en África, hace unos 7 millones de años, hasta el momento presente.

Entre los aspectos de especial interés que pueden estudiarse en el registro fósil de la evolución humana se encuentran dos cuestiones fundamentales sobre las que el propio Darwin se pronunció: el origen de nuestro grupo zoológico y el origen de la mente humana.

INTRODUCCIÓN: UNA ESPINA EN EL COSTADO

Desde que Charles R. Darwin publicó *El origen de las especies* (en realidad, *El origen de las especies mediante la selección natural o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*) el registro fósil constituyó el flanco débil de sus teorías. Puesto que la teoría evolucionista de Darwin predice la existencia de una red de antepasados comunes, morfológicamente intermedios entre las distintas formas vivas, la ausencia generalizada en el registro fósil de formas intermedias era (y sigue siendo) esgrimida por los adversarios de dicha teoría como una prueba en su contra.

No obstante, esta escasez (mejor que ausencia) de formas intermedias en el registro fósil puede explicarse con facilidad, tal como lo hizo Darwin, invocando la naturaleza incompleta de éste. Tan abrumadoras son las pruebas genéticas, bioquímicas, fisiológicas, embriológicas, anatómicas y biogeográficas a favor de la ascendencia común de todos los organismos, que nadie puede dudar de que las formas intermedias existieran en el pasado, aunque no se hayan conservado en el registro fósil. Para describir esta situación se acuñó la expresión “eslabones perdidos”. Es decir, formas intermedias que sabemos que existieron pero que aún no han sido encontradas.

Por otro lado, la teoría de la selección natural de Darwin (y Alfred R. Wallace) predice la aparición gradual de las diferentes formas de seres vivos y es difícilmente compatible con la aparición súbita del Reino animal (en la base del Cámbrico, hace unos 545 millones de años), con toda su diversidad ya establecida desde el principio, tal como parecen registrar los fósiles.

Esta cuestión constituyó una contrariedad bastante más seria para la aceptación de la teoría darwinista, hasta el punto de que, en la 6ª edición de *El origen de las especies*, Darwin hubo de ocuparse particularmente de este problema, reconociendo que se trataba de un asunto de muy difícil explicación y que “bien puede ser presentado como argumento válido contra las opiniones aquí sostenidas” (Darwin, 1859, pp: 379). Aunque Darwin reconocía que “no puedo dar contestación satisfactoria a la pregunta de por qué no encontramos depósitos ricos en fósiles que pertenezcan a estos supuestos antiquísimos períodos anteriores al sistema Cámbrico” (Darwin, 1859, pp: 377), también estaba seguro de que la vida animal debió de existir antes del Cámbrico y recurrió, una vez más, a las lagunas del registro fósil para explicar la ausencia de fósiles precámbricos.

La idea de la imperfección del registro estaba tan clara en la mente de Darwin, que la expresó sin ambages en las últimas páginas del último capítulo de *El origen de las especies*: “la extrema imperfección del registro resta gloria a la noble ciencia de la Geología. La corteza de la tierra, con sus restos embutidos en ella no debe ser mirada como un museo bien surtido, sino como una pobre colección hecha al azar y con raros intervalos”. (Darwin, 1859, pp: 558).

Desde entonces, ha parecido que la tarea fundamental de los paleontólogos no es otra que la de rellenar, en la medida de lo posible, los huecos del registro fósil, hallando esos “eslabones perdidos” que documenten la genealogía de todas las criaturas. Y de entre todas ellas, especialmente la de aquella a la que Darwin menos atención prestó en el *Origen de las especies*: la raza humana.

Aunque Darwin evitó delicadamente pronunciarse sobre el origen del ser humano, a nadie escapó que la teoría darwinista indicaba claramente “que venimos del mono”. Es más, ésa simplificación pasó a ser para muchos el núcleo y la esencia del evolucionismo. Cuando Darwin escribió *El origen de las*

especies, y aún en los años posteriores en los que aparecieron las sucesivas ediciones revisadas, no se disponía apenas de fósiles humanos que avalaran y documentaran el origen evolutivo de nuestra especie. Aunque ya se disponía de algunos ejemplares neandertales desde mediados del siglo XIX, su interpretación era disputada y, en cualquier caso, se trataba de seres humanos no muy diferentes de la humanidad actual.

A lo largo del siglo XX y los albores del XXI la Paleontología ha ido recuperando un extraordinario registro fósil que documenta la historia evolutiva de nuestra especie. Como resultado de este trabajo, conocemos razonablemente bien las líneas maestras de dicha historia evolutiva, en lo referido a *quiénes* la protagonizaron y a los *cómo*, los *dónde* y los *cuándo* ocurrieron los hitos fundamentales de la andadura de nuestra stirpe.

Y entre esos jalones, hay dos que revisten un interés especial por referirse al origen de nuestro linaje, por un lado, y al de nuestra peculiaridad más insólita, por el otro. Me estoy refiriendo, en primer lugar, al origen de los homínidos y, en segundo término, al de la mente simbólica.

Sobre ambos opinó Darwin. En *El origen del hombre y de la selección en relación al sexo*, Darwin relacionó la postura bípeda, la reducción de los caninos y la elaboración de herramientas en una única teoría, según la cual estos tres rasgos fueron co-evolucionando. En su opinión, la locomoción bípeda liberó las manos, permitiendo la producción y uso de armas en los combates entre machos, lo que a su vez determinó la progresiva reducción de los caninos. Esta hipótesis predice que la locomoción bípeda fue la primera adaptación característica de los homínidos, seguida de cerca por la fabricación de utensilios y el aumento del tamaño del cerebro, y más tarde por la reducción de los caninos. Este orden de aparición es susceptible de ser contrastado, como enseguida veremos, con la evidencia del registro fósil.

Por otro lado, en *El origen de las especies*, Darwin apostó por “(...) la adquisición necesaria por gradación, de cada facultad y capacidad mental.” (Darwin, 1859, pp. 589). Que las facultades y capacidades mentales hubieran aparecido gradualmente mediante el concurso de la selección natural es algo con lo que Wallace no estuvo de acuerdo, pues él situaba su origen en el mundo del espíritu.

Aunque nadie defienda hoy desde el campo de la ciencia las ideas de Wallace sobre el origen sobrenatural de la mente humana, sí hay un aspecto de ese punto de vista que es defendido por un buen número (quizá la mayoría) de los autores. Se trata de la aparición rápida, fulgurante en términos geológicos, de las principales facultades intelectuales, entre ellas el lenguaje, que serían patrimonio exclusivo de nuestra especie. La visión darwinista, por el contrario, predice la existencia de grados intermedios de dichas capacidades en diferentes especies de homínidos.

En las páginas siguientes pasaré revista, necesariamente sucinta, al registro fósil de los homínidos y tendremos ocasión de cotejar, en estas cuestiones tan relevantes, la evidencia actual con las ideas del grande hombre.

LOS PRIMEROS HOMÍNIDOS: PIERNAS, CANINOS Y HERRAMIENTAS

En los últimos años, se ha extendido entre los paleoantropólogos el uso del término homínido con un significado diferente del que ha tenido a lo largo de décadas. Originalmente, este vocablo fue acuñado para designar al conjunto formado por los seres humanos y todos sus parientes directos (o sea, aquellos que estén más emparentados con nosotros que con ninguna otra especie de primate). En la actualidad, se ha ampliado su significado para incluir en él al chimpancé y a su genealogía, reservándose el vocablo homínido para nuestro linaje.

Obviamente, no es este el lugar adecuado para discutir en detalle las virtudes y deméritos de ambas nomenclaturas. Es suficiente con señalar aquí que soy partidario de mantener el término homínido en su acepción original y ese es el significado que le doy en estas páginas.

A mediados de la década de los 80 del pasado siglo XX se conocían o, mejor, se admitían sólo dos géneros dentro de nuestra familia biológica (*Australopithecus* y *Homo*) y no más de seis especies (*A. afarensis*, *A. africanus*, *A. robustus*, *H. habilis*, *H. erectus* y *H. sapiens*). En la actualidad, merced a los descubrimientos de numerosos restos fósiles nuevos y, también en gran parte, a un cambio en la manera de agrupar los fósiles en especies, se admiten no menos de seis géneros distintos (*Sahelanthropus*, *Orrorin*,

Ardipithecus, *Australopithecus*, *Parantropus* y *Homo*) e incluso hay quien aumenta este número hasta ocho (si se incluyen los más discutidos *Kenyanthropus* y *Praeoanthropus*). El número de especies también se ha incrementado notablemente hasta rebasar la veintena.

Muchas de las discusiones actuales en el seno de la paleoantropología están centradas, precisamente, en la validez de algunas de las especies propuestas. Hay autores que opinan que son demasiadas y que se está obviando el concepto de variabilidad biológica, cediendo a criterios puramente morfológicos (e incluso a intereses espurios). Es posible, pero lo cierto es que las especies paleontológicas son morfoespecies por definición, pues no es posible aplicar ningún otro criterio a la hora de su establecimiento. Por otra parte, el establecimiento de los límites de la variación morfológica de una especie paleontológica es cuestión subjetiva, mientras no dispongamos de una máquina del tiempo que nos permita viajar al pasado para establecer rigurosamente dicha variabilidad. Bajo este prisma, la opinión de que se han definido demasiadas especies con el registro fósil de los homínidos resulta tan gratuita como la afirmación contraria.

Por mi parte, soy de la opinión de que el error que se comete al considerar como especies distintas a lo que quizá no fueran sino poblaciones de una sola, es menor que si agrupásemos en una única especie a fósiles que procedieran de especies diferentes.

Como no podía ser de otra manera, no existe una propuesta de relaciones filogenéticas para el conjunto de los homínidos que goce de consenso y distintos autores defienden hipótesis diferentes. No obstante, las líneas maestras de la evolución humana parecen bien establecidas y hay muchos aspectos de nuestro conocimiento sobre la historia evolutiva de nuestro grupo que no es previsible que vayan a cambiar significativamente en el futuro.

Así, parece firmemente establecido que nuestro linaje entronca con el de los chimpancés hace alrededor de siete millones de años. De ese momento, se conoce un conjunto de fósiles (que incluye un cráneo muy completo de alrededor de 350 cc de capacidad, algunos dientes y fragmentos mandibulares), procedentes de la región central de la República del Chad. Para estos restos se ha creado la especie *Sahelanthropus tchadensis*, que podría ser la especie ancestral al resto de los homínidos.

El principal atributo de homínido de esta especie se encuentra en los caninos, cuyo tamaño y morfología están más próximos a los de los homínidos que a los de chimpancés y gorilas. Al no disponer de restos postcraneales, no es posible decidir con rigor si esta especie fue bípeda o no. No obstante, los autores del descubrimiento han publicado que el *foramen magnum* (el orificio de la base del cráneo que da paso a la médula espinal) del cráneo recuperado se encuentra en posición centrada. Éste es un rasgo clásicamente relacionado con la postura erecta y que es característico de los homínidos. Sin embargo, ni las medidas ni las fotografías publicadas resultan convincentes y hay otros autores, con los que coincido, que defienden que la anatomía basicraneal del sahelantropo, incluida la posición del *foramen magnum*, es típica de un gran simio como el gorila.

El tipo de locomoción parece más claro en la siguiente especie de homínido del registro fósil: *Orrorin tugenensis*. Los fósiles conocidos tienen una antigüedad próxima a los 6 millones de años e incluyen huesos de las piernas (fragmentos de fémur), restos mandibulares y piezas dentales hallados en Kenia. Los estudios realizados en estos restos esqueléticos parecen indicar que *O. tugenensis* ya era bípedo y que también presentaba caninos reducidos.

Algo más modernos, de entre hace 5'8 y 4'4 millones de años, son unos fósiles hallados en Etiopía que se asignan al género *Ardipithecus* (en el que se distinguen dos especies: *A. ramidus*, más moderna, y *A. kadabba* más antigua). Los caninos de los ardipitecos también están reducidos respecto de los de los chimpancés (aunque son mayores que los de los homínidos posteriores) y se han publicado estudios de la anatomía de los huesos del pie que sugieren que también podrían haber sido bípedos, aunque este es un extremo sobre el que todavía conviene ser cauto.

A partir de los cuatro millones de años el registro fósil de los homínidos se diversifica y encontramos diferentes especies contemporáneas. Del centro del continente africano, de la República del Chad, procede un conjunto de restos mandibulares y dentales fechados entre hace 3 y 3'5 millones de años que han sido incluidos en la especie *Australopithecus barhelgazhali*, aunque para muchos autores corresponderían a una variante de *Australopithecus afarensis*.

Un fósil intrigante, también de hace alrededor de 3'5 millones de años, es un cráneo parcial asignado originalmente a la especie *Australopithecus*

platyops. La capacidad craneal de este fósil se estima en un valor entre 400 y 500 cc, siendo por tanto similar a las capacidades registradas en *Australopithecus afarensis* o *Australopithecus africanus*. La peculiaridad de este fósil estriba en la presencia de una cara ancha y plana junto con dientes pequeños, rasgos éstos que caracterizan a fósiles atribuidos a la especie *Homo rudolfensis*.

Esta afinidad ha llevado a los descubridores a proponer la existencia de un nuevo género, *Kenyanthropus*, que daría acomodo a *A. platyops* y *H. rudolfensis*, que pasarían a denominarse *K. platyops* y *K. rudolfensis*, respectivamente. Ciertamente, la larga distancia cronológica (de cerca de 1'5 millones de años) que hay entre las dos especies de keniantropo, sin que se conozcan formas intermedias, debilita este punto de vista. Sin embargo, también es cierto que situar a los fósiles asignados a *Homo rudolfensis* en una línea evolutiva diferente a la de *Homo habilis*, es una hipótesis muy atractiva pues simplifica el problema del origen evolutivo del género *Homo* y sugiere la existencia de dos líneas de homínidos (*Homo* y *Kenyanthropus*) en las que se produjo, en paralelo, un marcado aumento en el tamaño cerebral.

De entre hace 3'9 y 3 millones de años se conocen fósiles de la especie denominada *Australopithecus afarensis*, que vivió en el oriente africano desde las tierras de Tanzania hasta las de Etiopía. Se trata de la especie de homínido no humano mejor conocida hasta la fecha debido a la relativa riqueza de su registro fósil. A esta especie corresponde el fósil más popular del planeta: un esqueleto parcial de una hembra adulta, que vivió hace algo menos de 3 millones años y que fue bautizada por sus descubridores como "Lucy".

No hay ninguna duda sobre el hecho que el *A. afarensis* fue perfectamente bípedo, aunque aún conservaba características anatómicas que le facultaban para trepar y moverse por las ramas de los árboles con agilidad. La anatomía de los huesos de la mano es básicamente humana y bien diferente de la del chimpancé, por lo que su mano hubo de ser tan hábil como la nuestra. Sin embargo, no hay evidencia de fabricación ni empleo de útiles por parte de esta especie, siendo las primeras evidencias de talla de la piedra medio millón de años posteriores. Por otra parte, su cerebro no fue sustancialmente distinto, en tamaño ni forma, del cerebro del chimpancé.

En *Australopithecus afarensis* encontramos asociadas la locomoción bípeda y la reducción de los caninos, pero no la fabricación y/o uso de útiles. Se puede argumentar que tal vez emplearon ramas o huesos sin retocar como armas con las que agredir a sus adversarios, pero si lo hicieron no quedaron pruebas de ello. Y la ciencia es una cuestión de pruebas. Por otra parte, la evidencia sobre su cerebro tampoco permite pensar que su mundo mental fuera diferente del de los actuales chimpancés.

En la hipótesis de Darwin, el empleo de armas ocupa una posición nuclear, pues es el rasgo que conecta la locomoción bípeda con la reducción de los caninos. La evidencia de *A. afarensis* parece desdecir dicha relación, algo que quedaría definitivamente establecido si resultara finalmente, como piensan muchos autores, que los ardirpitecos y el sahelantropo, con sus caninos incipientemente reducidos, no eran bípedos. En ese caso la reducción de los caninos aparecería como la adaptación primera de los homínidos, seguida por la locomoción bípeda y, mucho más tarde, por el incremento del tamaño cerebral y la manufactura y uso de útiles. Algo que sin duda habría sorprendido grandemente a Darwin.

Aunque soy de la opinión que *A. afarensis* no está en la ascendencia directa de nuestro propio género, es ésta una postura que se encuentra, por ahora, en minoría aunque no en soledad. Un autor tan influyente como Yoel Rak, descubridor de algunos de los mejores fósiles de esta especie y antiguo paladín de su posición como antepasado común de todos los homínidos posteriores (incluido el género *Homo*), se ha manifestado recientemente como partidario de excluir a *A. afarensis* de nuestra ascendencia directa.

Sea como fuere, lo cierto es que, como queda dicho, la mayor parte de los autores coincide en señalar a esta especie como antepasada común de los dos linajes principales en los que se escindió nuestra familia biológica hace entre 3 y 2'5 millones de años.

Por un lado, el género *Paranthropus*, que con dos especies esteafricanas (*Paranthropus aethiopicus* y *Paranthropus boisei*) y una del extremo meridional del continente (*Paranthropus robustus*) es el tipo de homínido con una distribución geográfica más amplia, con la excepción de nuestro propio género.

Los parántropos fueron unos homínidos perfectamente bípedos, de caninos extremadamente reducidos y con un cerebro algo mayor que el de *A.*

afarensis. Se especializaron en el consumo de alimentos vegetales coriáceos, que se fueron haciendo dominantes en los ambientes progresivamente más secos del este y sur de África desde hace alrededor de 2'8 millones de años. En relación con esta especialización alimentaria, los parántropos presentan un gran desarrollo del aparato masticador (dientes, mandíbulas y huesos faciales) y, en la bóveda craneal de los machos, se aprecian prominentes crestas craneales, útiles para prestar inserción a unos enormes músculos temporales.

La otra estirpe que arranca hace unos 2'5 millones de años es la nuestra, los humanos, englobados en el género *Homo*. Hay dos especies de australopiteco cuya anatomía craneal muestra claras afinidades con el género *Homo*. Se trata del *Australopithecus africanus*, por una parte, y del *Australopithecus garhi*, por otra.

Australopithecus africanus es una especie que solamente se conoce en yacimientos sudafricanos de entre hace 3 y 2 millones de años de antigüedad. Descubierta en la década de los años veinte del pasado siglo XX, fue considerada la especie antepasada directa de *Homo* hasta el descubrimiento del *A. afarensis*, que la desplazó de dicha posición. Actualmente, la mayor parte de los autores considera que está más emparentada con nuestro propio género que con ningún otro, aunque presenta especializaciones en la dentición que la excluyen de su ascendencia directa.

Más cercana aún a *Homo* parece estar *A. garhi*, una especie esteafricana de hace alrededor de 2'5 millones de años. Además de estar en el lugar y el momento preciso para ser considerada una buena candidata a antepasada de *Homo*, *A. garhi* no muestra las especializaciones que separan a *A. africanus* de nuestra ascendencia directa. Más aún, asociados a los restos de *A. garhi* aparecieron restos de antílope con marcas de descarnamiento y en un yacimiento próximo, Gona, se han recuperado piedras talladas de una edad similar.

HISTORIA DE *HOMO*: EL ORIGEN DE LA MENTE

Aunque la taxonomía de nuestro género es objeto de debate en la actualidad, en la literatura especializada pueden encontrarse, al menos, diez especies en su seno: *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo*

georgicus, *Homo erectus*, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens* y, la última en ser descubierta, *Homo floresiensis*.

El fósil más antiguo atribuido con seguridad a nuestro género es un resto de maxilar, procedente de la etíope región de Hadar, datado en hace 2'3 millones de años. Aún no ha sido establecido a qué especie de *Homo* pertenece este fósil primigenio. Las especies a las que podría corresponder son *H. rudolfensis* u *H. habilis*, ambas de entre hace 1'9 y 1'6 millones de años.

Si aceptamos, tal como explicamos en líneas precedentes, que los fósiles atribuidos a *H. rudolfensis* (muy especialmente el controvertido cráneo KNM-ER 1470) correspondieran a *K. rudolfensis*, *H. habilis* quedaría como la especie primigenia de nuestro género y la única exclusivamente africana. Aunque se ha defendido su presencia en el sur del continente, lo cierto es que *H. habilis* solo cuenta con fósiles indisputables en yacimientos de Tanzania, Kenia y Etiopía.

Con valores de entre 500 y 800 cc (y un valor promedio de alrededor de 600 cc), su cerebro era significativamente mayor que el de sus antepasados no humanos. Como, además, el tamaño y proporciones corporales seguían siendo muy similares a los de australopitecos y parántropos (que, a su vez, fueron muy parecidos a los chimpancés), no cabe duda de que en el origen de nuestro género se produjo un claro incremento del tamaño encefálico en relación con el peso corporal.

Aunque, como ya hemos visto, las primeras piedras talladas son muy anteriores a los restos conocidos de *H. habilis* y podrían corresponder a *A. garhi*, se acepta generalmente que *H. habilis* fue la inventora de la talla de la piedra y aparece asociada a un modo tecnológico muy sencillo denominado Olduvayense, o Modo 1.

A partir de *H. habilis* se originó, hace cerca de 1'8 millones de años, la especie *H. ergaster*. Esta nueva especie humana presenta ya un tamaño y unas proporciones corporales plenamente humanas. También su cerebro había sufrido una nueva expansión hasta valores de alrededor de 850 cc de promedio. De esta especie se conoce un esqueleto casi completo de hace alrededor de 1'6 millones de años de antigüedad, mundialmente conocido como "*Turkana Boy*", cuya edad de muerte se ha establecido entre diez u once años. La estatura estimada, con bastante precisión, para este ejemplar es de

alrededor de 160 cm y se calcula que habría rebasado los 180 cm de estatura de haber llegado a adulto.

Aunque *Homo ergaster* fabricaba, al comienzo de su andadura evolutiva, herramientas de tipo Olduvayense, pronto inventó una nueva manera, más elaborada y eficaz, de tallar la piedra: el Achelense o Modo 2, cuyas manifestaciones más antiguas tienen 1'6 millones de años de antigüedad. Poco después de eso, hace 1'4 millones de años *H. ergaster* desaparece del registro fósil.

Homo ergaster fue la primera especie de homínido que rebasó los límites de nuestro continente natal, comenzando el poblamiento de los otros dos continentes del Viejo Mundo. En el yacimiento georgiano de Dmanisi se vienen recuperando desde comienzos de los años 90 del siglo XX, un fabuloso conjunto de fósiles humanos datados en alrededor de 1'7 millones de años de antigüedad. La colección de Dmanisi incluye cuatro cráneos muy completos, mandíbulas y numerosos elementos del esqueleto postcraneal.

El equipo que estudia estos restos ha creado con ellos la especie *Homo georgicus*. A mi juicio, se trata de una especie disputable, cuyo holotipo es una mandíbula de tamaño y morfología insólitos, incluso cuando se compara con las otras del yacimiento. Por otro lado, aunque se ha invocado el pequeño tamaño cerebral de *H. georgicus* (con ejemplares de alrededor de 600 cc de capacidad craneal) como un rasgo primitivo que situaría a *H. georgicus* entre *H. ergaster* y *H. habilis*, lo cierto es que no existen diferencias estadísticamente significativas entre el tamaño cerebral de la muestra de Dmanisi y los ejemplares conocidos de *H. ergaster*, alguno de los cuales, recientemente descubiertos, también presenta un tamaño cerebral tan pequeño.

En cualquier caso, parece claro que esta especie (*H. ergaster* u *H. georgicus*, como se prefiera), dio lugar, en Asia, a *H. erectus*. Esta especie llegó hasta el confín suroriental del continente, en la isla de Java, donde evolucionó localmente, desarrollando un cerebro cada vez mayor (hasta valores algo mayores a 1.200 cc en sus últimos representantes) y exagerando la robustez del cráneo.

Hay muchos autores (en número creciente en los últimos años) que no diferencian entre *H. ergaster* y *H. erectus* y reúnen a todos sus fósiles en la especie *H. erectus* (que goza de prioridad). Se basan, los que así piensan, en

la indisputable semejanza que existe en la morfología craneal de ambas especies. No obstante, estos mismos autores sí encuentran suficientes diferencias en el tamaño cerebral y en algunos detalles anatómicos que les mueven a hablar de *H. erectus* “africano” y *H. erectus* “asiático”. Dejando de lado el tamaño cerebral, que no me parece un rasgo muy afortunado para establecer diferencias de nivel específico, no puedo dejar de señalar que, a mi juicio, las diferencias que se encuentran entre unos y otros ejemplares son auténticas especializaciones de los ejemplares asiáticos, que delatan una historia evolutiva separada de ambas poblaciones y justifican plenamente su separación en especies distintas.

Recientemente, se han dado a conocer unos intrigantes fósiles humanos, de alrededor de 18.000 años de antigüedad, recuperados en la Isla de Flores, en Indonesia. Se han asignado a la especie *H. floresiensis* y se les conoce popularmente como los “hobbits” a causa de su reducida estatura, que apenas rebasa el metro. Pero lo más extraordinario de esta especie no es su reducido tamaño corporal, sino el tamaño de su diminuto cerebro, similar al de un chimpancé (380 cc). Además, asociada a los fósiles de *H. floresiensis* se ha recuperado industria lítica aparentemente muy avanzada y se ha afirmado que es imposible llegar hasta la Isla de Flores por otro medio que no sea una navegación deliberada.

La exacta naturaleza del *H. floresiensis* es motivo de encendido debate en la actualidad, sin que sea posible pronunciarse en rigor. Mientras que para algunos se trata de un descendiente de una población de *H. erectus* que alcanzó la Isla de Flores hace cerca de 800.000 años y que luego redujo su tamaño al evolucionar en condiciones de insularidad, para otros no se trata sino de individuos patológicos (microcéfalos) de una población de *H. sapiens* pigmeos.

Es posible que la población humana representada por los fósiles de Dmanisi también diera lugar a la especie *H. antecessor*. Esta es una especie que se conoció por los fósiles, de una antigüedad de alrededor de 800.000 años, recuperados en 1994 en el yacimiento de Gran Dolina, de la Sierra de Atapuerca. Estos fósiles humanos eran los más antiguos conocidos del continente europeo hasta el hallazgo, en el verano de 2007, de fósiles humanos de una antigüedad de algo más de 1'2 millones de años en el

yacimiento de la Sima del Elefante, también en la Sierra de Atapuerca. De manera provisional, los fósiles de la Sima del Elefante también han sido atribuidos a *H. antecessor*.

A esta misma especie podría corresponder un cráneo de edad equivalente a los fósiles de Gran Dolina y procedente de Italia. Aunque ha sido atribuido a la especie *H. cepranensis*, el examen detallado del ejemplar original me mueve a incluirlo en *H. antecessor*.

El destino evolutivo de *H. antecessor* y su relación con los neandertales y nuestra propia especie es objeto de diferencias, incluso entre sus descubridores. Con los datos disponibles, la hipótesis filogenética más sencilla que se puede contemplar, a mi juicio, es que la población europea de *H. antecessor* originó un linaje local que, a través de la especie *H. heidelbergensis*, acabó dando lugar a los populares neandertales (*H. neanderthalensis*).

Merece la pena que nos detengamos en el *H. heidelbergensis*, pues es la especie humana fósil mejor conocida gracias a los extraordinarios hallazgos realizados, desde 1976, en la Sima de los Huesos, también en la Sierra de Atapuerca.

Este yacimiento, de una antigüedad algo superior al medio millón de años, es el más rico en fósiles humanos del planeta y contiene los esqueletos completos de un mínimo de 28 personas de ambos sexos y diferentes edades de muerte. Por primera vez en la historia de la Prehistoria está siendo posible estudiar una población biológica, y no simplemente ejemplares aislados.

Gracias a los descubrimientos e investigaciones realizadas en la Sima de los Huesos sabemos, entre otras cosas, que *H. heidelbergensis* era preferentemente diestro, que su desarrollo dental era algo más rápido que el de nuestra especie, que sus cuerpos eran mucho más anchos que los nuestros, para una estatura similar, que el parto era más sencillo y que el dimorfismo sexual era del mismo grado de magnitud que el de nuestra propia especie.

Pero lo que resulta más interesante son las evidencias sobre la naturaleza de su mente. Por un lado, su cerebro era notablemente mayor que el de *H. ergaster* (aún no se dispone de restos fósiles que permitan estimar con precisión el tamaño cerebral de *H. antecessor*) con valores de capacidad craneal comprendidos entre 1100 y casi 1400 cc. Este incremento de

capacidad craneal se produjo sin aumento del tamaño corporal, lo que indica un proceso neto de encefalización en *H. heidelbergensis* y, razonablemente, una mayor inteligencia.

Por otra parte, las investigaciones encaminadas a establecer las capacidades comunicativas de los humanos de la Sima de los Huesos han arrojado resultados significativos en favor de que estos humanos fueron capaces de hablar. A diferencia de otros estudios que abordaban este problema intentando reconstruir la anatomía de las vías aéreas superiores de las especies fósiles, algo que se ha demostrado inverosímil, nuestra aproximación al problema se centró en el estudio de la audición de aquellos humanos pretéritos.

A partir del análisis de la anatomía de los huesecillos del oído medio, prodigiosamente conservados en el yacimiento, y de la morfología y dimensiones de las cavidades del oído externo y medio, asequibles mediante tomografías axiales computerizadas, es posible establecer con gran precisión el ancho de banda de frecuencias por el que se transmite el 90% de la potencia sonora a través del oído. Este ancho de banda determina directamente la velocidad de transmisión de información a través de la comunicación oral y es un 30% mayor en los humanos que en los chimpancés.

El análisis de la anatomía del oído en el *H. heidelbergensis* de la Sima de los Huesos muestra un patrón auditivo, incluyendo el ancho de banda, idéntico al de los humanos modernos y bien diferente del de los chimpancés. O dicho en otros términos, a diferencia de lo que ocurre entre los chimpancés, la tasa de comunicación (información por unidad de tiempo) oral en *H. heidelbergensis* pudo ser del mismo orden de magnitud que en nuestra especie.

En la colección de la Sima de los Huesos también hay evidencias indisputables de cuidado de los individuos disminuidos o enfermos y los datos obtenidos en el yacimiento apuntan hacia un origen intencional de la acumulación de los cadáveres.

En el yacimiento, enclavado profundamente en el interior de una de las galerías de la denominada Cueva Mayor, se conservan todos los huesos de los diferentes esqueletos, incluidos los más frágiles. Este hecho delata que al yacimiento llegaron cadáveres y no restos óseos, puesto que la permanencia

de los cuerpos en la intemperie, o en la entrada de una cueva, habría determinado la dispersión y pérdida de muchos huesos.

En la Sima de los Huesos no se han encontrado restos de herbívoros, que deberían ser frecuentes en el caso de que se tratase del cubil de un depredador. Por otra parte, la naturaleza y estructura de los sedimentos en los que se encuentran los fósiles humanos permiten descartar la acción de aguas corrientes, con la suficiente energía para haber arrastrado los cuerpos humanos desde otro lugar. Finalmente, en el yacimiento no se encuentra más resto de industria de industria lítica que una extraordinaria hacha de mano tallada en cuarcita roja, un material poco frecuente en la región.

La suma de toda esta evidencia, que descarta a los depredadores y al agua como agentes acumuladores, junto con la sugerente presencia de la herramienta lítica, se alinea para reforzar la hipótesis del origen antrópico de la acumulación. Y dicha acumulación, bien fuera de una o de varias veces, no pudo ser la obra de un individuo aislado sino que requirió el concurso de todo un grupo. Un grupo que llevó a cabo un acto extraño e insólito. Un acto que significaba algo para todos los miembros del grupo, un acto simbólico.

Nos encontramos, pues, en presencia de una especie grandemente encefalizada, con plena capacidad para transmitir y recibir información oral compleja de manera rápida y eficiente, capaz de cuidar de sus enfermos y que reservaba un comportamiento especial para sus difuntos.

Por otra parte, en sus descendientes, los neandertales, encontramos esas mismas características acentuadas. Así, su grado de encefalización era mayor, pues para el mismo tamaño corporal que sus antepasados de la especie *H. heidelbergensis*, sus cerebros eran aún mayores (incluso más grandes, en promedio, que los de nuestra propia especie). Los neandertales también cuidaban de sus enfermos, e incluso de sus mayores, enterraban a sus muertos, aportando un ajuar relativamente complejo, dominaban el fuego e inventaron una nueva forma, más compleja y eficaz, de tallar la piedra: el Musteriense (una variante del denominado Modo 3).

En resumen, en el linaje de los neandertales encontramos sólidas evidencias a favor de que hubiera otras especies humanas con capacidades y facultades mentales muy próximas a las nuestras y de que éstas, al menos en esa estirpe, se fueron desarrollando de manera gradual. Tal como ya hemos

comentado con anterioridad, esta situación coincide con las predicciones de la teoría darvinista. En vez de sorprendido, en esta ocasión Darwin se habría sentido satisfecho con los resultados obtenidos del registro fósil.

Mientras, en África, las poblaciones de *H. antecessor* también habían evolucionado para dar lugar a otra especie humana nueva, la nuestra: *H. sapiens*. Los fósiles más antiguos de nuestra especie proceden de yacimientos del sur de Etiopía y están datados en cerca de 200.000 años de antigüedad. El cerebro de *H. sapiens* es notablemente mayor que el de sus antepasados (pero, algo menor que el de los neandertales) y, sobre todo, presenta una arquitectura del cráneo, más esférico y grácil, única en el género *Homo*. Por otra parte el cuerpo de *H. sapiens* es más estrecho y grácil que los de cualquier otra especie humana.

Pero si algo caracteriza a *H. sapiens*, más allá de sus peculiaridades anatómicas, es que se trata de una especie especialmente creativa. En su haber se encuentra el desarrollo una nueva manera de tallar la piedra, denominada Modo 4 (que incluye las tradiciones culturales habitualmente englobadas bajo el término de Paleolítico superior). También inventó las primeras máquinas, que permitían arrojar proyectiles a gran distancia (propulsor y arco), y la navegación. Aunque, tal vez, sus mayores innovaciones fueran el adorno personal y el arte, parietal y mueble.

Homo sapiens salió de África al menos en dos ocasiones. La primera, tuvo lugar hace unos 100.000 años, fue fugaz y no llegó más allá de las tierras de Oriente Próximo. Seguramente, aquellos remotos antepasados nuestros no fueron capaces de competir con la otra especie humana que se encontraron allí: los neandertales. Pero 40.000 años después, *H. sapiens* volvió a salir de África y esta vez la historia fue diferente: se expandió por Europa y Asia, sustituyendo a las humanidades autóctonas (neandertales y *H. erectus*). Cuál (o cuáles) fueron las ventajas que presentaba *H. sapiens* y que le permitieron prevalecer frente a los a las otras humanidades contemporáneas es objeto de intenso debate, sin que ninguna de las hipótesis presentadas parezca más convincente que las otras.

A nuestra especie, le cupo completar el poblamiento del planeta, llegando hasta Australia, América y el Ártico. Finalmente, hace unos 10.000 años, *H.*

sapiens inventó la agricultura y la ganadería lo que produjo el asentamiento de la población y el nacimiento de las ciudades.



Bibliografía

- Aguirre, E. y Lumley, M.-A. (1978). *Fossil Man from Atapuerca, Spain. Their bearing on Human Evolution in the Middle Pleistocene*. Journal of Human Evolution 6: 681-738.
- Ahern J.C.M. (2005). *Foramen magnum position variation in Pan troglodytes, Plio-Pleistocene hominids, and recent Homo sapiens: Implications for recognizing the earliest hominids*. American Journal of Physical Anthropology 127: 267-276.
- Andrews, P. (1984). *An alternative interpretation of the characters used to define Homo erectus*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 69: 167-175.
- Arsuaga J.L. (1999). *El collar del neandertal*. Madrid: Temas de Hoy.
- Arsuaga J.L., Bermudez de Castro J.M. y Carbonell E. (eds.) (1997). *The Sima de los Huesos*. Journal of Human Evolution 105-409.
- Arsuaga J.L. y Martínez I. (1998). *La especie elegida*. Barcelona: Ediciones Temas de Hoy.
- Arsuaga J.L., Martínez I., Gracia A., Carretero J.M., y Carbonell E. (1993). *Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain*. Nature 362: 534-536.
- Arsuaga J.L., Villaverde V., Quam R., Martínez I., Carretero J.M., Lorenzo C., and Gracia A. (2007). *New Neandertal remains from Cova Negra (Valencia, Spain)*. Journal of Human Evolution 52: 31-58.
- Asfaw B., White T., Lovejoy O., Latimer B.M., Simpson S., y Suwa G. (1999). *Australopithecus garhi: A New Species of Early Hominid from Ethiopia*. Science: 629-635.
- Bermudez de Castro J.M., Arsuaga J.L., Carbonell E., Rosas, A., Martínez, I. y Mosquera, M. (1997). *A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans*. Science 276: 1392-1395.
- Bräuer, G. (1984b). *The "Afro-European sapiens-hypothesis" and hominid evolution in East Asia during the late Middle and Upper Pleistocene*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 69: 145-165.

Brown P., Sutikna T., Morwood M.J., Soejono R.P., Jatmiko, Wayhu Saptomo E., y Due R.A. (2004). *A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia*. Nature 431: 1087-1091.

Brunet M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz E., Moutaye A.H.E., y Pilbeam D. (1996). *Australopithecus bahrelghazali, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad)*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II, Earth and Planetary Science 322: 907-913.

Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H.T, Likius A., Ahounta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J.-R. (2002). *A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa*. Nature 418:145-151.

Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, Pérez-González A, Cuenca-Bescós G, Ollé A, Mosquera M, Huguet R, van der Made J, Rosas A y otros. 2008. *The first hominin of Europe*. Nature 452:465-470.

Carbonell E., Mosquera M., Olle A., Rodríguez X.P., Sala R., Verges J.M., Arsuaga J.L., y Bermudez de Castro J.M. (2003). *Les premiers comportements funéraires auraient-ils pris place a Atapuerca, il y a 350 000 ans?* L'Anthropologie 107: 1-14.

Darwin, C.R. (1859). *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Calpe, Madrid.

Darwin, C.R. (1871). *El origen del Hombre y la selección en relación al sexo*. Ediciones Ibéricas, Madrid.

Daura J., Sanz M., Subira M.E., Quam R., Fullola J.M., y Arsuaga J.L. (2005). *A Neandertal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain)*. Journal of Human Evolution 49: 56-70.

Gabounia L., de Lumley M.-A., Vekua A., Lordkipanidze D., y de Lumley H. (2002). *Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie)*. Comptes Rendus Palevol 1: 243-253.

Gabunia L., y Vekua A. (1995). *A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus*. Nature 373: 509-512.

Galik K., Senut B., Pickford M., Gommery D., Treil J., Kuperavage A.J., y Eckhardt R.B. (2004). *External and internal morphology of the BAR 1002?00 Orrorin tugenensis femur*. Science 305: 1450-1453.

Grine F.E. (ed.). 1988. *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*: 223-243. Aldine de Gruyter, Nueva York.

Haile-Selassie Y. Suwa G. y White T.D. (2004). *Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution*. *Science* 303:1503-1505.

Heim, J.-L. (1974). *Les Hommes Fossiles de La Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des néandertaliens classiques*. *L'Anthropologie* 78: 321-378.

Jacob T., Indriati E., Soejono R.P., Hsü K., Frayer D.W., Eckhardt R.B., Kuperavage A.J., Thome A., y Henneberg M. (2006). *Pygmoid Australomelanesian Homo sapiens skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:13421-13426.

Johanson D.C., Taieb M., y Coppens Y. (eds.) (1982). *Pliocene hominids from the Hadar Formation, Ethiopia (1973-1977)*. *American Journal of Physical Anthropology* 57.

Johanson, D.C. y White, T.D. (1979). *A systematic assessment of early African hominids*. *Science* 203: 321 330.

Kimbel, W.H., Johanson, D.C. Y Rak, Y. (1994). *The first skull and other new discoveries of Australopithecus afarensis at Hadar, Ethiopia*. *Nature* 368: 449-451.

Leakey M.G., Spoor F., Brown F.H., Gathago P.N., Kiarie C., Leakey L.N., y Macdougall I. (2001). *New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages*. *Nature* 410: 433-440.

Lordkipanidze D., Jashashvili T., Vekua A., de León M.S.P., Zollikofer C.P.E., Rightmire G.P., Pontzer H., Ferring R., Oms O., Tappen M. (2007). *Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia*. *Nature* 449: 305-310.

Martínez I., Rosa M., Arsuaga J.L., Jarabo P., Quam R., Lorenzo C., Gracia A., Carretero J.M., Bermudez de Castro J.M., y Carbonell E. (2004). *Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 9976-9981.

McDougall I., Brown F.H., y Fleagle J.G. (2005). *Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia*. *Nature* 433: 733-736.

Pope, G.G. Y Cronin J.E. (1984). The Asian Hominidae. *Journal of Human Evolution* 13: 377-396.

Quam R.M., Arsuaga J.-L., Bermudez de Castro J.-M., Diez C.J., Lorenzo C., Carretero M., Garcia N., y Ortega A.I. (2001). *Human remains from Valdegoba Cave (Huermece, Burgos, Spain)*. *Journal of Human Evolution* 41: 385-435.

Rightmire, G.P. (1990). *The evolution of Homo erectus. Comparative anatomical studies of an extinct human species*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rosas A., Martinez-Maza C., Bastir M., Garcia-Taberner A., Lalueza-Fox C., Huguet R., Ortiz J.E., Julia R., Soler V., de Torres T. (2006). *Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidron, Asturias, Spain*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:19266-19271.

Santa Luca, A.P. (1980). *The Ngandong fossil hominids. A comparative study of a far Eastern Homo erectus group*. Yale University Publications in Anthropology 78: 1-175.

Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K., y Coppens Y. (2001). *First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II, Sciences de la Terre et des planètes* 332:137-144.

Smith, F.H. (1984). Fossil hominids from the Upper Pleistocene of Central Europe and the origin of modern Europeans. En, F.H. Smith y F. Spencer (eds.), *The Origin of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence: 137-209*. Alan R. Liss, Nueva York.

Stringer, C.B. (1984). *The definition of Homo erectus and the existence of the species in Africa and Europe*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 131-143.

Stringer, C.B. y Gamble, C. (1994). *In Search of the Neandertals*. Thames and Hudson, Londres.

Tobias, P.V. (1967). Olduvai Gorge, Volume 2. *The cranium and maxillary dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. Cambridge University Press, Cambridge.

Tobias, P.V. (1991). Olduvai Gorge, Volume 4. *The Skulls, Endocasts and Teeth of Homo habilis*. Cambridge University Press, Cambridge.

Turner, A. y Chamberlain, A. (1989). *Speciation, morphological change and the status of African Homo erectus*. Journal of Human Evolution 18: 115-130.

Walker A., y Leakey R.E.F. (1993). *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Berlin: Springer Verlag.

Wallace, A.R. (1871). *Contributions to the theory of Natural Selection. A series of essays*. Mc Millan and Co., Nueva York.

White T.D., Suwa G., y Asfaw B. (1994). *Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia*. Nature 371: 306-312.

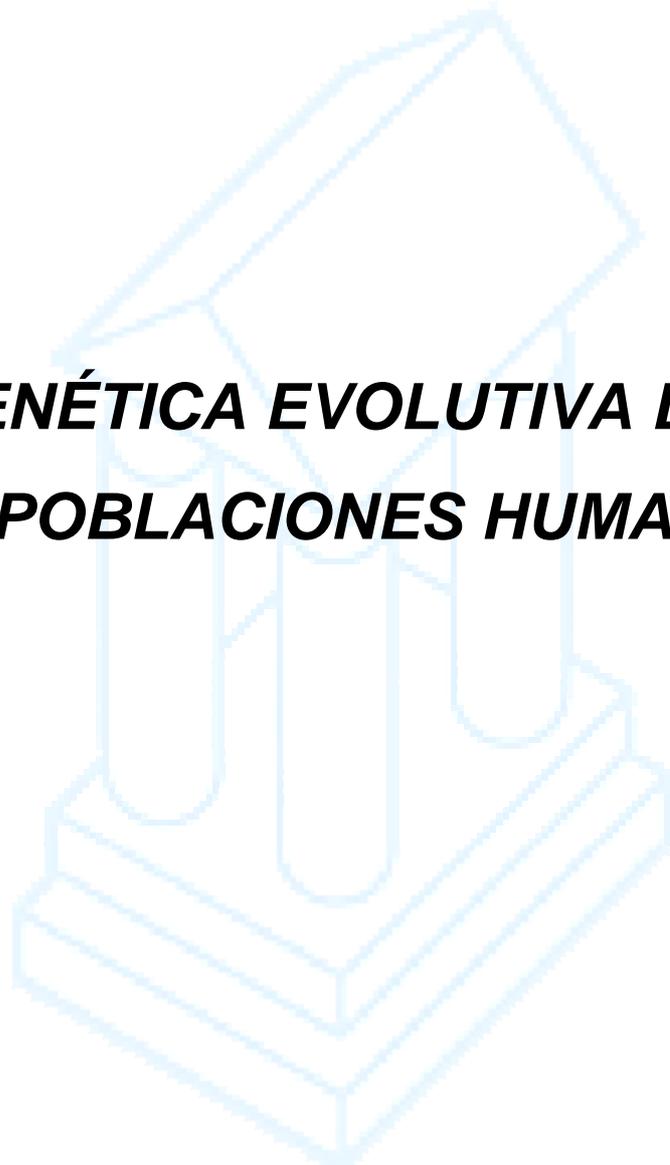
Wolpoff M.H., Senut B., Pickford M., y Hawks J. (2002). *Sahelanthropus or 'Sahelpithecus'?* Nature 419: 581-582.

Wood, B.A. (1984). *The origin of Homo erectus*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 69: 99-111.

Wood, B.A. (1991). Koobi Fora Research Project. Volume 4. *Hominid Cranial Remains*. Clarendon Press, Oxford.

Wood, B.A. (1992). *Origin and evolution of the genus Homo*. Nature 335: 783-790.

Wood B, y Collard M. 1999. *The human genus*. Science 284: 65-71.



***GENÉTICA EVOLUTIVA DE LAS
POBLACIONES HUMANAS***

**David Comas,
Institut de Biologia Evolutiva (UPF-CSIC), Universitat Pompeu
Fabra, Barcelona**

RESUMEN

La genética de poblaciones humanas nos permite testar hipótesis sugeridas por otras disciplinas y aportar nuevos datos sobre la diversidad genética de nuestra especie a distintos niveles: los humanos entre los primates, nuestra línea homínida, el origen de la especie, la colonización del planeta, y finalmente las migraciones y mezclas recientes. Además de esta historia evolutiva humana, mediante el análisis de determinadas regiones genómicas podemos detectar procesos de selección diferencial en poblaciones humanas.

INTRODUCCIÓN

Existen pocos temas que hayan suscitado tanto interés a los humanos como el pasado de nuestra especie. Esta fascinación no se limita al conocimiento del origen de la especie humana y a las relaciones con otras especies evolutivamente cercanas como los neandertales, sino que también se centra en nuestro pasado más reciente. Tenemos curiosidad por saber cómo eran los primeros humanos, dónde aparecieron, cómo colonizaron el planeta hasta el punto de convertirse en una especie cosmopolita, qué mezclas de poblaciones humanas se han producido y cuál ha sido la historia más reciente de nuestros antepasados hasta llegar a descubrir cuestiones genealógicas y familiares. Con el fin de encontrar respuesta a estas preguntas, diversas disciplinas como la paleontología, la arqueología, la historia escrita, la lingüística comparada y la genética evolutiva se han centrado en el estudio de los humanos.

La genética evolutiva nos permite reconstruir la historia, no sólo aquella que ha quedado registrada de forma escrita, sino todos los acontecimientos de los humanos desde sus orígenes. El método de reconstrucción de la historia a través de la genética, en su forma más simple, es la siguiente: cuanto más similares genéticamente sean dos individuos, dos poblaciones o dos especies actuales, más reciente es su antepasado común. Este principio implica que las diferencias genéticas se acumulan a lo largo del tiempo y, por lo tanto, cuanto más tiempo haya pasado entre la separación de dos poblaciones, más grande será la diferencia genética entre ellas. Siguiendo este simple razonamiento y gracias a la gran cantidad de datos genéticos disponibles en la actualidad y a la

información de la secuencia completa del genoma humano de varios individuos (The Internacional Human Genome Sequencing Consortium 2004; Bentley et al. 2008; Wang et al. 2008; Wheeler et al. 2008), podemos profundizar en la evolución de nuestra especie para resolver cuatro cuestiones diferentes: dónde nos situamos dentro del orden de los primates, cuál es nuestra relación filogenética con otros homínidos extintos, cuál es el origen de nuestra especie y qué relación genética existe entre las poblaciones humanas actuales.

LOS HUMANOS ENTRE LOS PRIMATES Y OTROS HOMÍNIDOS

Las diferencias genéticas entre nuestra especie y otras especies de primates evolutivamente cercanos, como los chimpancés y gorilas, nos sugieren que compartimos un antepasado común bastante reciente. Comparando regiones autosómicas no codificantes de humanos y chimpancés, únicamente detectamos un 1,24% de diferencias a nivel de secuencia genómica (Chen and Li 2001). Esta similitud genética sugiere que nuestro antepasado común más reciente con los chimpancés se sitúa temporalmente hace unos seis millones de años. Sin embargo, existen importantes diferencias en la diversidad genética intraespecífica. Los chimpancés presentan una diversidad genética superior a la que presentamos los humanos, hecho que se ha justificado por el menor tamaño efectivo y un origen más reciente de la especie humana.

Para profundizar en el origen reciente de nuestra especie nos ha sido de gran utilidad la aplicación de minuciosas técnicas de ADN antiguo en restos fosilizados de nuestro exclusivo linaje homínido, independiente del resto de primates. En este contexto, diversos estudios se han centrado en el análisis del ADN de neandertales que ocuparon Europa, Oriente Medio y Asia Central hace unos 250.000 años y se extinguieron hace apenas unos 30.000 años (Mellars 2004). Hace poco más de una década se secuenció el primer fragmento de ADN mitocondrial de un individuo neandertal (Krings et al. 1997) y se puso en evidencia que neandertales y humanos presentaban genomas mitocondriales distintos cuyos antepasados comunes más recientes se situaban hace unos 500.000 años. Posteriormente, se han obtenido secuencias de ADN mitocondrial de una decena de neandertales (Caramelli et al. 2006; Lalueza-

Fox et al. 2005; Ovchinnikov et al. 2000; Schmitz et al. 2002) que apoyan la idea original que afirma que neandertales y humanos somos dos especies diferentes. Esta afirmación ha sido corroborada con el análisis de ADN mitocondrial de un par de humanos anatómicamente modernos que habitaron Europa hace unos 20.000 años (Caramelli et al. 2003): el ADN mitocondrial de estos dos individuos se sitúa dentro del contexto de la variación mitocondrial de poblaciones europeas actuales y, por lo tanto, muy diferente de la variación presentada por neandertales. Además de la información aportada por el ADN mitocondrial, se han secuenciado algunos genes nucleares de especial interés como *FOXP2* o *MC1R*. *FOXP2* es un gen que codifica para un factor de transcripción y mutaciones en este gen se han asociado a deficiencias en la producción del habla (Lai et al. 2001). Este gen presenta una alta conservación evolutiva, pero los humanos presentan dos cambios no sinónimos derivados que se asociaron originalmente a la aparición de un lenguaje complejo exclusivo humano (Enard et al. 2002). Sin embargo, un análisis posterior de este gen ha demostrado que estos dos cambios se hallan también en individuos neandertales (Krause et al. 2007). Por otro lado, el gen *MC1R* está implicado en la pigmentación y cambios en este gen se han asociado a coloraciones rubias o pelirrojas. El análisis de este gen en muestras de neandertal puso en evidencia que individuos neandertales también eran portadores de cambios y estudios funcionales demostraron que el color del pelo de neandertales podría haber sido rojizo (Lalueza-Fox et al. 2007). Además de estos estudios de genes concretos, se ha intentado obtener una visión global del genoma de neandertal mediante técnicas de secuenciación a gran escala (Green et al. 2006; Noonan et al. 2006). Estos análisis revelan que existen diferencias sustanciales en el genoma nuclear de neandertales y humanos, aunque estas diferencias son menores que las que distinguen chimpancés y humanos. Los resultados corroboran la antigüedad del ancestro común más reciente de humanos y neandertales, así como un tamaño efectivo similar en ambas especies, mucho menor que el de los chimpancés. No obstante, estos análisis revelan un número estadísticamente demasiado elevado de alelos derivados compartidos entre humanos y neandertales, lo que sugirió un posible intercambio génico entre ambas especies. Sin embargo, un reanálisis de los resultados indicó inconsistencias entre estos estudios y demostró que esta

última conclusión podría ser debida a contaminación de la muestra de neandertal con ADN humano o a errores en el proceso de secuenciación (Wall and Kim 2007). De todos modos, estos sólo son estudios preliminares sobre el genoma de neandertal que estará disponible en un futuro muy próximo y permitirá esclarecer algunas dudas sobre el origen de nuestra especie.

DATOS GENÉTICOS SOBRE EL ORIGEN DE LA ESPECIE HUMANA

La aproximación genética aplicada a las poblaciones humanas actuales nos ha permitido confirmar, rechazar o refinar hipótesis sobre nuestro pasado aportadas por otras disciplinas científicas. Hemos podido demostrar genéticamente que nuestra especie surgió en el continente africano hace apenas unos 200.000 años (Vigilant et al. 1989). Como consecuencia de nuestro origen reciente, los humanos no hemos acumulado demasiados cambios genéticos y este hecho hace que seamos muy similares genéticamente. Si escogemos dos humanos al azar, obtendremos como media un 0,1% de diferencias genómicas (Wheeler et al. 2008). Además, la mayoría de estas diferencias se hallan dentro de las poblaciones mientras que las diferencias genéticas entre poblaciones son escasas. En este sentido, los primeros estudios que analizaron la distribución de la diversidad genética humana utilizando marcadores clásicos (Lewontin 1972), mostraron que el 85% de la variación genética se halla entre los individuos de las poblaciones mientras que el 15% restante es resultado de diferencias entre poblaciones. Estos resultados han sido corroborados posteriormente utilizando diversos marcadores genéticos (Barbujani et al. 1997; Jorde et al. 2000; Romualdi et al. 2002). Esta baja diversidad nos ha obligado a analizar aquellas regiones genómicas más informativas con el fin de detectar cambios entre los individuos. Dos de las regiones genómicas más utilizadas en genética de poblaciones humanas han sido el ADN mitocondrial y el cromosoma Y debido a sus propiedades uniparentales (herencia exclusivamente materna y paterna respectivamente) ya que ambas regiones genómicas carecen de recombinación (en el caso del cromosoma Y, los análisis se centran en la región no pseudoautosómica). Los primeros estudios de diversidad poblacional

del ADN mitocondrial (Cann et al. 1987; Vigilant et al. 1989) demostraron que la diversidad genética humana era muy reducida, que a pesar de la gran homogeneidad genética las poblaciones africanas eran las más diversas y que el origen común más reciente de los humanos se situaba hace unos 150.000 años. Estos primeros estudios fueron cuestionados por las limitaciones estadísticas de los resultados (Templeton 1992), aunque posteriormente análisis de genomas completos de ADN mitocondrial en un número muy elevado de individuos han corroborado los resultados previamente obtenidos (Ingman et al. 2000). La aplicación del cromosoma Y, el equivalente paterno del ADN mitocondrial, al estudio de las poblaciones humanas fue más tardío debido al desconocimiento de variantes genéticas en dicho cromosoma. Sin embargo, una vez descritas más de dos centenares de variantes en este cromosoma se pudo realizar un estudio similar al efectuado con el ADN mitocondrial obteniendo similares resultados (Underhill et al. 2000), aunque el origen común más reciente para los linajes paternos parece ser ligeramente más reciente. No obstante, existen discrepancias entre los datos obtenidos para el ADN mitocondrial y el cromosoma Y a nivel global en nuestra especie: se observa más homogeneidad para el ADN mitocondrial mientras que la diversidad del cromosoma Y está más estructurada entre poblaciones. Este hecho se ha justificado por la migración diferencial entre hombres y mujeres: las mujeres han migrado más que los hombres debido a comportamientos culturales patrilocales (Perez-Lezaun et al. 1999; Seielstad et al. 1998). Actualmente, gracias al esfuerzo desarrollado en las últimas dos décadas por un gran número de grupos de investigación, disponemos de un conocimiento exhaustivo de estas dos regiones uniparentales, de las variantes que existen en nuestra especie y de cómo se han acumulado las mutaciones. En resumen, disponemos de una filogenia muy refinada de estos genomas uniparentales. A su vez, existe una gran cantidad de datos de estas regiones genómicas en poblaciones de todo del planeta, hecho que nos ha permitido solapar el conocimiento filogenético con la diversidad geográfica observada, obteniendo una filogeografía muy robusta para estos genomas uniparentales.

Además de los genomas uniparentales, se han utilizado otras regiones genómicas con el fin de establecer cuál ha sido el origen de nuestra especie. La utilización de regiones repetitivas, en tandem o dispersas en el genoma,

respalda el origen africano y reciente de la humanidad actual. El análisis de STRs (*Short Tandem Repeats*), repeticiones cortas en tandem, y de minisatélites (Armour et al. 1996) demostró que existe más diversidad y más alelos privados en poblaciones africanas. A su vez, análisis de secuencias *Alu* en poblaciones humanas, que son secuencias de unos 300 pares de bases que se encuentran dispersas en el genoma de primates, demostró que las poblaciones africanas eran más diversas y que su tamaño efectivo también era más elevado (Stoneking et al. 1997). Por lo tanto, la mayor diversidad genética observada en las poblaciones africanas es debida a la mayor antigüedad de estas poblaciones y a su mayor tamaño efectivo. Los antepasados de los humanos actuales provienen de un número reducido de individuos que se originó hace unos 200.000 años en África y que durante unos 150.000 años fue diversificándose y ocupando todo el continente africano situado al sur del Sahara. Durante este largo periodo de tiempo ningún individuo de nuestra especie ocupó otros territorios fuera de África.

Otra de las herramientas utilizadas para discernir el origen y expansión de nuestra especie han sido los estudios basados en el desequilibrio de ligamiento (LD), que es la distribución no aleatoria de marcadores en un fragmento cromosómico. Cuando una nueva variante genética aparece en un contexto cromosómico, ésta se transmite a la descendencia en bloque con los marcadores circundantes formando haplotipos (marcadores adyacentes en una misma región cromosómica) hasta que este ligamiento desaparece por recombinación entre cromosomas homólogos. Factores poblacionales como el tamaño efectivo, la deriva, la subestructura o la antigüedad de una población afectan el desequilibrio de ligamiento (Bertranpetit et al. 2003). El uso de LD para la reconstrucción de la historia de las poblaciones humanas ha mostrado que el LD es mucho más reducido en poblaciones africanas y que éstas presentan mucha más diversidad de haplotipos comparadas con el resto de poblaciones humanas (DeMille et al. 2002; Gonzalez-Neira et al. 2004; Kidd et al. 1998; Tishkoff et al. 1996; Tishkoff et al. 1998; Tishkoff et al. 2000). Este hecho consolida la evidencia de un origen africano de la humanidad, con un mayor tamaño efectivo en poblaciones africanas y un posterior cuello de botella en la salida de África. El razonamiento para llegar a esta conclusión se basa en que el LD disminuye a lo largo del tiempo por recombinación lo que provoca

que poblaciones antiguas y con un gran tamaño efectivo presenten menor LD, mientras que poblaciones pequeñas y recientes no han tenido suficiente tiempo para reducir el LD por recombinación. No obstante, se han observado algunas regiones genómicas que no presentan este patrón de LD diferencial de las poblaciones africanas (Gelernter and Kranzler 1999; Mateu et al. 2001; Mateu et al. 2002; Osier et al. 2002). Estas discrepancias se han interpretado como resultado del comportamiento estocástico causado por el cuello de botella en el proceso de la salida de África y la acción de la selección natural en algunas de las regiones analizadas (Bertranpetit et al. 2003).

LA COLONIZACIÓN HUMANA DEL PLANETA

Una vez establecido nuestro origen reciente en el continente africano, cabe destacar cómo se colonizaron los distintos continentes hasta llegar a ser una especie cosmopolita: nos interesa conocer qué rutas migratorias y en qué momento se colonizaron las diferentes regiones geográficas del planeta. Múltiples estudios genéticos utilizando un gran abanico de marcadores han permitido deducir cuáles fueron estas rutas migratorias de los primeros humanos fuera de África. Hace unos 50.000 años, un grupo de individuos que representaba una pequeña fracción de la diversidad humana existente en ese momento en África inició la colonización del resto de continentes. Inicialmente se colonizó la parte meridional de Asia, la zona costera del océano Índico, hasta llegar a Australia, aunque no sabemos con certeza si esta primera migración se realizó desde el cuerno de África a través de la Península Arábiga o bien a través de Oriente Medio. Datos basados en diversidad del mtDNA de poblaciones que habitan esta región geográfica (Macaulay et al. 2005; Thangaraj et al. 2005) apuntan a una colonización de Australia hace unos 50.000 años, lo que supone una velocidad de avance por la costa del océano Índico de unos 0,7 a 4 kilómetros por año. En esa época Australia se encontraba unida a Nueva Guinea y Tasmania debido a que el nivel de los océanos era inferior al actual, pero se encontraba separada de Asia continental por unos cientos de kilómetros de mar abierto. Por lo tanto, la llegada de nuestra especie al continente australiano es el primer testimonio de navegación a grandes distancias. Posteriormente, hace aproximadamente unos 40.000

años, se colonizó el continente europeo, habitado por aquel entonces por otra especie homínida, los neandertales, que acabaron extinguiéndose. Varios análisis de mtDNA (Macaulay et al. 1999; Richards et al. 1996) y de variación en el cromosoma Y (Semino et al. 2000) han sugerido que los linajes de estos primeros pobladores paleolíticos europeos son los mayoritarios actualmente en Europa. Sin embargo, existe un amplio debate sobre la contribución posterior, hace unos 8.000 años, de agricultores provenientes de Oriente Medio (véase más adelante). Es sorprendente que los humanos procedentes de África ocuparan un territorio tan alejado como Australia antes que Europa. Quizás este retraso en la ocupación del territorio europeo fue debido a varios factores como las condiciones climáticas inhóspitas de Europa o la presencia de grupos de neandertales más o menos organizados. Finalmente, la última gran región continental en ser colonizada fue el continente americano. Datos recientes del mtDNA (Fagundes et al. 2008; Tamm et al. 2007) y de una gran batería de marcadores STR (Wang et al. 2007) sugieren que la colonización del continente americano tuvo lugar a partir de un grupo humano proveniente de la zona nororiental de Siberia que se asentó en Beringia hace unos 20.000 años. Este grupo sufrió un extremo cuello de botella poblacional asociado al último máximo glacial seguido de una expansión poblacional en el continente americano que se extendió durante el periodo de hace 18.000-15.000 años. Como consecuencia de esta reciente colonización y del hecho que únicamente un grupo reducido de individuos llevó a cabo esta colonización, las poblaciones nativas americanas presentan una diversidad genética muy reducida comparada con otras poblaciones humanas ya que no han tenido demasiado tiempo para acumular diferencias.

A estas primeras migraciones paleolíticas de nuestra especie se han sumado otros movimientos poblacionales generalmente asociadas a cambios socio-culturales como la adopción de la agricultura, la expansión de familias lingüísticas o mejoras tecnológicas. Los ejemplos mejor estudiados de estas migraciones son la expansión de la agricultura desde el creciente fértil hacia Europa, la expansión de las lenguas bantúes hacia el sur del continente africano y la colonización de las islas más remotas de Oceanía. La adopción de la agricultura y la ganadería, es decir, la producción de alimentos, apareció en distintos focos geográficos en diferentes fechas a partir de hace unos 10.000

años, después del último máximo glacial. La transición desde una sociedad cazadora y recolectora hacia una sociedad productora de alimentos provoca cambios sustanciales cuyos mayores efectos son la sedentarización y el incremento del tamaño poblacional. Uno de los focos agrícolas y ganaderos mejor conocidos arqueológicamente es el asociado con la expansión del neolítico desde Oriente Medio hacia Europa que se inició en el creciente fértil hace unos 10.000 años hasta llegar a las islas británicas y el Báltico hace unos 5.000 años (Ammerman y Cavalli-Sforza, 1984). Sin embargo, existe un amplio debate sobre si esta expansión fue resultado de un movimiento poblacional o por simple aculturación. Datos basados en marcadores genéticos clásicos (Cavalli-Sforza et al. 1994) sugerían un fuerte impacto demográfico de la expansión neolítica en Europa. No obstante, los análisis de los primeros datos genéticos del mtDNA provocaron una fuerte controversia entre los partidarios de la expansión del neolítico en Europa como resultado de aculturación y, por tanto, con poco impacto genético sobre las poblaciones paleolíticas europeas (Richards et al. 1996), y los partidarios de la ola de avance poblacional neolítica que supuso la asimilación de las poblaciones paleolíticas (Barbujani et al. 1998). Esta controversia estuvo alentada por la falta de distribución clinal de las variantes genéticas del mtDNA en Europa (Simoni et al. 2000) en contraposición con los datos obtenidos por otros marcadores genéticos. El análisis del cromosoma Y (Rosser et al. 2000; Semino et al. 2000) muestra un gradiente de diversidad en Europa desde Oriente Medio hacia el noroeste del continente, pero es difícil datar con exactitud cuándo se produjo este gradiente genético, por lo que el debate sigue todavía abierto. Recientemente se han elaborado dos estudios muy similares (Lao et al. 2008; Novembre et al. 2008) utilizando un gran número de marcadores genéticos autosómicos (alrededor de medio millón de SNPs, *Single Nucleotide Polymorphisms*) en diversas poblaciones europeas. Los resultados muestran que con un gran número de individuos y marcadores genéticos es posible detectar una estructuración geográfica para la diversidad genética presente en Europa, a pesar de la gran homogeneidad genética de las poblaciones europeas.

Uno de los conjuntos de movimientos poblacionales más relevantes pero poco conocidos de la historia reciente africana es la expansión de las lenguas bantúes. Las lenguas bantúes son un conjunto de unas 500 lenguas

pertenecientes a la familia Níger-Congo que se hablan en toda África sur sahariana (Ruhlen 1991). Tanto los datos arqueológicos como los lingüísticos sugieren que la amplia distribución de las lenguas bantúes es el resultado de una expansión cuyo origen geográfico se sitúa en la frontera de Camerún y Nigeria desde donde se supone que los agricultores bantúes emigraron hace unos 5.000 años (Phillipson 1993) expandiéndose hacia el sur del continente. Las innovaciones agrícolas juntamente con la introducción del hierro hicieron que las poblaciones bantúes incrementaran en número e iniciaran una gran expansión, encontrándose a su paso con poblaciones cazadoras-recolectoras que permanecieron con un número limitado de individuos. Actualmente en África Central los pigmeos subsisten mediante una economía de caza y recolección y se les supone descendientes de poblaciones cazadoras-recolectoras existentes en el periodo de la expansión bantú (Cavalli-Sforza 1986). Las poblaciones agrícolas bantúes ocuparon las zonas costeras y valles fluviales, dejando el interior de la selva a poblaciones cazadoras-recolectoras pigmeas (Newman 1995). Si la expansión bantú fue una expansión demográfica que reemplazó y/o arrinconó a las poblaciones existentes en ese momento en África Central, se esperaría una gran homogeneidad genética de las poblaciones que hablan lenguas bantúes en la actualidad y una diferenciación genética con grupos de cazadores-recolectores, en este caso, pigmeos. Si, por el contrario, la expansión bantú fue una expansión cultural con pocas implicaciones demográficas, esperaríamos una heterogeneidad genética en las poblaciones que en la actualidad hablan lenguas bantúes. Los análisis genéticos basados en frecuencias de polimorfismos clásicos (antígenos sanguíneos, enzimas eritrocitarios, proteínas plasmáticas) muestran que las poblaciones con lenguas bantúes de diferentes regiones africanas tienden a ser similares genéticamente (Cavalli-Sforza et al. 1994). El análisis del mtDNA en África subsahariana (Beleza et al. 2005; Pereira et al. 2001; Plaza et al. 2004; Salas et al. 2002) ha mostrado una homogeneidad genética de estas poblaciones de lengua bantú, pero con una alta diversidad interna, lo que sugiere que la expansión bantú supuso un conjunto complejo de migraciones en vez de un único acontecimiento migratorio. Además, se ha observado una gran diferenciación de estos linajes maternos entre poblaciones bantúes y pigmeos (Batini et al. 2007; Quintana-Murci et al. 2008), hecho que refuerza la

idea de la expansión demográfica bantú. Los datos para el cromosoma Y son más escasos que los del mtDNA (Cruciani et al. 2002; Scozzari et al. 1999; Thomas et al. 2000; Underhill et al. 2000) y, sorprendentemente, la diversidad de linajes paternos en poblaciones africanas es menor que en otros continentes, contrariamente a lo observado en otros marcadores genéticos. Este resultado sugiere que la expansión bantú estuvo mediada mayormente por hombres y que hubo una homogenización genética y eliminación de linajes paternos previamente existentes. Los datos sugieren que ha habido una gran introgresión de linajes paternos bantúes en poblaciones de cazadores-recolectores mientras que el intercambio en dirección contraria ha sido limitado (Cruciani et al. 2002). La comparación de datos del mtDNA y el cromosoma Y ha mostrado comportamientos muy diferentes de ambos genomas uniparentales (Destro-Bisol et al. 2004; Wood et al. 2005), lo que sugiere que factores socio-culturales han influido de manera remarcable en la distribución de los linajes maternos y paternos en África. Entre estos factores socio-culturales cabe destacar la tendencia de los hombres bantúes a emparejarse con mujeres pigmeas mientras que el comportamiento alternativo (mujeres bantúes y hombres pigmeos) se ha penalizado socialmente (Destro-Bisol et al. 2004).

Las islas más remotas de Oceanía (Micronesia, Polinesia y parte de Melanesia) han sido los últimos territorios en ser colonizados por los humanos y el estudio genético de sus poblaciones ha permitido testar diversas hipótesis sobre cómo se produjo esta ocupación. Contrariamente a lo sucedido en Nueva Guinea y las islas más occidentales de Melanesia que fueron colonizadas en tiempos antiguos, hace más de 30.000 años, las islas más orientales de Oceanía se empezaron a colonizar hace tan sólo 3.500 años. Esta reciente ocupación está asociada a un tipo de cultura, la cultura Lapita, caracterizada por la producción agrícola, una cerámica y herramientas distintivas, y una tecnología de navegación avanzada (Green 1991). Además, la lingüística aporta datos relevantes sobre esta colonización y coincide con la distribución de la cultura Lapita ya que las poblaciones de las islas remotas de Oceanía hablan lenguas de la familia austronésica, que tiene una distribución restringida a zonas costeras desde el sudeste asiático, Madagascar y las islas más orientales de Oceanía. En contraposición, las poblaciones de Nueva Guinea y

las islas del Pacífico más occidentales hablan lenguas papúa, una familia de lenguas extremadamente diversa y no relacionada con la familia austronésica (Ruhlen 1991). Existen diversas hipótesis sobre la colonización de las islas del Pacífico, aunque alguna de ellas, como la del origen americano de estas poblaciones (Heyerdahl 1950), tiene escaso apoyo desde diversas disciplinas, incluyendo la genética. Existe consenso en la colonización de esta región desde la zona occidental del Pacífico, pero la controversia se centra en qué papel desempeñaron las poblaciones de Nueva Guinea en esta colonización. Existen dos versiones extremas de la colonización de las islas remotas del Pacífico: la hipótesis del “tren rápido” (*Express train*) y la de la “ladera enmarañada” (*Entangled bank*). La primera hipótesis, basada en los datos de diversidad lingüística y arqueológica, sugiere que los pobladores de la Oceanía remota provienen del sudeste asiático con poca influencia de los habitantes de Nueva Guinea (Diamond 1988). Por el contrario, la segunda hipótesis postula que las islas más orientales del Pacífico se habrían poblado a partir de las poblaciones existentes en Nueva Guinea (Terrell et al. 1997). Seguramente el proceso de colonización se sitúe en un término intermedio entre las dos hipótesis y se ha sugerido un “tren lento” (*Slow train*), donde poblaciones continentales asiáticas y de Nueva Guinea hayan contribuido hasta cierto punto en esta ocupación (Oppenheimer and Richards 2001). Los datos genéticos muestran que un solo modelo no explica los datos obtenidos y que las hipótesis presentadas no tienen en cuenta las posibles migraciones recientes entre las islas del Pacífico. Los datos genéticos de marcadores clásicos muestran poca correspondencia entre la geografía de las islas y las relaciones genéticas entre estas poblaciones, hecho que se ha atribuido a la elevada deriva genética producida por la sucesiva colonización de las islas (Cavalli-Sforza et al. 1994). El análisis de marcadores uniparentales en las islas más orientales muestra que existen tanto linajes cuyo origen se sitúa indiscutiblemente en el continente asiático como linajes originarios de Nueva Guinea. Los datos obtenidos para el mtDNA muestran linajes específicos que presentan un conjunto de cambios que se han denominado el “motivo polinesio” (Redd et al. 1995) que no se encuentran en Nueva Guinea y cuyo origen se remonta al continente asiático. Sin embargo, otros linajes maternos (P y Q; Forster et al. 2001) de origen en Nueva Guinea también se encuentran, aunque en menor frecuencia, en

poblaciones de las islas más remotas de Oceanía. Respecto a los linajes paternos, el análisis del cromosoma Y muestra un panorama similar al del mtDNA: algunos linajes de las islas del Pacífico pueden situarse en el sudeste asiático mientras que otros son originarios de Nueva Guinea (Capelli et al. 2001; Kayser et al. 2001; Su et al. 2000; Underhill et al. 2001). Como conclusión, podemos afirmar que el poblamiento de las islas más remotas de Oceanía se originó hace unos 3.500 años en las islas cercanas al continente asiático con mezcla de poblaciones continentales principalmente, y de Nueva Guinea en menor frecuencia. Como resultado de esta colonización de oeste a este se produjo una distribución genética clinal debido a los sucesivos efectos fundadores en las islas.

LAS MIGRACIONES HUMANAS MÁS RECIENTES

Además de las primeras colonizaciones en tiempos paleolíticos y posteriores expansiones asociadas a innovaciones tecnológicas, como las anteriormente expuestas, los datos genéticos también nos han permitido rastrear migraciones más recientes y deducir cuál ha sido el impacto genético causado por estas migraciones y las mezclas de poblaciones humanas. La huella genética provocada por las migraciones depende de dos factores: las proporciones de individuos de distintas poblaciones que se han mezclado y la diferencia genética inicial de los grupos que se mezclan. Si se produce una mezcla entre poblaciones genéticamente muy parecidas, esta mezcla no causará un cambio genético sustancial para que lo podamos detectar. De la misma manera, si una población con un número elevado de individuos recibe pocos individuos de otra población, la población resultante será prácticamente indistinguible de la población original. Otro hecho relevante de estas mezclas poblacionales es el posible sesgo sexual de los grupos humanos que se encuentran: hombres y mujeres de cada población pueden contribuir de manera diferencial a la población mezclada y que en el caso más extremo la mezcla se restringirá a uno de los sexos. Esta asimetría sexual puede detectarse mediante la comparación de marcadores genéticos con herencia diferencial en ambos sexos: mtDNA (exclusivamente materno), cromosoma Y (exclusivamente paterno), cromosoma X (doble de aporte materno comparado

con el aporte paterno) y marcadores autosómicos (mismo aporte en ambos sexos). Sin embargo, la mayoría de estas comparaciones se han focalizado en el análisis de los marcadores uniparentales.

Dos buenos ejemplos de migraciones y mezclas recientes entre poblaciones genéticamente diferenciadas son los habitantes de las islas Canarias y Cuba. Los habitantes actuales de las islas Canarias provienen de la mezcla de poblaciones del norte de África, subsaharianas y europeas. Aunque la colonización inicial de las islas tuvo su origen en el norte de África, posteriormente, individuos sur saharianos y europeos se mezclaron hasta conformar la población canaria actual. Los datos de mtDNA muestran un mayor aporte norte africano, aunque también se observan linajes maternos sur saharianos y europeos (Rando et al. 1999). Por su parte, el cromosoma Y muestra que los linajes mayoritarios en la población canaria provienen de colonos europeos, mientras que linajes norteafricanos y sur saharianos son minoritarios (Flores et al. 2003), hecho que demuestra la asimetría sexual en la formación de la población canaria. Resultados similares de mezcla y asimetría sexual se observan en los habitantes actuales de la isla de Cuba, donde se hallan linajes nativos americanos, de colonos europeos, y de esclavos provenientes de África. Cuando los conquistadores españoles llegaron a Cuba ésta estaba habitada por dos grupos autóctonos, taínos y ciboneys, que presentaban una situación de declive poblacional que se acentuó con la llegada de los europeos hasta provocar su extinción. Al mismo tiempo, esclavos africanos fueron importados para trabajar en las plantaciones. Datos de ADN antiguo de taínos y ciboneys (Lalueza-Fox et al. 2001; Lalueza-Fox et al. 2003) han sugerido que estas poblaciones nativas americanas provenían del sur del continente. Datos recientes de linajes del mtDNA y el cromosoma Y (Mendizabal et al. 2008) muestran que a pesar de la extinción de taínos y ciboneys, la población cubana actual muestra un tercio de linajes maternos nativos americanos, mientras que los linajes maternos europeos y africanos componen el 22% y 45% respectivamente del bagaje genético cubano. Sin embargo, el análisis del cromosoma Y muestra resultados distintos: no se hallan linajes paternos nativos americanos, mientras que la mayoría de linajes paternos son de origen europeo y solo un 20% de origen africano. Estos resultados demuestran que la población cubana se ha formado

mayoritariamente como resultado de la mezcla de hombres colonos europeos y mujeres esclavas africanas y nativas americanas. Este ejemplo muestra como a pesar de que algunas poblaciones humanas actualmente estén totalmente extinguidas sus genes todavía sobreviven.

ADAPTACIONES GENÉTICAS DE LAS POBLACIONES HUMANAS

Se ha expuesto en este capítulo la diversidad genética selectivamente neutra, con poca o nula influencia en el fenotipo de las poblaciones humanas. Sin embargo el interés de la genética evolutiva humana se está centrando recientemente en detectar los efectos de procesos selectivos y de adaptación en nuestro genoma. Dos de los ejemplos más profundamente analizados son la pigmentación como adaptación climática y la persistencia lactásica como adaptación a la dieta. El color de la piel es de los rasgos fenotípicos que más llama la atención y éste varía a nivel poblacional siendo las poblaciones con piel más oscura aquellas que se encuentran en zonas tropicales mientras que las pieles más claras se hallan en latitudes más altas. Se ha relacionado la pigmentación, causada por la cantidad de melanina en la piel, con la protección a la radiación ultravioleta y a la síntesis de vitamina D: pieles claras en zonas con alta radiación están expuestas a sufrir melanomas y degradación de folato, mientras que pieles oscuras en zonas con poca radiación puede sufrir raquitismo por falta de síntesis de vitamina D (Jablonski and Chaplin 2000). Recientemente se han descrito diversos genes, la mayoría de ellos involucrados en el metabolismo de la melanina, que presentan signos de selección positiva en poblaciones humanas, y además se han detectado casos de convergencia evolutiva, donde diferentes variantes se han seleccionado en distintas poblaciones humanas (Izagirre et al. 2006; Lao et al. 2007; Norton et al. 2007).

La persistencia lactásica en adultos es un carácter humano que conjuga efectos genéticos y culturales. Las crías de mamífero poseen la capacidad de digerir la lactosa, el azúcar más frecuente en la leche, mediante la enzima lactasa. No obstante, esta capacidad se va reduciendo hasta desaparecer en individuos adultos, con la excepción de algunos individuos humanos,

principalmente en Europa y en algunas poblaciones africanas, en que persiste activa esta enzima. Se ha explicado esta persistencia por la selección positiva de esta capacidad en poblaciones ganaderas (Hollox et al. 2001) debido a las propiedades nutricionales de la leche, la cantidad de agua y la mejora de la absorción de calcio. Recientemente se han detectado variantes asociadas a la persistencia de la enzima lactasa, evidencias de selección positiva y aparición independiente de algunas de estas variantes en distintas poblaciones, lo que sugiere que ha habido como mínimo tres apariciones independientes de estas variantes (Enattah et al. 2008; Enattah et al. 2002; Enattah et al. 2007; Tishkoff et al. 2007).

Gracias a la genética evolutiva humana podemos actualmente esclarecer algunas hipótesis sobre nuestro pasado a partir de las pequeñas diferencias que existen en las poblaciones actuales. En un futuro próximo, gracias a estas herramientas genéticas podremos escribir con gran precisión cuál ha sido nuestro pasado.

REFERENCIAS

The International Human Genome Sequencing Consortium (2004). Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature* 431: 931-45.

Armour JA, Anttinen T, May CA, Vega EE, Sajantila A, Kidd JR, Kidd KK, Bertranpetit J, Paabo S, Jeffreys AJ (1996) *Minisatellite diversity supports a recent African origin for modern humans*. *Nat Genet* 13: 154-60.

Barbujani G, Bertorelle G, Chikhi L (1998) *Evidence for Paleolithic and Neolithic gene flow in Europe*. *Am J Hum Genet* 62: 488-92.

Barbujani G, Magagni A, Minch E, Cavalli-Sforza LL (1997) *An apportionment of human DNA diversity*. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 4516-9.

Batini C, Coia V, Battaglia C, Rocha J, Pilkington MM, Spedini G, Comas D, Destro-Bisol G, Calafell F (2007) *Phylogeography of the human mitochondrial L1c haplogroup: genetic signatures of the prehistory of Central Africa*. *Mol Phylogenet Evol* 43: 635-44.

Beleza S, Gusmao L, Amorim A, Carracedo A, Salas A (2005) *The genetic legacy of western Bantu migrations*. *Hum Genet* 117: 366-75.

Bentley DR, Balasubramanian S, Swerdlow HP, Smith GP, Milton J, Brown CG, Hall KP, Evers DJ, Barnes CL, Bignell HR, Boutell JM, Bryant J, Carter RJ, Keira Cheetham R, Cox AJ, Ellis DJ, Flatbush MR, Gormley NA, Humphray SJ, Irving LJ, Karbelashvili MS, Kirk SM, Li H, Liu X, Maisinger KS, Murray LJ, Obradovic B, Ost T, Parkinson ML, Pratt MR, Rasolonjatovo IM, Reed MT, Rigatti R, Rodighiero C, Ross MT, Sabot A, Sankar SV, Scally A, Schroth GP, Smith ME, Smith VP, Spiridou A, Torrance PE, Tzonev SS, Vermaas EH, Walter K, Wu X, Zhang L, Alam MD, Anastasi C, Aniebo IC, Bailey DM, Bancarz IR, Banerjee S, Barbour SG, Baybayan PA, Benoit VA, Benson KF, Bevis C, Black PJ, Boodhun A, Brennan JS, Bridgham JA, Brown RC, Brown AA, Buermann DH, Bundu AA, Burrows JC, Carter NP, Castillo N, Chiara ECM, Chang S, Neil Cooley R, Crake NR, Dada OO, Diakoumakos KD, Dominguez-Fernandez B, Earnshaw DJ, Egbujor UC, Elmore DW, Etchin SS, Ewan MR, Fedurco M, Fraser LJ, Fuentes Fajardo KV, Scott Furey W, George D, Gietzen KJ, Goddard CP, Golda GS, Granieri PA, Green DE, Gustafson DL, Hansen NF, Harnish K, Haudenschild CD, Heyer NI, Hims MM, Ho JT, Horgan AM, et

al. (2008) *Accurate whole human genome sequencing using reversible terminator chemistry*. Nature 456: 53-9.

Bertranpetit J, Calafell F, Comas D, Gonzalez-Neira A, Navarro A (2003) *Structure of linkage disequilibrium in humans: genome factors and population stratification*. Cold Spring Harb Symp Quant Biol 68: 79-88.

Cann RL, Stoneking M, Wilson AC (1987) *Mitochondrial DNA and human evolution*. Nature 325: 31-6.

Capelli C, Wilson JF, Richards M, Stumpf MP, Gratrix F, Oppenheimer S, Underhill P, Pascali VL, Ko TM, Goldstein DB (2001) *A predominantly indigenous paternal heritage for the Austronesian-speaking peoples of insular Southeast Asia and Oceania*. Am J Hum Genet 68: 432-43.

Caramelli D, Lalueza-Fox C, Condemi S, Longo L, Milani L, Manfredini A, de Saint Pierre M, Adoni F, Lari M, Giunti P, Ricci S, Casoli A, Calafell F, Mallegni F, Bertranpetit J, Stanyon R, Bertorelle G, Barbujani G (2006) *A highly divergent mtDNA sequence in a Neandertal individual from Italy*. Curr Biol 16: R630-2.

Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, Chiarelli B, Dupanloup I, Bertranpetit J, Barbujani G, Bertorelle G (2003) *Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans*. Proc Natl Acad Sci U S A 100: 6593-7.

Cavalli-Sforza LL (1986) *African Pygmies*. Cavalli-Sforza, L.L. ed, Orlando, FL.

Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A (1994) *The history and geography of human genes*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Cruciani F, Santolamazza P, Shen P, Macaulay V, Moral P, Olckers A, Modiano D, Holmes S, Destro-Bisol G, Coia V, Wallace DC, Oefner PJ, Torroni A, Cavalli-Sforza LL, Scozzari R, Underhill PA (2002) *A back migration from Asia to sub-Saharan Africa is supported by high-resolution analysis of human Y-chromosome haplotypes*. Am J Hum Genet 70: 1197-214.

Chen FC, Li WH (2001) *Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees*. Am J Hum Genet 68: 444-56

DeMille MM, Kidd JR, Ruggeri V, Palmatier MA, Goldman D, Odunsi A, Okonofua F, Grigorenko E, Schulz LO, Bonne-Tamir B, Lu RB, Parnas J,

Pakstis AJ, Kidd KK (2002) *Population variation in linkage disequilibrium across the COMT gene considering promoter region and coding region variation*. Hum Genet 111: 521-37.

Destro-Bisol G, Coia V, Boschi I, Verginelli F, Caglia A, Pascali V, Spedini G, Calafell F (2004) *The analysis of variation of mtDNA hypervariable region 1 suggests that Eastern and Western Pygmies diverged before the Bantu expansion*. Am Nat 163: 212-26.

Diamond J (1988) *Express train to Polynesia*. Nature 336: 307-308.

Enard W, Przeworski M, Fisher SE, Lai CS, Wiebe V, Kitano T, Monaco AP, Paabo S (2002) *Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language*. Nature 418: 869-72.

Enattah NS, Jensen TG, Nielsen M, Lewinski R, Kuokkanen M, Rasinpera H, El-Shanti H, Seo JK, Alifrangis M, Khalil IF, Natah A, Ali A, Natah S, Comas D, Mehdi SQ, Groop L, Vestergaard EM, Imtiaz F, Rashed MS, Meyer B, Troelsen J, Peltonen L (2008) *Independent introduction of two lactase-persistence alleles into human populations reflects different history of adaptation to milk culture*. Am J Hum Genet 82: 57-72.

Enattah NS, Sahi T, Savilahti E, Terwilliger JD, Peltonen L, Jarvela I (2002) *Identification of a variant associated with adult-type hypolactasia*. Nat Genet 30: 233-7.

Enattah NS, Trudeau A, Pimenoff V, Maiuri L, Auricchio S, Greco L, Rossi M, Lentze M, Seo JK, Rahgozar S, Khalil I, Alifrangis M, Natah S, Groop L, Shaat N, Kozlov A, Verschubskaya G, Comas D, Bulayeva K, Mehdi SQ, Terwilliger JD, Sahi T, Savilahti E, Perola M, Sajantila A, Jarvela I, Peltonen L (2007) *Evidence of still-ongoing convergence evolution of the lactase persistence T-13910 alleles in humans*. Am J Hum Genet 81: 615-25.

Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogó MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA, Jr., Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL (2008) *Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas*. Am J Hum Genet 82: 583-92.

Flores C, Maca-Meyer N, Perez JA, Gonzalez AM, Larruga JM, Cabrera VM (2003) *A predominant European ancestry of paternal lineages from Canary Islanders*. Ann Hum Genet 67: 138-52.

Forster P, Torroni A, Renfrew C, Rohl A (2001) *Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution*. Mol Biol Evol 18: 1864-81.

Gelernter J, Kranzler H (1999) *D2 dopamine receptor gene (DRD2) allele and haplotype frequencies in alcohol dependent and control subjects: no association with phenotype or severity of phenotype*. Neuropsychopharmacology 20: 640-9.

Gonzalez-Neira A, Calafell F, Navarro A, Lao O, Cann H, Comas D, Bertranpetit J (2004) *Geographic stratification of linkage disequilibrium: a worldwide population study in a region of chromosome 22*. Hum Genomics 1: 399-409.

Green RC (1991) *The Lapita cultural complex: current evidence and proposed models*. Indo-Pacific Prehist Assoc Bull 11: 295-305.

Green RE, Krause J, Ptak SE, Briggs AW, Ronan MT, Simons JF, Du L, Egholm M, Rothberg JM, Paunovic M, Paabo S (2006) *Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA*. Nature 444: 330-6.

Hollox EJ, Poulter M, Zvarik M, Ferak V, Krause A, Jenkins T, Saha N, Kozlov AI, Swallow DM (2001) *Lactase haplotype diversity in the Old World*. Am J Hum Genet 68: 160-172.

Ingman M, Kaessmann H, Paabo S, Gyllensten U (2000) *Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans*. Nature 408: 708-13.

Izagirre N, Garcia I, Junquera C, de la Rua C, Alonso S (2006) *A scan for signatures of positive selection in candidate loci for skin pigmentation in humans*. Mol Biol Evol 23: 1697-706.

Jablonski NG, Chaplin G (2000) *The evolution of human skin coloration*. J Hum Evol 39: 57-106.

Jorde LB, Watkins WS, Bamshad MJ, Dixon ME, Ricker CE, Seielstad MT, Batzer MA (2000) *The distribution of human genetic diversity: a comparison of mitochondrial, autosomal, and Y-chromosome data*. Am J Hum Genet 66: 979-88.

Kayser M, Brauer S, Weiss G, Schiefenhover W, Underhill PA, Stoneking M (2001) *Independent histories of human Y chromosomes from Melanesia and Australia*. Am J Hum Genet 68: 173-190.

Kidd KK, Morar B, Castiglione CM, Zhao H, Pakstis AJ, Speed WC, Bonne-Tamir B, Lu RB, Goldman D, Lee C, Nam YS, Grandy DK, Jenkins T, Kidd JR (1998) *A global survey of haplotype frequencies and linkage disequilibrium at the DRD2 locus*. Hum Genet 103: 211-27.

Krause J, Lalueza-Fox C, Orlando L, Enard W, Green RE, Burbano HA, Hublin JJ, Hanni C, Fortea J, de la Rasilla M, Bertranpetit J, Rosas A, Paabo S (2007) *The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals*. Curr Biol 17: 1908-12.

Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Paabo S (1997) *Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans*. Cell 90: 19-30.

Lai CS, Fisher SE, Hurst JA, Vargha-Khadem F, Monaco AP (2001) *A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder*. Nature 413: 519-23.

Lalueza-Fox C, Calderon FL, Calafell F, Morera B, Bertranpetit J (2001) *MtDNA from extinct Tainos and the peopling of the Caribbean*. Ann Hum Genet 65: 137-51.

Lalueza-Fox C, Gilbert MT, Martinez-Fuentes AJ, Calafell F, Bertranpetit J (2003) *Mitochondrial DNA from pre-Columbian Ciboneys from Cuba and the prehistoric colonization of the Caribbean*. Am J Phys Anthropol 121: 97-108.

Lalueza-Fox C, Rompler H, Caramelli D, Staubert C, Catalano G, Hughes D, Rohland N, Pilli E, Longo L, Condemi S, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Stoneking M, Schoneberg T, Bertranpetit J, Hofreiter M (2007) *A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals*. Science 318: 1453-5.

Lalueza-Fox C, Sampietro ML, Caramelli D, Puder Y, Lari M, Calafell F, Martinez-Maza C, Bastir M, Fortea J, de la Rasilla M, Bertranpetit J, Rosas A (2005) *Neandertal evolutionary genetics: mitochondrial DNA data from the iberian peninsula*. Mol Biol Evol 22: 1077-81.

Lao O, de Grujter JM, van Duijn K, Navarro A, Kayser M (2007) *Signatures of positive selection in genes associated with human skin pigmentation as revealed from analyses of single nucleotide polymorphisms*. Ann Hum Genet 71: 354-69.

Lao O, Lu TT, Nothnagel M, Junge O, Freitag-Wolf S, Caliebe A, Balascakova M, Bertranpetit J, Bindoff LA, Comas D, Holmlund G, Kouvatsi A, Macek M, Mollet I, Parson W, Palo J, Ploski R, Sajantila A, Tagliabracci A, Gether U, Werge T, Rivadeneira F, Hofman A, Uitterlinden AG, Gieger C, Wichmann HE, Ruther A, Schreiber S, Becker C, Nurnberg P, Nelson MR, Krawczak M, Kayser M (2008) *Correlation between genetic and geographic structure in Europe*. *Curr Biol* 18: 1241-8.

Lewontin R (1972) *The apportionment of human diversity*. *Evol Biol* 6: 381-398.

Macaulay V, Hill C, Achilli A, Rengo C, Clarke D, Meehan W, Blackburn J, Semino O, Scozzari R, Cruciani F, Taha A, Shaari NK, Raja JM, Ismail P, Zainuddin Z, Goodwin W, Bulbeck D, Bandelt HJ, Oppenheimer S, Torroni A, Richards M (2005) *Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes*. *Science* 308: 1034-6.

Macaulay V, Richards M, Hickey E, Vega E, Cruciani F, Guida V, Scozzari R, Bonne-Tamir B, Sykes B, Torroni A (1999) *The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs*. *Am J Hum Genet* 64: 232-49.

Mateu E, Calafell F, Lao O, Bonne-Tamir B, Kidd JR, Pakstis A, Kidd KK, Bertranpetit J (2001) *Worldwide genetic analysis of the CFTR region*. *Am J Hum Genet* 68: 103-17.

Mateu E, Perez-Lezaun A, Martinez-Arias R, Andres A, Valles M, Bertranpetit J, Calafell F (2002) *PKLR- GBA region shows almost complete linkage disequilibrium over 70 kb in a set of worldwide populations*. *Hum Genet* 110: 532-44.

Mellars P (2004) *Neanderthals and the modern human colonization of Europe*. *Nature* 432: 461-5.

Mendizabal I, Sandoval K, Berniell-Lee G, Calafell F, Salas A, Martinez-Fuentes A, Comas D (2008) *Genetic origin, admixture, and asymmetry in maternal and paternal human lineages in Cuba*. *BMC Evol Biol* 8: 213.

Noonan JP, Coop G, Kudaravalli S, Smith D, Krause J, Alessi J, Chen F, Platt D, Paabo S, Pritchard JK, Rubin EM (2006) *Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA*. *Science* 314: 1113-8.

Norton HL, Kittles RA, Parra E, McKeigue P, Mao X, Cheng K, Canfield VA, Bradley DG, McEvoy B, Shriver MD (2007) *Genetic evidence for the convergent evolution of light skin in Europeans and East Asians*. *Mol Biol Evol* 24: 710-22.

Novembre J, Johnson T, Bryc K, Kutalik Z, Boyko AR, Auton A, Indap A, King KS, Bergmann S, Nelson MR, Stephens M, Bustamante CD (2008) *Genes mirror geography within Europe*. *Nature* 456: 274.

Oppenheimer SJ, Richards M (2001) *Polynesian origins. Slow boat to Melanesia?* *Nature* 410: 166-7.

Osier MV, Pakstis AJ, Soodyall H, Comas D, Goldman D, Odunsi A, Okonofua F, Parnas J, Schulz LO, Bertranpetit J, Bonne-Tamir B, Lu RB, Kidd JR, Kidd KK (2002) *A global perspective on genetic variation at the ADH genes reveals unusual patterns of linkage disequilibrium and diversity*. *Am J Hum Genet* 71: 84-99.

Ovchinnikov IV, Gotherstrom A, Romanova GP, Kharitonov VM, Liden K, Goodwin W (2000) *Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus*. *Nature* 404: 490-3.

Pereira L, Macaulay V, Torroni A, Scozzari R, Prata MJ, Amorim A (2001) *Prehistoric and historic traces in the mtDNA of Mozambique: insights into the Bantu expansions and the slave trade*. *Ann Hum Genet* 65: 439-58.

Perez-Lezaun A, Calafell F, Comas D, Mateu E, Bosch E, Martinez-Arias R, Clarimon J, Fiori G, Luiselli D, Facchini F, Pettener D, Bertranpetit J (1999) *Sex-specific migration patterns in Central Asian populations, revealed by analysis of Y-chromosome short tandem repeats and mtDNA*. *Am J Hum Genet* 65: 208-19.

Phillipson D (1993) *African Archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Plaza S, Salas A, Calafell F, Corte-Real F, Bertranpetit J, Carracedo A, Comas D (2004) *Insights into the western Bantu dispersal: mtDNA lineage analysis in Angola*. *Hum Genet* 115: 439-47.

Quintana-Murci L, Quach H, Harmant C, Luca F, Massonnet B, Patin E, Sica L, Mouguiama-Daouda P, Comas D, Tzur S, Balanovsky O, Kidd KK, Kidd JR, van der Veen L, Hombert JM, Gessain A, Verdu P, Froment A, Bahuchet S, Heyer E, Dausset J, Salas A, Behar DM (2008) *Maternal traces of deep*

common ancestry and asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers. Proc Natl Acad Sci U S A 105: 1596-601.

Rando JC, Cabrera VM, Larruga JM, Hernandez M, Gonzalez AM, Pinto F, Bandelt HJ (1999) *Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands.* Ann Hum Genet 63: 413-28.

Redd AJ, Takezaki N, Sherry ST, McGarvey ST, Sofro AS, Stoneking M (1995) *Evolutionary history of the COII/tRNALys intergenic 9 base pair deletion in human mitochondrial DNAs from the Pacific.* Mol Biol Evol 12: 604-15.

Richards M, Corte-Real H, Forster P, Macaulay V, Wilkinson-Herbots H, Demaine A, Papiha S, Hedges R, Bandelt HJ, Sykes B (1996) *Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool.* Am J Hum Genet 59: 185-203.

Romualdi C, Balding D, Nasidze IS, Risch G, Robichaux M, Sherry ST, Stoneking M, Batzer MA, Barbujani G (2002) *Patterns of human diversity, within and among continents, inferred from biallelic DNA polymorphisms.* Genome Res 12: 602-12.

Rosser ZH, Zerjal T, Hurles ME, Adojaan M, Alavantic D, Amorim A, Amos W, Armenteros M, Arroyo E, Barbujani G, Beckman G, Beckman L, Bertranpetit J, Bosch E, Bradley DG, Brede G, Cooper G, Corte-Real HB, de Knijff P, Decorte R, Dubrova YE, Evgrafov O, Gilissen A, Glisic S, Golge M, Hill EW, Jeziorowska A, Kalaydjieva L, Kayser M, Kivisild T, Kravchenko SA, Krumina A, Kucinskas V, Lavinha J, Livshits LA, Malaspina P, Maria S, McElreavey K, Meitinger TA, Mikelsaar AV, Mitchell RJ, Nafa K, Nicholson J, Norby S, Pandya A, Parik J, Patsalis PC, Pereira L, Peterlin B, Pielberg G, Prata MJ, Previdere C, Roewer L, Rootsi S, Rubinsztein DC, Saillard J, Santos FR, Stefanescu G, Sykes BC, Tolun A, Villems R, Tyler-Smith C, Jobling MA (2000) *Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language.* Am J Hum Genet 67: 1526-43.

Ruhlen M (1991) *A guide to the world's languages.* Stanford University Press, Stanford.

Salas A, Richards M, De la Fe T, Lareu MV, Sobrino B, Sanchez-Diz P, Macaulay V, Carracedo A (2002) *The making of the African mtDNA landscape.* Am J Hum Genet 71: 1082-111.

Scozzari R, Cruciani F, Santolamazza P, Malaspina P, Torroni A, Sellitto D, Arredi B, Destro-Bisol G, De Stefano G, Rickards O, Martinez-Labarga C, Modiano D, Biondi G, Moral P, Olckers A, Wallace DC, Novelletto A (1999) *Combined use of biallelic and microsatellite Y-chromosome polymorphisms to infer affinities among African populations*. Am J Hum Genet 65: 829-46.

Schmitz RW, Serre D, Bonani G, Feine S, Hillgruber F, Krainitzki H, Paabo S, Smith FH (2002) *The Neandertal type site revisited: interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany*. Proc Natl Acad Sci U S A 99: 13342-7.

Seielstad MT, Minch E, Cavalli-Sforza LL (1998) *Genetic evidence for a higher female migration rate in humans*. Nat Genet 20: 278-80.

Semino O, Passarino G, Oefner PJ, Lin AA, Arbuzova S, Beckman LE, De Benedictis G, Francalacci P, Kouvatsi A, Limborska S, Marcikiae M, Mika A, Mika B, Primorac D, Santachiara-Benerecetti AS, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA (2000) *The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in extant Europeans: a Y chromosome perspective*. Science 290: 1155-9.

Simoni L, Calafell F, Pettener D, Bertranpetit J, Barbujani G (2000) *Geographic patterns of mtDNA diversity in Europe*. Am J Hum Genet 66: 262-78.

Stoneking M, Fontius JJ, Clifford SL, Soodyall H, Arcot SS, Saha N, Jenkins T, Tahir MA, Deininger PL, Batzer MA (1997) *Alu insertion polymorphisms and human evolution: evidence for a larger population size in Africa*. Genome Res 7: 1061-71.

Su B, Jin L, Underhill P, Martinson J, Saha N, McGarvey ST, Shriver MD, Chu J, Oefner P, Chakraborty R, Deka R (2000) *Polynesian origins: insights from the Y chromosome*. Proc Natl Acad Sci U S A 97: 8225-8.

Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labarga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevoda MI, Dipierri JE, Villems R, Malhi RS (2007) *Beringian standstill and spread of Native American founders*. PLoS ONE 2: e829.

Templeton AR (1992) *Human origins and analysis of mitochondrial DNA sequences*. Science 255: 737.

Terrell J, Hunt TL, Gosden C (1997) *The dimensions of social life in the Pacific: human diversity and the myth of the primitive isolate*. *Curr Anthropol* 38: 155-195.

Thangaraj K, Chaubey G, Kivisild T, Reddy AG, Singh VK, Rasalkar AA, Singh L (2005) *Reconstructing the origin of Andaman Islanders*. *Science* 308: 996.

Thomas MG, Parfitt T, Weiss DA, Skorecki K, Wilson JF, le Roux M, Bradman N, Goldstein DB (2000) *Y chromosomes traveling south: the cohen modal haplotype and the origins of the Lemba--the "Black Jews of Southern Africa"*. *Am J Hum Genet* 66: 674-86.

Tishkoff SA, Dietzsch E, Speed W, Pakstis AJ, Kidd JR, Cheung K, Bonne-Tamir B, Santachiara-Benerecetti AS, Moral P, Krings M (1996) *Global patterns of linkage disequilibrium at the CD4 locus and modern human origins*. *Science* 271: 1380-7.

Tishkoff SA, Goldman A, Calafell F, Speed WC, Deinard AS, Bonne-Tamir B, Kidd JR, Pakstis AJ, Jenkins T, Kidd KK (1998) *A global haplotype analysis of the myotonic dystrophy locus: implications for the evolution of modern humans and for the origin of myotonic dystrophy mutations*. *Am J Hum Genet* 62: 1389-402.

Tishkoff SA, Pakstis AJ, Stoneking M, Kidd JR, Destro-Bisol G, Sanjantila A, Lu RB, Deinard AS, Sirugo G, Jenkins T, Kidd KK, Clark AG (2000) *Short tandem-repeat polymorphism/alu haplotype variation at the PLAT locus: implications for modern human origins*. *Am J Hum Genet* 67: 901-25.

Tishkoff SA, Reed FA, Ranciaro A, Voight BF, Babbitt CC, Silverman JS, Powell K, Mortensen HM, Hirbo JB, Osman M, Ibrahim M, Omar SA, Lema G, Nyambo TB, Ghorri J, Bumpstead S, Pritchard JK, Wray GA, Deloukas P (2007) *Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe*. *Nat Genet* 39: 31-40.

Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Marzuki S, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL, Chambers GK (2001) *Maori origins, Y-chromosome haplotypes and implications for human history in the Pacific*. *Hum Mutat* 17: 271-80.

Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E, Bonne-Tamir B, Bertranpetit J, Francalacci P, Ibrahim M, Jenkins T, Kidd JR, Mehdi SQ, Seielstad MT, Wells RS, Piazza A, Davis RW, Feldman MW, Cavalli-

Sforza LL, Oefner PJ (2000) *Y chromosome sequence variation and the history of human populations*. Nat Genet 26: 358-61.

Vigilant L, Pennington R, Harpending H, Kocher TD, Wilson AC (1989) *Mitochondrial DNA sequences in single hairs from a southern African population*. Proc Natl Acad Sci U S A 86: 9350-4.

Wall JD, Kim SK (2007) *Inconsistencies in Neanderthal genomic DNA sequences*. PLoS Genet 3: 1862-6.

Wang J, Wang W, Li R, Li Y, Tian G, Goodman L, Fan W, Zhang J, Li J, Zhang J, Guo Y, Feng B, Li H, Lu Y, Fang X, Liang H, Du Z, Li D, Zhao Y, Hu Y, Yang Z, Zheng H, Hellmann I, Inouye M, Pool J, Yi X, Zhao J, Duan J, Zhou Y, Qin J, Ma L, Li G, Yang Z, Zhang G, Yang B, Yu C, Liang F, Li W, Li S, Li D, Ni P, Ruan J, Li Q, Zhu H, Liu D, Lu Z, Li N, Guo G, Zhang J, Ye J, Fang L, Hao Q, Chen Q, Liang Y, Su Y, San A, Ping C, Yang S, Chen F, Li L, Zhou K, Zheng H, Ren Y, Yang L, Gao Y, Yang G, Li Z, Feng X, Kristiansen K, Wong GK, Nielsen R, Durbin R, Bolund L, Zhang X, Li S, Yang H, Wang J (2008) *The diploid genome sequence of an Asian individual*. Nature 456: 60-5.

Wang S, Lewis CM, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G, Rojas W, Parra MV, Molina JA, Gallo C, Mazzotti G, Poletti G, Hill K, Hurtado AM, Labuda D, Klitz W, Barrantes R, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Feldman MW, Rosenberg NA, Ruiz-Linares A (2007) *Genetic variation and population structure in native Americans*. PLoS Genet 3: e185.

Wheeler DA, Srinivasan M, Egholm M, Shen Y, Chen L, McGuire A, He W, Chen YJ, Makhijani V, Roth GT, Gomes X, Tartaro K, Niazi F, Turcotte CL, Irzyk GP, Lupski JR, Chinault C, Song XZ, Liu Y, Yuan Y, Nazareth L, Qin X, Muzny DM, Margulies M, Weinstock GM, Gibbs RA, Rothberg JM (2008) *The complete genome of an individual by massively parallel DNA sequencing*. Nature 452: 872-6.

Wood ET, Stover DA, Ehret C, Destro-Bisol G, Spedini G, McLeod H, Louie L, Bamshad M, Strassmann BI, Soodyall H, Hammer MF (2005) *Contrasting patterns of Y chromosome and mtDNA variation in Africa: evidence for sex-biased demographic processes*. Eur J Hum Genet 13: 867-76.



DARWINISMO Y CULTURA: LA TRANSMISIÓN CULTURAL EN LAS SOCIEDADES HUMANAS

Laureano Castro Nogueira
Universidad Nacional de Educación a Distancia,
Centro Asociado de Madrid

Miguel Ángel Toro Ibáñez
Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos,
Universidad Politécnica de Madrid

“La naturaleza, cuando formó al ser humano para la sociedad, lo dotó con un deseo original de complacer a sus semejantes y una aversión original a ofenderlos. Le enseñó a sentir placer ante su consideración favorable y dolor ante su consideración desfavorable. Hizo que su aprobación le fuera halagadora y grata por sí misma, y su desaprobación muy humillante y ofensiva...”

Adam Smith (*The Theory of Moral Sentiments*, 1759)

“En efecto, aún cuando llegemos a estar completamente solos, con frecuencia pensamos, y esto naturalmente con placer o dolor, en lo que los otros pensarán de nosotros; nos preocupamos de su imaginada aprobación o desaprobación; estos sentimientos, en su totalidad, proceden de la simpatía, elemento fundamental de los instintos sociales. Si pudiese hallarse un hombre sin semejantes instintos, sería un monstruo.”

Darwin (*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 1871).

INTRODUCCIÓN

Nuestra especie se caracteriza, entre otras cosas, por su extraordinaria capacidad para adquirir cultura, entendiendo por tal la información que se transmite mediante aprendizaje social, a través de imitación y enseñanza. La transmisión cultural funciona en las sociedades humanas como un sistema de herencia que acumula y transfiere información de gran valor adaptativo. Gracias a la cultura ha sido posible que los seres humanos se extiendan por todo el planeta a pesar de no disponer de adaptaciones específicas a los distintos ambientes, aunque sí las posean para desenvolverse en el propio ambiente cultural que caracteriza a las sociedades humanas. Es esta capacidad de acumular conocimientos lo que diferencia la cultura humana de otras más rudimentarias presentes en los primates.

Aunque la cultura favorece la adaptación al medio, es frecuente que sociedades vecinas que comparten un hábitat similar y que, por tanto, se enfrentan a retos ambientales semejantes, muestren patrones de conducta diferentes y observen distintas creencias y valores. En realidad, cuando se analizan las sociedades humanas, se detecta que, en todas ellas, existen un buen número de tradiciones culturales que afectan a conductas, creencias y valores carentes de significado adaptativo desde un punto de vista estrictamente biológico, o que, incluso, parecen contrarios a la eficacia biológica de los individuos como, por ejemplo, el control de la natalidad en las sociedades desarrolladas; o la defensa de la fidelidad en la pareja, de la castidad, o del heroísmo temerario, en determinados ámbitos sociales. Poco se sabe sobre cómo estas tradiciones culturales se instauran en las poblaciones y persisten a través de generaciones, manteniéndose las diferencias entre grupos, a pesar de que fenómenos como la migración, la interacción o los enlaces entre miembros de una y otra población deberían disminuir las diferencias y contribuir a homogenizar las sociedades. Distintas estrategias de investigación antropológicas y sociológicas han tratado de describir las causas de las diferencias y semejanzas culturales entre las poblaciones humanas sin llegar a conseguir, hasta el momento, un modelo explicativo consistente. La mayor parte de los modelos de las ciencias sociales consideran a la cultura como una entidad súperorgánica, en la cual los fenómenos sociales constituyen

un sistema autónomo que sólo puede ser explicado mediante otros fenómenos sociales. Se asume que la cultura desborda el componente biológico, lo supera y se erige en una segunda naturaleza, de manera que ningún contenido relevante de las culturas se encuentra determinado por nuestra herencia genética. Cada cultura es una prueba viva de la versatilidad humana y del carácter abierto de nuestra naturaleza.

Sin embargo, cultura y biología están inevitablemente unidas en los seres humanos. Por una parte, las capacidades psicobiológicas que permiten y condicionan los procesos culturales son producto de la evolución. Por otra, la cultura modifica el ambiente en que nos desenvolvemos y, por tanto, determina en cierta medida la acción futura de la selección natural. Esta interacción entre genes y cultura está en el origen de los distintos intentos de analizar el devenir cultural humano desde una perspectiva darwinista. Darwin fue plenamente consciente de que era necesario entender al ser humano como una especie animal más, resultado de un proceso de evolución similar al experimentado por otras especies, de manera que el origen de las facultades distintivas de *Homo sapiens*, como el sentido moral, la inteligencia, el lenguaje o la cultura, debería poderse rastrear en aquellas especies animales más próximas a la nuestra. A pesar de este planteamiento continuista, la síntesis moderna de la teoría evolutiva se elaboró respetando en lo esencial la autonomía de la cultura frente a la biología, tal y como reivindicaba la sociología. Se asumió que la cultura nos eleva por encima de nuestra naturaleza biológica, gracias a lo cual la conducta humana debería ser objeto de estudio, casi en exclusiva, de las ciencias sociales.

Recientemente, el avance de la investigación en biología evolucionista, neurociencia y ciencias cognitivas ha favorecido líneas de convergencia que hacen posible situar la reflexión humanística y científico-social sobre una concepción de la naturaleza humana que es resultado de una investigación empírica, no meramente especulativa. De alguna manera, el avance de las teorías nos ha proporcionado las herramientas necesarias para tender los puentes entre unas disciplinas y otras. Por ello, no es de extrañar que, volviendo a la senda marcada por Darwin, la moderna teoría evolutiva trate de estudiar la cultura desde una perspectiva evolucionista y haya proporcionado prometedoras aproximaciones teóricas al análisis de estos problemas. Muchos

de los resultados de dicha investigación han sido anticipados por filósofos, sociólogos y antropólogos; de hecho, algunos postulados nos acompañan incluso como certezas desde hace ya muchos siglos, como, por ejemplo, la proposición aristotélica que afirma la sociabilidad humana como rasgo esencial de nuestra especie o la convicción de Hume acerca del papel de las emociones en nuestra vida moral. Sin embargo, con toda probabilidad, la incorporación de un nuevo concepto de naturaleza humana, resultado de las investigaciones que se están llevando a cabo, va exigir, más pronto que tarde, una transformación profunda de las ciencias sociales sin la cual será imposible abordar una explicación certera de los procesos culturales y sociales.

En las páginas siguientes analizaremos los rasgos esenciales de las distintas disciplinas que han surgido en las últimas tres décadas en torno al análisis evolucionista de la cultura, destacando por su relevancia dos de ellas: la psicología evolucionista y la herencia dual. Todas ellas ponen el énfasis en aspectos distintos de la transmisión cultural y en todas hay elementos destacables que parecen contar con cierto apoyo empírico. A pesar de la bisoñez de este campo de investigación, el avance ha sido importante y no es aventurado pensar que, en un futuro no lejano, se logre alcanzar un consenso que permita sintetizar dentro de un único marco teórico las principales ideas que se manejan, ya que en buena medida son compatibles. En la parte final de este ensayo llamaremos la atención sobre un rasgo importante de la naturaleza humana que ha sido objeto de poca consideración en dichas teorías. Nos referimos a esa tendencia psicobiológica de los seres humanos que está en la raíz del sentimiento moral y que les induce a experimentar placer cuando consiguen el reconocimiento de su entorno social y disgusto ante su rechazo, la cual fue destacada por pensadores tan ilustres como Hume, Adam Smith y Darwin, como se recoge en las dos citas que encabezan este ensayo. Reflexionaremos sobre las posibles causas que pudieron favorecer su evolución y sobre cómo dicha disposición puede condicionar la transmisión cultural humana.

DE DARWIN AL NEODARWINISMO

Cuando Darwin publicó en 1859 su libro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, su deseo de conseguir que la teoría de la evolución fuese aceptada le llevó a intentar minimizar los aspectos más polémicos de la misma. Darwin consiguió, en un periodo de tiempo relativamente corto, un apoyo considerable en torno a la idea de evolución, aunque su apuesta por la selección natural como fuerza motriz del proceso evolutivo fuese, desde el principio, seriamente cuestionada. Más tarde, Darwin extendió sus ideas evolucionistas a nuestra propia especie en su obra *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, y esto desató una enorme polémica. Las ideas darwinistas modificaron la posición central del hombre en la naturaleza: nuestra especie se convirtió en una especie más. En este sentido, la revolución darwinista culmina la revolución que habían introducido en las ciencias físico-naturales, primero, Copérnico y, después, Galileo y Newton. El influjo de ese cambio se dejó sentir en el impulso que adquirió como doctrina filosófica-económica el llamado *darwinismo social* de H. Spencer. Este movimiento postulaba como algo *natural* la presencia de una lucha por la existencia en nuestra propia especie, mediante la cual se producía la supervivencia de los más aptos, se justificaban diferencias socioeconómicas como el producto de diferencias en aptitud, se apoyaban y justificaban las ideas del liberalismo económico y, desde entonces, dicha actitud ha inspirado aquellos movimientos que ansían encontrar la superioridad biológica de unos grupos sociales sobre otros. El justo rechazo que este tipo de teorías ha merecido por parte de los sectores más progresistas de la comunidad científica, tanto en las ciencias sociales como en las biológicas, y de la sociedad occidental en general, provocó también, como un efecto no deseado, un distanciamiento de la cultura humanista con respecto a la biología evolutiva.

Tras la muerte de Darwin, el papel de la selección en los procesos evolutivos fue poco a poco perdiendo importancia frente a otros mecanismos, como la supuesta adaptación intencional de los organismos al medio, la herencia de los caracteres adquiridos o el papel creador que se atribuyó a las mutaciones. Se entró así en un largo periodo que algunos han denominado el eclipse del darwinismo, en el que la comunidad científica aceptaba la idea de la evolución de las especies, pero rechazaba la trascendencia que Darwin atribuía al papel

director de la selección natural. La *peligrosa idea* de Darwin, como la ha denominado el filósofo D. Dennett en su conocido libro de ese título, aunque era capaz de explicar el diseño que poseen los organismos sin necesidad de invocar una intervención divina, perdió fuerza frente a otras propuestas de orientación neolamarckista o finalista.

La restauración de la selección natural como directriz no intencional del proceso evolutivo tuvo lugar en los años treinta del siglo pasado, gracias a las investigaciones teóricas de R. Fisher, J. B. S. Haldane y S. Wright. El nacimiento de lo que ha dado en llamarse la síntesis evolutiva moderna o neodarwinismo se produjo en buena medida gracias al trabajo del genético ruso-americano Th. Dobzhansky que revisó, en un lenguaje comprensible para el lego, los hallazgos de los autores mencionados y los integró en una teoría global. Sus ideas fueron complementadas con otras propuestas similares, también con vocación de síntesis, de diversos autores como el zoólogo E. Mayr, el paleontólogo G. G. Simpson y el botánico G. L. Stebbins, quienes pueden considerarse, junto con Dobzhansky, como los arquitectos de la teoría sintética. Desde entonces, el neodarwinismo ha sido reconocido como la explicación más plausible del proceso evolutivo, aunque dicho reconocimiento sea compatible con debates intensos sobre algunos de sus aspectos teóricos.

La síntesis neodarwinista proporcionó un panorama de la evolución humana muy respetuoso con las ciencias sociales. El neodarwinismo asumió que la extraordinaria potencialidad del cerebro humano ha permitido que nuestra especie haya alcanzado un grado de desarrollo cultural que nos convierte en un caso excepcional dentro del reino animal; la cultura nos ha independizado en gran medida de nuestra biología, ya que los cambios culturales son tan rápidos y su efecto sobre nuestra conducta resulta tan poderoso que, en la práctica, anulan la variabilidad y los cambios genéticos subyacentes. Esta tesis, más o menos matizada, representa todavía hoy la ortodoxia neodarwinista.

Esta clara separación entre biología y cultura que caracteriza al neodarwinismo estaba, sin duda, reforzada por factores extrínsecos a la propia teoría. En primer lugar, los años cuarenta en los que se produce la síntesis coinciden con la finalización de la Segunda Guerra Mundial y el consiguiente rechazo a cualquier idea que pueda recordar a la ideología nazi o al

darwinismo social. En segundo lugar, el paradigma dominante en la psicología del momento era el conductismo, caracterizado por una visión de la mente humana como una pizarra en blanco, capaz de aprender cualquier cosa y de ser moldeada a voluntad. Por último, los estudios sobre comportamiento animal estaban entonces dominados por la escuela etológica europea de K. Lorenz y N. Tinbergen, que se centraba en el análisis del comportamiento instintivo, evolucionado bajo la acción directa de la selección natural. Por el contrario, el aprendizaje y, más en concreto, el aprendizaje social tan predominante en nuestra especie se encontraba muy lejos de los intereses de los etólogos.

UNA PRIMERA APROXIMACIÓN EVOLUCIONISTA A LA CULTURA: LA SOCIOBIOLOGÍA HUMANA

En los años sesenta tuvieron lugar dos sucesos que incidieron poderosamente en los estudios posteriores sobre la conducta. Desde la biología evolutiva se provocó un debate acerca de los mecanismos explicativos de los comportamientos altruistas. Frente a la explicación de que la conducta altruista había evolucionado buscando el bien de la especie o del grupo, defendida entre otros por V.C. Wynne-Edwards y con claros antecedentes en el pensamiento del propio Darwin, surgió un nuevo tipo de explicaciones basadas en la acción de la selección a nivel génico, más acordes con la interpretación neodarwinista del concepto de selección natural. Nace así el concepto de selección de parientes de W. Hamilton y, poco después, surgen las aportaciones de J. Maynard Smith y G. C. Williams sobre la acción de la selección natural que enriquecieron notablemente el cuerpo teórico neodarwinista. Por otra parte, desde la psicobiología, se puso de manifiesto que la capacidad de aprender no es una facultad de propósito tan general como propugnaba el conductismo, sino que cada especie tiene predisposiciones especiales que le permiten desarrollar con mayor facilidad ciertos aprendizajes en lugar de otros. El aprendizaje se perfila como un proceso que depende en parte de restricciones biológicas innatas y, por tanto, la distinción entre comportamiento innato y adquirido se hizo más tenue. La psicología conductista empezó a perder terreno frente a la psicología cognitiva.

En este panorama intelectual cobran fuerza de nuevo los intentos por acercarse a una interpretación naturalista, en clave evolucionista, de la cultura y la conducta humana. En 1975, el famoso entomólogo E. O. Wilson de la Universidad de Harvard publica un libro titulado *Sociobiología, la nueva síntesis*, en el que sienta las bases de una nueva disciplina biológica, la sociobiología, cuyo objetivo es analizar las bases biológicas del comportamiento social, incluyendo el humano. El impacto que causó esta obra en el estudio del comportamiento animal fue enorme. En pocos años surgieron varias revistas especializadas y un gran número de libros y artículos sobre estos temas. Más polémica fue la repercusión que obtuvo la sociobiología humana acusada, no sin motivos, de defender una visión de la naturaleza humana en exceso dependiente de la genética, sin disponer de pruebas concluyentes para ello.

Los modelos de sociobiología humana que elaboró Wilson, en colaboración con el joven biólogo canadiense C. Lumsden, presentan la cultura como un enorme muestrario de conductas, conocimientos, valores y creencias, dentro del cual los individuos de cada generación han de escoger aquellas variantes culturales que desean incorporar a su repertorio personal. La preferencia de cada individuo por unas u otras alternativas culturales está influenciada por su propia dotación genética. Los genes definen reglas de desarrollo epigenético, más o menos flexibles, a partir de las cuales y dependiendo del ambiente en que se desarrollan, los individuos tienen una determinada probabilidad de optar por unos determinados rasgos fenotípicos (culturgenes en la terminología sociobiológica) en lugar de otros. El individuo *tabula rasa*, sin predisposiciones o preferencias innatas, sería aquél que tiene la misma probabilidad de elegir entre dos culturgenes alternativos, por ejemplo, fumar o no fumar, mientras que la existencia de ciertas predisposiciones genéticas podría alterar la probabilidad de elección en favor de uno de ellos. Este modelo, que asume la posibilidad de que existan preferencias con una base genética, les llevó a sugerir que la variabilidad cultural presente en las actuales sociedades humanas podía ser un reflejo, al menos en parte, de la existencia de variabilidad genética en dichas sociedades para aquellos genes que supuestamente controlan las preferencias de la gente a la hora de escoger entre alternativas culturales. Esta propuesta, carente de base empírica, fue

acusada de connotaciones racistas y criticada con gran dureza, tanto desde de la antropología y la sociología como desde la propia biología evolutiva. Estas críticas empujaron a Wilson en 1984 a dejar a un lado sus estudios sobre sociobiología humana y centrar su actividad investigadora en la defensa de la biodiversidad, llegando en poco tiempo a ser un adalid de la causa ecologista.

OTRAS INTERPRETACIONES EVOLUCIONISTAS DE LA CULTURA: LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA MEMÉTICA.

A partir del trabajo pionero de los sociobiólogos, las aplicaciones de la moderna teoría de la evolución a la cultura humana han generado nuevas aproximaciones teóricas que se pueden agrupar en las cuatro disciplinas siguientes: la ecología del comportamiento humano, la memética, la psicología evolutiva y la teoría de la herencia dual o de la co-evolución genético-cultural. Todas ellas han elaborado modelos cuestionando el enfoque tradicional de la antropología social, que atribuye a la cultura un enorme poder de modelar las mentes de los individuos en cada sociedad con independencia de su estructura genética, es decir, lo que los psicólogos evolucionistas J. Tooby y L. Cosmides han denominado el *modelo estándar* de las ciencias sociales. La pretensión fundamental de la aproximación evolucionista consiste en explicar cuáles son los mecanismos psicológicos que determinan qué conductas, creencias y valores se extienden en los grupos humanos. En otras palabras, se trata de esclarecer los mecanismos que controlan la transmisión cultural.

Los ecólogos del comportamiento defienden la tesis de que los seres humanos se comportan como actores racionales que tratan de maximizar su eficacia biológica. Según esto, la cultura que desarrollamos es básicamente adaptativa y resulta apropiada a las condiciones del medio concreto en que vivimos. Mantienen, por ello, que las diferencias culturales entre poblaciones obedecen a causas ambientales, ya que la mayor parte de la conducta humana responde al intento de resolver racionalmente los problemas que plantea el ambiente. Aunque algunos aceptan la existencia de módulos cognitivos de función específica, semejantes a los que proponen los psicólogos evolucionistas, se considera que la mayor parte de dichos problemas se

resuelven a partir de módulos cognitivos de propósito general. Sostienen que el hecho de que la cultura pueda generar y mantener por simple tradición comportamientos arbitrarios, o incluso negativos desde un punto de vista adaptativo, resulta un fenómeno anecdótico, sin demasiado interés. Sin embargo, es precisamente la diversidad cultural de las sociedades humanas, sobre todo la de aquéllas que viven relativamente próximas y tienen que hacer frente a problemas ambientales similares, lo que interesa y tratan de explicar las ciencias sociales, y lo que parece dotar de contenido empírico a la tesis del modelo estándar que contempla la socialización como un proceso a través del cual la mente humana, como una esponja, absorbe la cultura de su entorno y se deja modelar por ella.

Una manera bien distinta de acercarse al estudio de la evolución cultural surgió a partir del concepto de meme que R. Dawkins alumbra en el último capítulo de su espléndido libro *El gen egoísta*. Los memes, cuyo nombre remeda al de los genes, se pueden definir como cualquier clase de conducta, idea, valor o artefacto que puede ser transmitido de una mente a otra. Dawkins sostiene que la transmisión cultural ha generado en nuestra especie un nuevo tipo de replicadores, los memes, capaces de experimentar un proceso de evolución cultural análogo, pero independiente, del genético. Su objetivo era presentar la teoría darwinista de la evolución por selección natural como una teoría general que se puede aplicar a cualquier entidad con capacidad de replicarse.

A partir de esta idea de Dawkins, un grupo de autores han elaborado un marco teórico que representa una auténtica concepción memética de la cultura. El informático R. Brodie, el antropólogo R. Aunger y, sobre todo, la psicóloga S. Blackmore, han diseñado una teoría de la evolución cultural en la que los memes se consideran como replicadores autónomos, capaces de instalarse en los cerebros humanos y de propagarse con mayor o menor intensidad *saltando* de unos a otros. En realidad, Blackmore ha ido más lejos y ha diseñado una teoría sobre la posible influencia que, durante la hominización, pudieron tener los memes en la evolución del cerebro. Para Blackmore, el desarrollo intelectual humano y la aparición del lenguaje no se pueden entender sin tener en cuenta la ventaja adaptativa que adquirieron los cerebros que eran capaces de transmitir memes con mayor eficacia. En una primera fase esa ventaja

puede ser explicada por procesos de selección sexual, que da preferencia a aquellos individuos que mejor replican los memes, pero después, una vez iniciado el proceso y desarrollada una cultura con valor adaptativo, la ventaja de estos individuos puede provenir de su mejor integración y aprovechamiento de un medio caracterizado por la importancia creciente de la cultura.

Esta forma de entender la cultura humana como resultado de la competencia entre memes, en la que podemos detectar ciertas resonancias platónicas tan del gusto de las ciencias sociales, tiene que afrontar al menos dos serias dificultades. En primer lugar, el inconveniente de que, sin conocer las características cognitivas que han evolucionado en los cerebros en los que han de asentarse y propagarse, no se puede predecir el valor como replicador de un meme salvo *a posteriori*, de una manera en cierto modo tautológica. El caso es semejante al de la adaptación biológica, que requiere la especificación del medio en que proporciona ventaja. Mientras que el concepto de gen egoísta fue muy útil como metáfora para explicar cómo actúa la selección natural a nivel génico, el concepto de meme ha resultado hasta el momento más atractivo que eficaz en su intento de iluminar la transmisión cultural en nuestra especie. En segundo lugar, un buen número de autores cuestionan la idea de que la transmisión cultural pueda ser considerada como una replicación en sentido estricto; es decir, niegan que los memes sean auténticos replicadores. Por ejemplo, el sociólogo D. Sperber ha insistido en la necesidad de abandonar la metáfora de la reproducción replicativa como descripción de la dinámica cultural estándar. Por ello, prefiere hablar de representaciones en lugar de memes y concibe la transmisión cultural como una epidemiología de las representaciones. Para Sperber, los procesos mediante los cuales circulan estas representaciones y se articulan las correspondientes prácticas sociales son siempre recreaciones. Incluyen, por así decirlo, una parte de repetición y otra de novedad. Esto es así porque, cuando un individuo forma en su mente una representación acerca de algo, ésta es el resultado de un complejo juego de inferencias guiadas por la mecánica cognitiva, los aprendizajes previos y ciertos factores que dependen de cada situación concreta. Como veremos a continuación, estos problemas a los que tiene que hacer frente la memética son evitados en los planteamientos teóricos de la psicología evolucionista.

LA PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA

La psicología evolucionista representa una manera nueva de acercarse al estudio de la evolución cultural, siguiendo la estela de las tesis sociobiológicas. Los psicólogos L. Cosmides y J. Tooby, fundadores de esta disciplina, retoman el interés de Wilson por las restricciones que la biología impone al desarrollo de la cultura y sostienen que la mente humana no es un producto social, una pizarra en blanco, sino que posee un diseño estructural y funcional resultado de un proceso evolutivo. Se considera que la mente humana está configurada como un conjunto de mecanismos psicológicos que han surgido como respuestas adaptativas para resolver problemas tales como la selección de pareja, la adquisición del lenguaje, las relaciones familiares o la cooperación. La evolución de estos mecanismos psicológicos de carácter específico ha tenido lugar bajo la acción de la selección natural durante el proceso de hominización, a lo largo de los dos últimos millones de años. En otras palabras, se admite que estos mecanismos han evolucionado como adaptaciones al ambiente y al modo de vida cazador-recolector de nuestros antepasados durante el Pleistoceno. Se supone, por ello, que son compartidos por todos los seres humanos y que han de ser perfectamente compatibles con la diversidad de culturas presentes en nuestra especie. Esta es la gran diferencia con respecto a las tesis sociobiológicas que ansiaban explicar una parte de la pluralidad cultural como resultado de diferencias genéticas entre las sociedades humanas.

Los ejemplos más relevantes de módulos cognitivos evolucionados podemos encontrarlos en el ámbito de la cooperación social para beneficio mutuo y en el terreno de las preferencias en la búsqueda de pareja. Cosmides y Tooby sugieren que existe un mecanismo psicológico en nuestra mente que nos permite razonar de manera especialmente adecuada para detectar aquellos individuos que engañan durante las interacciones cooperativas, esto es, definen una *lógica* del intercambio social que guía nuestro razonamiento cuando tratamos de descubrir tramposos. En el campo de la sexualidad, los psicólogos D. Symons y D. Buss defienden que hay dispositivos psicobiológicos implicados en la atracción sexual y la elección de pareja. Por ejemplo, las mujeres parece que son atraídas de manera especial por hombres que ostentan signos sociales de alto rango, mientras que los hombres se

sienten atraídos principalmente por mujeres que manifiestan rasgos inequívocos de juventud.

Cosmides y Tooby enfatizan que no se puede entender la evolución cultural humana sin tener en cuenta el efecto de esos mecanismos psicológicos de dominio específico sobre la propagación de las variantes culturales. Estos autores denominan *cultura evocada* al conjunto de variantes culturales que son el resultado de la acción de dichos mecanismos psicobiológicos en cada situación ambiental concreta. La homogeneidad de cada grupo humano y la variabilidad entre los grupos debe ser interpretada como el resultado de la interacción entre la poderosa arquitectura modular de dominio específico de nuestras mentes y las condiciones ambientales concretas en que cada grupo se ha desarrollado. Este conjunto de mecanismos configuran una estructura muy plástica y abierta, altamente sensible a las condiciones iniciales, y, por ello, puede dar lugar a una enorme variedad de formas culturales que manifiestan, al mismo tiempo, una profunda unidad. La cultura resulta tan variable porque se genera a partir de un intrincado conjunto de programas funcionales evolucionados que manejan y procesan información del medio, incluyendo la información que proporcionan otros seres humanos.

Distinguen también otro tipo de contenidos culturales, integrado por aquellas creencias, valores, normas, conocimientos, etc., capaces de circular de individuo a individuo a través de aprendizaje social, al que denominan *cultura adoptada* o epidemiológica. Estas variantes circulan de unas mentes a otras bajo la forma de algo similar a las representaciones de Sperber, mediante procesos que siempre incorporan variación y recreación a la representación de cada individuo. Tal circulación se produce a través de imitación y enseñanza gracias a nuestra compleja arquitectura mental, que permite inferir tales representaciones a partir de procesos de interacción y comunicación. Este incesante trasiego de representaciones da lugar a fenómenos epidemiológicos, en los que las representaciones aumentan o disminuyen de frecuencia en las poblaciones en función de dos clases de factores: unos cognitivos, que dependen de las características evolucionadas de nuestra estructura mental, y otros locales, dependientes de factores ecológicos, económicos, demográficos, etc. Sin embargo, para estos autores, la parte relevante de la variación cultural es precisamente la otra, la que surge como consecuencia de esa arquitectura

neurológica que compartimos los humanos y que es evocada por el ambiente local en el que se desarrollan los individuos.

LA COEVOLUCIÓN GEN-CULTURA: LA HERENCIA DUAL DE BOYD Y RICHERSON

Las teorías de la coevolución genética-cultural contemplan la evolución cultural como un proceso que involucra información procedente de dos sistemas de herencia: el genético y el social. La transmisión cultural se concibe como un sistema de herencia autónomo, con sus propias reglas de transmisión e independiente del genético, pero al mismo tiempo está conectado con él por la existencia de predisposiciones con base genética que favorecen la propagación preferencial de determinados caracteres culturales. Este análisis de carácter sintético contribuyó a integrar los modelos de inspiración memética, más cercanos a la sociología, con los modelos sociobiológicos y de la psicología evolucionista, en los que la base innata de las preferencias desempeña un papel principal. Los representantes pioneros de esta tendencia fueron los genéticos de poblaciones L. L. Cavalli-Sforza y M. W. Feldman, pero los que han alcanzado un mayor éxito en el desarrollo de dichas ideas han sido los antropólogos R. Boyd y P. J. Richerson con su teoría de la herencia dual.

Boyd y Richerson consideran que la transmisión cultural funciona como un sistema de herencia que tiene reglas y dispositivos heurísticos propios, capaces de generar tradiciones culturales que, aunque en ocasiones pueden ser arbitrarias, normalmente poseen un alto valor adaptativo. Estos autores definen la evolución cultural de manera similar a cómo se define la evolución orgánica, es decir, como un cambio en la estructura cultural de una población, y denominan fuerzas de evolución cultural a los procesos que producen una modificación en dicha estructura memética. Estas fuerzas evolutivas incluyen un proceso similar a la mutación, que surge como consecuencia de los errores en la imitación de las variantes culturales, y otro análogo a la deriva genética, que provoca la desaparición o la fijación aleatoria de alguna de estas alternativas culturales en poblaciones pequeñas. La extinción de algunas tradiciones, oficios o lenguas podría deberse, en buena parte, a no poseer una frecuencia suficiente de practicantes que les proteja de los efectos de la deriva. Incluyen también aquellas

modificaciones voluntarias que realizan los individuos cuando imitan una determinada alternativa cultural y la perfeccionan o la adecuan mejor a sus condiciones. Estos cambios dirigidos que permiten afinar las variantes culturales e inventar otras nuevas suelen ser adaptativos, ya que dependen de las sensaciones de agrado o desagrado que proporciona el sistema límbico-hipotalámico, y del cálculo racional de ventajas e inconvenientes asociados con dichas alternativas. Además, poseen gran importancia en el sistema de herencia cultural, ya que se pueden transmitir a las siguientes generaciones, dotando de un aire lamarckista al proceso de evolución cultural.

Otras fuerzas de cambio tienen que ver con procesos de selección cultural. Los caracteres culturales que adopta un individuo pueden influir sobre la probabilidad de que éste llegue a ser atractivo como modelo cultural. A veces, los rasgos que incrementan la eficacia biológica incrementan también la *eficacia cultural* de un individuo, pero otras veces no es así. Por ejemplo, la castidad puede influir en los hábitos de vida de algunas personas, de manera que dejen escasa o nula descendencia, pero, por eso mismo, quizás funcionen mejor como modelos culturales y sean más eficaces propagando sus propias creencias y costumbres.

Un último tipo de fuerzas capaces de modificar la estructura cultural de las poblaciones está relacionado con la capacidad del cerebro para manifestar preferencias por unas variantes en lugar de otras, favoreciendo su propagación diferencial. Boyd, Richerson y sus colaboradores han destacado la importancia para la evolución cultural de algunos dispositivos heurísticos de aprendizaje social que facilitan la adquisición de conocimientos, creencias y valores, útiles para los individuos desde el punto de vista de la eficacia biológica. Su tesis es que cuando la información es costosa, la selección natural favorecerá la evolución de mecanismos cognitivos que permitan a los individuos adoptar conductas adaptativas a partir de la imitación de otros miembros de su grupo social, sin necesidad de explorar una a una cuál es la mejor opción mediante aprendizaje individual, esto es, mediante ensayo y error. Tales mecanismos se pueden clasificar en dos tipos. Los primeros promueven tendencias directas a favor de unas alternativas concretas en lugar de otras. Están ligados al contenido de las variantes culturales y dependen de la presencia en nuestra arquitectura cerebral de mecanismos cognitivos similares a los que propugnan

los psicólogos evolucionistas. Los segundos suscitan sesgos inducidos por el contexto local y son dispositivos psicológicos que explotan claves que no están ligadas a alternativas concretas sino a rasgos de los modelos que las exhiben, tales como su estatus o su predominio en la población. Se habla así de la imitación preferencial de aquellas variantes que exhiben los individuos que poseen más éxito o mayor prestigio social, o de la imitación conformista de aquellas variantes más frecuentes en una población.

Boyd y Richerson tratan de encontrar una explicación psicobiológica al problema de la variabilidad cultural entre poblaciones y al poder de cada cultura para conformar de una manera específica a las personas educadas bajo su influjo. Es cierto que una parte de la variabilidad cultural obedece a diferencias ambientales y tiene un significado adaptativo, pero buena parte no funciona así. Para estos autores, los mecanismos cognitivos responsables de los sesgos dependientes del contexto (conformismo, prestigio) tienden a homogenizar y a estabilizar las poblaciones y favorecen al tiempo la diversidad entre grupos, generando inercias culturales que pueden contribuir a propagar, en ocasiones, conductas neutras o, incluso, inadaptativas. Encuentran así un factor psicobiológico que justifica la importancia de los efectos históricos y contingentes en la evolución cultural de las sociedades humanas. Estas tendencias, dependientes de la situación concreta en la que se desarrollan los individuos, son las que explicarían, según la teoría de la herencia dual, el aparente poder modelador de las culturas preconizado por el modelo estándar de las ciencias sociales. En el próximo apartado analizaremos otra tendencia psicobiológica, enraizada en nuestra moralidad, que puede modificar también la dinámica cultural, haciéndola sensible a factores accidentales y circunstanciales que suceden en las sociedades humanas.

UNA MIRADA CRÍTICA A ESTOS MODELOS: LA IMPORTANCIA DEL CONTROL SOCIAL DE LA CONDUCTA

Ninguna de las teorías analizadas otorga importancia al hecho de que la transmisión cultural en nuestra especie tiene lugar entre seres morales. Los seres humanos somos capaces de evaluar la conducta propia y ajena en términos de valor, esto es, codificada de adecuada o inadecuada, de buena o

mala, y actuar en consecuencia. A. Smith en su *Teoría de los sentimientos morales* propuso, al igual que había hecho antes Hume, que para comprender la vida social humana se debe prestar atención a los instintos sociales, en particular, a la simpatía. Gracias a este instinto, cada uno de nosotros es capaz de experimentar subsidiariamente las experiencias de otros. Sugirió también que los individuos llegan a formar sus reglas morales a través de la experiencia social, o, dicho de otro modo, que es a través de la experiencia como descubren de forma empírica aquellos comportamientos o estados de cosas que causan en sus semejantes reacciones de conformidad o disconformidad, de aprobación o reprobación. Dichas experiencias acaban conformando el entramado moral *objetivo* de una comunidad y ordenan nuestra vida. Curiosamente, estas ideas fueron compatibles con el desarrollo de una teoría económica, continuada después por David Ricardo y Stuart Mill, en la que surge con fuerza la figura de un ser humano que se comporta como un preferidor racional, una suerte de *Homo economicus* que actúa movido por la búsqueda interesada de su propio beneficio, que tan enorme influencia ha tenido en el pensamiento occidental.

Darwin, bajo la influencia de las ideas de la filosofía británica del siglo XVIII, consideraba que el sentido moral de los seres humanos, su capacidad de reflexionar sobre sus actos pasados y sus motivos, y de aprobar unos y desaprobando otros, surgió como tal en nuestra especie por la confluencia de tres condiciones que no se dan en ningún otro organismo: primero, por la presencia en nuestra naturaleza de instintos sociales y, muy en especial, de la simpatía; segundo, por el aprecio que muestran las personas por la aprobación o desaprobación de sus compañeros; y tercero, por la extraordinaria actividad de las facultades mentales, incluyendo entre ellas una alta capacidad memorística. Esto convierte a los seres humanos en agentes no neutros ante la conducta propia y ajena, capaces de categorizar como correctas o incorrectas, como buenas o malas, las diferentes conductas que vamos descubriendo a lo largo de nuestra vida. Además, también somos capaces de categorizar en clave valorativa el comportamiento de otros individuos. Esto nos empuja a valorar la conducta ajena con independencia de que ésta nos afecte o no de manera directa. En esto diferimos con claridad de los otros primates que sólo

manifiestan aprobación o rechazo por lo que hacen sus congéneres si tal actitud realmente les atañe.

Sin duda, la importancia de este factor ha sido minimizada por las distintas aproximaciones evolucionistas a la cultura. Todas ellas, salvo la memética, tratan de explicar lo social a partir de unos seres humanos provistos de predisposiciones psicobiológicas innatas, entre las cuales apenas hay hueco para los instintos sociales que promueven los sentimientos de empatía y la integración social de los individuos. La psicología evolucionista ha subrayado la importancia de esas predisposiciones del cerebro humano en la determinación de la cultura. La teoría de la herencia dual de Boyd y Richerson, además de asumir la importancia de los algoritmos psicobiológicos que propone la psicología evolucionista, reivindica también la existencia de otros como la transmisión conformista o el prestigio que contribuyen a generar tradiciones de carácter contingente, carentes de valor adaptativo. Sin embargo, ninguna de estas teorías ha considerado en sus modelos la incidencia que puede tener sobre la cultura dicha tendencia psicobiológica que nos proporciona el deseo de alcanzar el reconocimiento de nuestros semejantes más próximos y la capacidad de sentir placer ante su aprobación o frustración ante su rechazo.

¿Cómo pudo evolucionar la sensibilidad a la valoración ajena?

En especies con una alta capacidad de aprendizaje individual, el desarrollo de un sistema de aprendizaje social puede ser adaptativo, ya que permite aprovecharse de las conductas desarrolladas por la generación anterior y reducir el tiempo y los costes que conllevaría el aprendizaje individual. Sin embargo, a pesar de estas ventajas, el aprendizaje social sólo ha alcanzado un nivel importante en nuestra especie, donde la cultura se ha convertido en un sistema de transmisión acumulativo de gran valor adaptativo. No está claro cuál es el motivo que ha hecho posible su evolución en los seres humanos pero no en otras especies de primates. Boyd y Richerson han mostrado que el aprendizaje social por imitación puede ser adaptativo si es suficientemente preciso y consigue disminuir los costes que supondría el aprendizaje individual. Para estos autores, la evolución cultural acumulativa no está presente en chimpancés debido a que éstos poseen una capacidad de imitar mucho menos consistente que la humana. Con un argumento parecido, el primatólogo y

psicólogo M. Tomasello sostiene que la clave de la transformación de un aprendizaje social similar al de los primates actuales en un sistema de herencia cultural acumulativa como el que poseemos los humanos, consistió en un cambio cualitativo de la capacidad de imitación, precedido por el desarrollo de la capacidad para elaborar una teoría de la mente, gracias a la cual fueron capaces de percibir a sus congéneres como seres provistos de una mente similar a la suya, dotada de intencionalidad.

Nosotros hemos sugerido que una teoría de la mente y una mayor eficacia en la imitación fueron condiciones necesarias, pero no suficientes, para la aparición de la transmisión cultural humana. Esta transformación requirió, además, que nuestros antepasados homínidos desarrollasen la capacidad conceptual de categorizar su propia conducta en términos de valor - positivo/negativo, favorable/desfavorable-, gracias a lo cual pudieron aprobar o desaprobar la conducta de sus hijos. Esta capacidad de enjuiciar permite transmitir información sobre el valor de la conducta, condicionando la preferencia de los hijos por unas alternativas u otras. De este modo, nuestros antepasados homínidos dotados de la capacidad de imitar y de aprobar o reprobar la conducta propia y ajena, a los que denominamos *Homo suadens* o individuos *assessor*, generaron un sistema cultural de herencia en sentido estricto, ya que la aprobación/reprobación de la conducta contribuye a que los hijos reproduzcan la estructura fenotípica de la generación parental, aprovechando así la experiencia de sus progenitores. El valor adaptativo de esta capacidad de aprobar o reprobar la conducta de los hijos proviene de que permite una rápida categorización de las alternativas culturales como positivas o negativas, favoreciendo su adopción o rechazo; de esta forma se evitan los costes de una evaluación lenta y laboriosa y se atenúan aquellos asociados a la experimentación de conductas peligrosas, sustituyendo una señal del mundo exterior, potencialmente peligrosa, por una parental más o menos inofensiva que señala que tal conducta es errónea. Además, este proceder incrementa la fidelidad de la transmisión cultural, algo esencial para desarrollar un sistema de herencia acumulativo como el humano, ya que, si la imitación no es fiel, el individuo es reprobado y empujado a intentarlo otra vez.

Más difícil es justificar la evolución de la susceptibilidad ante la opinión de otras personas distintas de los padres. Una posible explicación puede estar

relacionada con la necesidad de establecer interacciones cooperativas eficaces. La fascinación por la presencia de rasgos altruistas en el comportamiento de algunas especies, incluyendo la humana, ha ocasionado que los investigadores dejaran de lado el estudio de los comportamientos cooperativos en los que todos los participantes obtienen un beneficio, a pesar de que son fundamentales para el éxito de las sociedades humanas. La cooperación para beneficio mutuo puede evolucionar siempre que la interacción entre dos o más individuos rinda un beneficio mayor para cada uno de ellos, que el que obtendrían si actúan por separado. Cuando esto no es así, la cooperación carece de sentido y una estrategia de conducta independiente, solitaria, parece ser la óptima.

La necesidad de que los individuos se coordinen con respecto a cómo actuar resulta en muchos casos un factor imprescindible para que la cooperación sea rentable. La coordinación se logrará con mayor facilidad si los individuos poseen conocimientos, valores, hábitos, y normas similares. Parece razonable asumir que pudo evolucionar una tendencia a aceptar las recomendaciones de aquellas personas con las que más estrechamente se relaciona cada individuo para, de este modo, favorecer la coordinación y, como consecuencia, la cooperación. Las personas cooperan en parejas o en grupos más o menos grandes, según las ocasiones, de manera que en una población podemos definir para cada individuo un grupo social de referencia, formado por aquellas personas con las que interacciona de manera preferencial y ante cuya opinión se muestra especialmente sensible. Las consecuencias negativas que puede tener la censura social para los individuos reprobados por su conducta, sobre todo el rechazo a cooperar con ellos (ostracismo), podría explicar la evolución en los individuos *assessor* y, por tanto, en la naturaleza humana, de esta predisposición psicobiológica a compartir los valores individuales con el grupo social de referencia, lo que se traduce en una tendencia incuestionable a aceptar la influencia social.

¿Cómo puede afectar la aprobación o la reprobación del entorno social a la transmisión cultural?

Los seres humanos poseen, a través del sistema límbico-hipotalámico, criterios de valor para establecer qué conductas son favorables o desfavorables,

y parece razonable asumir que utilizan también la aprobación y la reprobación social para elaborar esta evaluación. Si esto es así, una persona se encuentra ante dos fuentes de valor cuando pone a prueba una conducta, una biológica, derivada del agrado o desagrado directo que produce la misma, y otra social, derivada del placer o displacer que produce su aceptación o rechazo. El individuo utiliza una arquitectura cognitiva que le permite categorizar la conducta como favorable o desfavorable, sólo que ahora las sensaciones de agrado y desagrado proceden también de la aprobación o reprobación social de la misma. Las personas tienen que combinar la emoción que les proporciona la aprobación o reprobación de la conducta por parte de otros con la que les produce la conducta en sí misma y, a partir de ahí, han de elaborar una emoción resultante que les permita evaluar la conducta como buena o mala. Si las emociones son del mismo signo (placer o desagrado), sus efectos se suman sin que haya conflicto en la categorización, mientras que, si son distintas, una de ellas se impondrá a la otra.

La sustitución de una conducta aceptada como buena por otra diferente supone un cambio en la valoración de la misma. La modificación puede producirse debido a que la sensación de agrado que genera una conducta por sí misma disminuya de intensidad o se haga negativa con el paso del tiempo, o a que surja una conducta nueva que produzca una satisfacción mayor que la primera y la desplace. Pero el cambio puede proceder también de una modificación del valor transmitido por vía social. Por ejemplo, lo que está prohibido a una edad puede no estarlo a otra o viceversa. O puede modificarse el entorno social en el que se desenvuelve un individuo, de manera que en el nuevo entorno exista una categorización mayoritaria diferente de determinadas conductas. Nótese que un cambio de entorno social no significa necesariamente un cambio de población, basta con que cambien las personas con las que el individuo interacciona de manera directa: su pareja, sus amigos o compañeros, es decir, su grupo social de referencia. En todo caso, la conducta que finalmente adopte una persona se considerará como buena frente a la otra y la nueva valoración podrá ser transmitida a otros individuos en sucesivas interacciones.

Siguiendo el curso de esta reflexión, el aprendizaje social humano estaría condicionado precisamente por la satisfacción emocional que los individuos

experimentan cuando hacen aquello que aprenden que deben hacer, con independencia de cuál sea el contenido concreto de ese deber. Dicha predisposición provoca el que las personas sientan placer cuando ajustan su conducta a lo que se considera correcto en su entorno social más cercano y, por el contrario, tengan sentimientos de culpa y malestar cuando no es así. La lógica subyacente a este proceso se puede esquematizar como sigue: si una conducta es aprobada, entonces es buena, ya que la aprobación produce placer y esta emoción se transfiere y se interpreta como una propiedad objetiva de la conducta. A la manera de Hume, lo que me agrada es bueno y lo que me desagradaba es malo, pero no al revés. En otras palabras, cuando la gente cree en algo que es aceptado como real o verdadero por otros, su mente procesa las emociones sociales que genera esa creencia como evidencia a favor o en contra de la misma. Esto es, una persona no acepta lo que hacen otras como un acto de fe o de mera aceptación de autoridad; el individuo adquiere su propia opinión sobre el valor de una determinada conducta asumiendo de manera no reflexiva que las emociones sociales de placer o desagrado que genera su acción son una consecuencia del valor *objetivo* de la propia conducta. Según esto, los seres humanos experimentan sus aprendizajes de tal manera que tienden a aceptar como verdadero o correcto aquello que les es mostrado como tal y, además, aprenden a desear y a experimentar placer y bienestar con su ejecución y malestar cuando no están a la altura de su exigencia.

El control social de la conducta está en la esencia de la identidad humana. Como contrapartida esto puede contribuir a que costumbres y creencias sin valor adaptativo, o incluso inadaptativas, se mantengan en una sociedad si logran, en un momento dado, en un grupo social concreto, ser categorizadas como favorables y se transmiten como tales mediante aprobación social. Esta circunstancia contribuye a explicar desde una perspectiva psicobiológica, de manera similar a lo que han sugerido Boyd y Richerson con la transmisión conformista o el prestigio, el poder de lo social para modelar el comportamiento humano.

Todas las sociedades humanas han construido sistemas de creencias y valores, a partir de los cuales pueden discriminar, con apariencia de objetividad, entre lo correcto o incorrecto del comportamiento humano. El aprendizaje de estas creencias y valores se produce a través de esa

interacción social activa que ejercen las personas entre sí. Ahora bien, afirmar que el aprendizaje cultural funciona generando creencias que el individuo percibe como verdaderas gracias a la influencia social, no es, ni mucho menos, lo mismo que afirmar que todo lo que se aprende tiene realmente la misma consideración de veracidad objetiva. Sólo una parte del conocimiento se refiere a hechos y es, en principio, contrastable. No obstante, los seres humanos a lo largo de la historia han sido capaces de establecer principios axiomáticos y reglas de inferencia, como se hace en lógica y matemáticas, o criterios de falsación, como se hace en ciencia, que suponen brillantes hallazgos epistemológicos, a partir de los cuales se puede discriminar de manera racional entre determinadas proposiciones. Si asumimos la importancia que poseen las interacciones sociales a pequeña escala en el aprendizaje cultural, resulta sencillo percibir las dificultades que encierra la tarea de encontrar otros principios, con vocación de universalidad, que nos permitan hacer un uso colectivo de la razón en otros campos y, de este modo, avanzar más allá de lo conseguido.

LECTURAS RECOMENDADAS

BLACKMORE, S.: *La máquina de los memes*, Paidós, Barcelona, 2000.

BOYD, R., y RICHERSON, P.J.: *Culture and the Evolutionary Process*, The Chicago University Press, Chicago, 1985.

The Origin and Evolution of Cultures, Oxford University Press, 2005.

CASTRO, L., y TORO, M.A.: *The long and winding road to the ethical capacity*, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 20: 77-92, 1998.

The evolution of culture: from primate social learning to human culture, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101: 10235-10240, 2004.

CASTRO, L., CASTRO-NOGUEIRA, L., y CASTRO-NOGUEIRA, M.A.: *¿Quién teme a la naturaleza humana? Homo suadens y el bienestar en la cultura: biología evolutiva, metafísica y ciencias sociales*. Tecnos, Madrid, 2008.

COSMIDES, L. y TOOBY, J.: *The Psychological Foundations of Culture*, pp. 19-136, en Barkow, J., Cosmides, L. y Tooby, J.: *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, Oxford University Press, New York, 1992.

LUMSDEN, C., y WILSON, E.O.: *Genes, Mind and Culture*, Harvard University Press, Cambridge, MA, 1981.

RICHERSON, P. y BOYD, R.: *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*, University of Chicago Press, Chicago, 2005.

SPERBER, D.: *Explicar la cultura. Un enfoque naturalista*, Morata, Madrid, 2005.

TOMASELLO, M.: *The Cultural Origins of Human Cognition*, Harvard University Press, Cambridge, 1999.

WILSON, E. O.: *Sociobiología. La nueva síntesis*, Omega, Barcelona, 1980.



***EVOLUCIÓN APLICADA:
LA UTILIDAD DEL DARWINISMO***

**Miguel Ángel Toro Ibáñez
Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos,
Universidad Politécnica de Madrid**

**Laureano Castro Nogueira
Universidad Nacional de Educación a Distancia,
Centro Asociado de Madrid**

La teoría de la evolución se ha percibido tradicionalmente como un ejercicio académico con limitadas aplicaciones prácticas. Mientras que el pensamiento evolutivo impregna las distintas disciplinas biológicas, dotando de contenido explicativo a aquellas cuestiones relacionadas con las causas últimas de los procesos que tienen lugar en los seres vivos, podría parecer que las causas próximas y el cómo suceden las cosas se alejan de su ámbito de estudio. Sin embargo, esta percepción está cambiando, poco a poco, al introducirse la consideración de que las ideas evolucionistas desempeñan un papel importante en diversos aspectos que inciden de manera más o menos directa sobre la vida cotidiana de las personas. Una parte de los problemas que han de afrontar las sociedades humanas son de naturaleza biológica y para darles una respuesta apropiada es preciso analizarlos desde una perspectiva evolutiva. Nos referimos a problemas tales como el control de plagas, la mejora de la productividad de animales y plantas, el uso racional de medicamentos o el diseño de estrategias de conservación ambiental, asuntos en los que un planteamiento evolucionista resulta imprescindible para su adecuada resolución. En otro orden de cosas, si deseamos entender múltiples aspectos del comportamiento humano, parece razonable introducir un enfoque darwinista en áreas del conocimiento como la psicología, la antropología y la sociología. Una correcta comprensión evolucionista de la naturaleza humana puede inspirar una concepción del ser humano más realista, capaz de enriquecer con matices importantes las ideas que hasta ahora han dominado el pensamiento occidental.

CONSERVACIÓN Y MEDIO AMBIENTE: LA NECESIDAD DE PRESERVAR LA BIODIVERSIDAD

La biodiversidad o diversidad biológica suele definirse como la variabilidad en todas las escalas de la vida, tanto con respecto a las diferencias individuales, como a las que se encuentran entre especies, comunidades y ecosistemas. La biodiversidad es importante tanto a corto plazo, para asegurar el funcionamiento de los ecosistemas, como a largo, puesto que contribuye a que éstos sean capaces de mantenerse ante los cambios y fluctuaciones ambientales.

La biología de la conservación es una disciplina reciente, cuyo origen puede situarse en los años 70 del siglo XX. Su objetivo es doble. En primer lugar, investigar el impacto de las actividades humanas sobre la diversidad biológica y, en segundo lugar, desarrollar estrategias prácticas que permitan mitigar la extinción de las poblaciones y especies como consecuencia de dicho impacto. Desde su comienzo, esta disciplina ha estado ligada a las ideas evolucionistas: ha estimulado debates sobre qué especies merecen priorizarse en programas de conservación o si deben conservarse no sólo las especies, sino también el potencial evolutivo que les permitirá enfrentarse a futuros retos ambientales. Por ejemplo, existe cierta controversia sobre si los parques naturales deben establecerse para conservar los hábitats clásicos: selva tropical, sabanas, etc., o si es preferible que se sitúen en zonas de transición entre hábitats que son críticas para generar nuevos procesos de especiación.

Las poblaciones están sometidas a múltiples cambios ambientales tanto de tipo físico (clima, salinidad, etc.) como bióticos (acción de predadores o patógenos), por lo que una población nunca está adaptada de forma permanente. Como señaló el biólogo evolutivo L. Van Valen con su hipótesis de la Reina Roja, en honor al personaje de Lewis Carroll que en *Alicia a través del espejo* debía correr todo lo que podía para permanecer siempre en el mismo sitio, para que las especies se mantengan adaptadas a un entorno cambiante han de coevolucionar a la par que el resto. Si los cambios ambientales son poco frecuentes o de poca intensidad, la acción de la selección natural tenderá a favorecer la adaptación a estas nuevas condiciones y la población permanecerá adaptada la mayor parte del tiempo. Si los cambios son más frecuentes o más drásticos, la población estará poco adaptada casi siempre. Por ello, si estos cambios drásticos se prolongan durante mucho tiempo, un buen número de especies se extinguirán como ha ocurrido, por ejemplo, durante las glaciaciones. Investigadores en biología evolutiva tratan de desarrollar modelos y de hacer experimentos que permitan evaluar aquellos factores que condicionan la adaptación y éstos, siguiendo la lógica darwiniana, estarán relacionados tanto con la generación de nueva variabilidad genética (tasas de mutación de genes deletéreos y beneficiosos) como con la frecuencia y magnitud del cambio ambiental. Como consecuencia, no todas las poblaciones o especies tienen la misma probabilidad de acabar extinguiéndose.

La vulnerabilidad a la extinción es mayor si el censo poblacional es bajo, si el hábitat es muy especializado, o si el tamaño corporal es grande y la tasa reproductiva baja.

La acción del hombre al transformar el ambiente por medio de las actividades agrícolas y, sobre todo, de las industriales, está contribuyendo de manera notable a incrementar las dificultades que encuentran las especies para mantenerse adaptadas, creando una serie de fuertes perturbaciones ambientales a las que las poblaciones naturales deben adaptarse para no verse abocadas a la extinción. Se calcula que las tasas actuales de extinción son de 100 a 1000 veces mayores que las que se observan en el registro fósil. El antes controvertido sociobiólogo y hoy reconocido biólogo conservacionista E. O. Wilson ha agrupado las cinco causas principales implicadas hoy en día en la extinción de las especies bajo el acrónimo de HIPPO (letras iniciales, en inglés, de dichas causas). La primera es la destrucción del hábitat (*Habitat destruction*) debida a la modificación de hábitats únicos ocupados por muchas especies endémicas. Al cambiar el hábitat, muchas especies especializadas en el hábitat previo no pueden adaptarse al nuevo y se ven abocadas a la migración o a la extinción. Asimismo, la destrucción y fragmentación del hábitat es una amenaza especialmente grave; en Hawái, por ejemplo, los bosques han sido talados en sus tres cuartas partes. La segunda amenaza surge de la introducción de especies predatoras exóticas (*Invasive species*) que ha sido responsable de la extinción de miles de especies en islas al no disponer de refugios efectivos, y también de la introducción de patógenos para los que las especies locales no estaban preparadas inmunológicamente. La contaminación (*Polution*) es la tercera causa que afecta tanto a las aguas dulces y saladas como al propio suelo. La cuarta es el incremento de la población humana (*Population*) cuyo número es cuatro órdenes de magnitud mayor que la media de las restantes especies de mamíferos de un tamaño corporal similar, y lo mismo puede decirse de su consumo energético y de su biomasa. Por último, la sobreexplotación (*Overharvesting*) es quizás la causa cuyas consecuencias se han estudiado más en detalle. Las pesquerías comerciales, por ejemplo, normalmente capturan peces de un tamaño lo bastante grande como para que hayan alcanzado la madurez sexual, por lo que imponen una presión de selección a favor de una madurez sexual más temprana y de un menor tamaño

corporal, incluso a expensas de una disminución de la fecundidad. Esto es justamente lo que se ha documentado en las pesquerías del bacalao canadiense en los años previos a su colapso en los años 90.

De las muchas alteraciones producidas por las actividades humanas, tales como la desertificación, la salinización del agua dulce o la lluvia ácida, el principal reto de cara al futuro quizás sea combatir el impacto del cambio climático que, por afectar a todos los seres vivos, es el que ha generado mayor preocupación. Uno de los fenómenos asociados al cambio climático es el aumento de la concentración de CO₂ atmosférico que está ocurriendo a una tasa al parecer sin precedentes, lo que contribuye a incrementar el efecto invernadero, esto es, la capacidad de retención de las emisiones de radiación infrarroja que emite nuestro planeta, con un previsible aumento de la temperatura, de la acidificación del suelo y de las catástrofes naturales. El cambio climático, por su amplio efecto global, puede conducir a que las especies se enfrenten a nuevos desafíos tanto bióticos (temperatura, humedad, luz, nutrientes) como abióticos (competidores, predadores). “Huellas” de esta respuesta al cambio climático pueden apreciarse en nuestro hemisferio: en la expansión hacia el Norte de muchas especies, en el adelanto temporal de la migración y la reproducción y en el retraso de la migración y de la hibernación en otoño.

El conocimiento del proceso evolutivo se ha incorporado en los planes de conservación de varias formas. Por ejemplo, al priorizar la conservación de aquellas especies más importantes desde el punto de vista evolutivo, bien porque representan la mayor parte de la diversidad genética o porque son el resultado de un largo periodo de evolución independiente. También ha influido en la búsqueda de aquellas especies o variedades próximas a las plantas cultivadas que pudieran contener genes potencialmente útiles para su transferencia a estas últimas. De la misma forma, los estudios sobre cómo las plantas silvestres se adaptan a suelos degradados o contaminados bajo la acción de la selección natural pueden servir para diseñar estrategias de restauración del suelo. Los metales pesados tales como el cobre, el zinc o el níquel, son tóxicos para las plantas. Sin embargo, ciertas poblaciones de algunas especies cuyo hábitat está situado en regiones mineras se han hecho tolerantes a los metales en tiempos históricos (los últimos 100 a 700 años) y,

hoy en día, se utilizan para repoblar zonas degradadas y eliminar metales de suelos contaminados.

La denominada biorremediación es el proceso que se ocupa de la utilización de sistemas biológicos, especialmente plantas y bacterias, para limpiar el hábitat de vertidos y toxinas, tratar lodos y restaurar suelos degradados. El concepto surgió tras el vertido de petróleo del Exxon Valdez en la bahía de Prince William Sound en Alaska. El daño ambiental no fue irreparable sino que, al cabo de varias décadas, el crudo quedó asimilado al medio. La tecnología de biorremediación trata de colaborar con la naturaleza, que no siempre es capaz de superar por sí sola grandes desequilibrios, acelerando los procesos naturales que conducen a la destrucción de pesticidas, herbicidas, petróleo y sus hidrocarburos derivados, gasolina y metales pesados. Las bacterias pueden producir rupturas o cambios moleculares de tóxicos y contaminantes, generando compuestos de menor o ningún impacto ambiental. Estas degradaciones o modificaciones suceden usualmente en la naturaleza, sin embargo la velocidad a que ocurren es baja. Mediante una adecuada manipulación, estos sistemas biológicos pueden ser optimizados para aumentar la velocidad de cambio o degradación en lugares con una elevada concentración de contaminantes. La teoría evolutiva puede contribuir a la biorremediación, identificando especies o estirpes genéticas con las propiedades adecuadas e identificando las condiciones que favorecen la aparición y persistencia de organismos con propiedades deseables. No está claro, por ejemplo, si la capacidad de degradar contaminantes es una propiedad de algunas especies bacterianas o si ésta evoluciona de nuevo, en presencia de aquellos, por la acción de la selección actuando sobre nueva mutación.

En definitiva, la biología evolutiva está contribuyendo a la conservación, proporcionando información sobre las áreas naturales prioritarias para la conservación, identificando las regiones con especies endémicas mayoritarias, estableciendo los límites de sobreexplotación en caza y pesca e identificando el tráfico y consumo ilegal de especies en peligro, monitorizando y gestionando las poblaciones de censo pequeño para evitar la depresión consanguínea y reduciendo la contaminación y el calentamiento global.

AGRICULTURA Y RECURSOS NATURALES

Tanto en *The Origin of Species by Means of Natural Selection* como en su trabajo posterior *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, Darwin puso de manifiesto que la selección natural es un proceso comparable al de selección artificial que el hombre aplica a las plantas y animales domésticos. Darwin reflexionó sobre la potencialidad de la selección natural comparándola con los grandes efectos que han conseguido los seres humanos con la selección artificial. Era consciente de que la selección artificial no lograba su efecto de golpe, sino por acumulación gradual de cambios mediante apareamientos selectivos en una misma dirección. Aunque la similitud entre ambos tipos de selección es visible, hay también importantes diferencias. La selección artificial está guiada por un seleccionador que impone el criterio deseado, sea producción de leche, tamaño del fruto, etc., y mantiene este objetivo durante las generaciones sucesivas. En la selección natural no hay un seleccionador, sólo hay individuos que se reproducen diferencialmente: unos dejan más hijos y otros menos. Esto depende de las circunstancias ambientales que pueden ser cambiantes en cada generación: temperatura, patógenos, etc. El proceso no tiene un objetivo ni una finalidad. En palabras de Darwin “Man selects only for his own good; nature only for that of the being which she tends (El hombre sólo selecciona en su propio beneficio; la naturaleza sólo en el del ser que está a su cuidado)”.

Durante más de un millón de años nuestros antepasados fueron cazadores-recolectores, alimentándose de plantas y animales silvestres que recogían y cazaban. Sin embargo, hace entre 5,000 y 10,000 años, ocurrió un cambio trascendental del modo de vida en al menos seis regiones del globo, en las que de forma independiente se domesticaron un cierto número de especies de plantas y animales. Este hecho, denominado la revolución neolítica, que ha sido objeto de consideración tanto por parte de biólogos como de arqueólogos, marcó un hito en la historia no sólo del ser humano, sino del ecosistema en su conjunto.

No está claro si estas dos actividades surgieron al mismo tiempo o si una precedió a la otra, ni tampoco cuál fue la primera. No obstante, parece claro que el proceso no comenzó en un sólo sitio desde el que luego se difundió a

otros, sino que apareció en diferentes lugares de manera independiente y que siguieron diferentes modelos en su implantación. Unos grupos humanos pudieron seguir un proceso de revolución neolítica agraria, otros grupos la ganadera y otros mixta.

El descubrimiento de la agricultura posiblemente comenzó con la utilización de cereales silvestres en la región del Próximo Oriente. En los lugares en que la vegetación era destruida aparecían con mayor facilidad dichos cereales, sobre todo si esas zonas estaban cerca de los asentamientos humanos y eran abonados con los excrementos. Por su alto rendimiento, eran recolectados, pero sólo se puede hablar de agricultura cuando una parte de lo recolectado se siembre de nuevo para obtener una mayor producción. Los cereales más difundidos, por su alta productividad y por ser *panificables*, fueron: el trigo, la cebada y el maíz, este último originario de América. Los sistemas de cultivo serían los de roza y fuego, para despejar las áreas cultivables de otras plantas competidoras.

Hoy en día hay muchos tipos de trigo, siendo los más comunes el trigo común (*Triticum aestivum*), empleado en la fabricación del pan, y el trigo duro (*Triticum turgidum ssp. durum*), utilizado sobre todo en la fabricación de pasta. De acuerdo con los datos genéticos, el origen del trigo moderno se localiza en las montañas Karacadag en el sudeste de Turquía en donde, hace unos 10,000 años, comenzó la revolución neolítica. El resto arqueológico de trigo más antiguo encontrado, hace unos 9600 años, ha sido en Abu Hurey (Siria). La principal diferencia entre las formas silvestres de trigo y las domesticadas es que estas últimas tienen las semillas más grandes y un raquis que no es quebradizo. Cuando el trigo silvestre madura, el raquis –el tallo que mantiene las espiguillas juntas- se rompe de forma que las semillas se dispersan. Pero ese rasgo, que es adaptativo para la planta en su hábitat natural, no lo es para los humanos que prefieren esperar a que el grano madure y entonces cosecharlo, de forma que impusieron selección artificial para que el raquis no se rompiera.

Hoy en día, el arroz (*Oryza*) alimenta a la mitad de la población mundial aportando aproximadamente el 20 por ciento del total de calorías consumidas. De acuerdo con los datos moleculares, la especie silvestre (*Oryza sativa*) sufrió al menos dos procesos de domesticación, derivándose de ella *Oryza sativa*

japonica, desarrollada en el valle del río Yangtsé de China hace unos 9.000-10.000 años, y *Oryza sativa indica*, desarrollada en el Este de la India o en Indonesia. Más recientemente, hace 800-1500 años, otra especie (*Oryza glabberina*) fue objeto de domesticación en el oeste de África.

La domesticación de los animales se inició a partir de la experiencia adquirida en la caza. En un primer momento se limitaría a un control de determinados animales, protegiéndolos de depredadores y cazándolos selectivamente. Más tarde se custodiarían estos animales en cautividad, para lo que se capturarían cierto número de ellos y se guardarían en corrales. Pero sólo se podrá hablar de ganadería cuando se comience a criar al animal controlando su reproducción y proporcionándoles cuidado durante el invierno, para lo que hay que conocer sus necesidades tanto alimenticias como reproductivas.

La domesticación de plantas y animales ha sido uno de los acontecimientos más importantes de la historia de la humanidad porque aumentó la cantidad de alimento disponible y, en consecuencia, permitió el crecimiento de la población y su capacidad de expandirse a nuevos hábitats e influyó también en el desarrollo cultural. La domesticación de animales supuso que las poblaciones humanas las seleccionasen de forma más o menos inconsciente a favor de una menor agresividad, una más temprana madurez sexual y una mayor tolerancia a vivir en lugares confinados. Estos procesos condujeron a cambios, tanto en los caracteres seleccionados directamente como en otros caracteres correlacionados. Por ejemplo, de acuerdo con el biólogo y biogeógrafo evolutivo J. Diamond, la selección de gallinas aumentó su tamaño corporal, mientras que la del ganado redujo tanto el tamaño del cerebro como el de los dientes.

Aunque la domesticación normalmente se define como un proceso en el que los animales se adaptan al ser humano y a su ambiente, también puede considerarse como un proceso de coevolución genética y cultural en paralelo. La importancia de este proceso es manifiesta, por ejemplo, en la evolución conjunta del vacuno lechero y del consumo de leche. En mamíferos, la leche tiene poco valor nutritivo para los adultos dado que la enzima humana lactasa, necesaria para transformar la lactosa en galactosa y glucosa, deja de funcionar a partir del destete manifestándose, a continuación, una intolerancia a la

lactosa. Sin embargo, aproximadamente un 30% de las personas adultas es actualmente tolerante a la lactosa y este porcentaje es más alto en las poblaciones del Norte y Oeste de Europa donde la leche es una fuente importante de calcio, vitamina D y proteína. Es decir, la intolerancia a la lactosa fue la condición normal de las poblaciones humanas ancestrales, pero una mutación relativamente reciente del gen lactasa que afecta a su regulación y permite que se siga produciendo después de la lactancia, capacitó a los individuos adultos para digerir la lactosa y fue favorecida por la selección natural en aquellas poblaciones que criaban vacuno lechero.

Las primeras especies domesticadas fueron el perro, la oveja y la cabra, y las últimas algunos peces como el salmón. El primo de Darwin, Francis Galton se preguntó porqué de las más de 150 especies de grandes mamíferos herbívoros y omnívoros solo una docena han sufrido un proceso de domesticación. La pregunta continúa intrigando a los investigadores. Diamond cree que son las características específicas de algunas de las especies candidatas las que lo justifican. Algunas por poseer hábitos alimenticios muy especializados (comedores de hormigas, por ejemplo) que difícilmente pueden proporcionar los humanos. Otras por tener un crecimiento lento asociado a un largo intervalo generacional (elefante), un carácter agresivo (oso gris), un rechazo a la vida en cautividad (chita), una ausencia de respeto a la jerarquía (antílope) o una tendencia al pánico en confinamiento (gacela). Como curiosidad se cuenta que durante varios siglos (al menos desde el siglo XVII) los criadores europeos de caballos han tratado de domesticar a las cebras aunque finalmente han tenido que desistir porque éstas tienen el incurable vicio de morder al cuidador y no soltarlo (parece que causan más heridas que los tigres a los cuidadores de zoos) y, además, porque tienen una visión periférica mejor que la de los caballos, por lo que ponerles el lazo es tarea casi imposible.

Darwin fue el primero en percatarse de que muchas de las especies domesticadas han sufrido cambios similares durante el proceso de domesticación: aparición de variedades gigantes y enanas, del color pío, de la despigmentación, del pelo rizado, de las orejas caídas y de la madurez sexual temprana. Muchas de ellas parecen asociadas a lo que se denomina pedomorfosis o retención de características juveniles en los adultos, lo que ha llevado a pensar que quizás el proceso de domesticación pudiese ser el

resultado de cambios en un número pequeño de genes relacionados con el desarrollo. En los años 50 del siglo pasado, un investigador ruso, D. Belyaev, inició un experimento de selección artificial para incrementar la mansedumbre en el zorro plateado. Pensaba que aunque la domesticación está asociada a cambios en muchos caracteres, morfológicos, fisiológicos o de comportamiento, si se seleccionaba para un carácter importante probablemente se produciría una respuesta correlacionada para los demás. Belyaev midió la mansedumbre por la capacidad de los adultos jóvenes, sexualmente maduros, de comportarse de una manera amistosa con sus criadores, meneando la cola y gimoteando. Tras 40 años de selección, el 70-80% de la población seleccionada aceptaba el contacto humano, a menudo lamiendo a los criadores como los perros. Como se pensaba, aparecieron cambios adicionales como el color pío, las orejas caídas y el acortamiento de cola y hocico. También ocurrieron cambios fisiológicos paralelos, como un aumento más tardío del nivel de colesterol y una menor respuesta al estrés.

Otro largo debate, se ha centrado en averiguar si los animales domésticos son el resultado de un único proceso de domesticación en una determinada área geográfica o si han ocurrido múltiples procesos de domesticación en diferentes regiones geográficas. Aunque la amplia distribución de los mamíferos en Eurasia, desde Portugal a China, sugiere que ha habido varios procesos de domesticación independientes, la confirmación de este hecho se ha logrado mediante el análisis de los datos de la genética molecular. El ADN mitocondrial se ha revelado especialmente útil para estos estudios. Por ejemplo, es bien sabido que el vacuno se clasifica en dos tipos, el cebuino (*Bos indicus*) que habita en Eurasia y el taurino (*Bos taurus*) de Europa y África del Norte y Oeste. Los dos grupos son muy diferentes con respecto al ADN mitocondrial, lo que indica probablemente que se trata de dos eventos diferentes de domesticación a partir de dos subespecies del uro (*Bos primigenius*). En cerdos este tipo de estudios indican que probablemente la domesticación ha ocurrido en Eurasia de forma independiente hasta siete veces. Algo parecido debió pasar con los perros con varios sucesos de domesticación a partir de los lobos. En el caso de los caballos, los procesos de domesticación han sido también múltiples en el tiempo y en el espacio, siendo quizás lo más llamativo en este caso la contribución asimétrica de los dos

sexos: las razas actuales se han formado a partir de un número relativamente pequeño de machos y, por el contrario, un notable número de hembras.

En general los mejoradores están más interesados en predecir los resultados que se obtendrán a corto y medio plazo como consecuencia de sus decisiones con respecto a la selección y a la conservación, mientras que los biólogos evolutivos lo están en aquellos cambios que ya han ocurrido, algunos de los cuales tienen una larga historia. Sin embargo, los mecanismos actuantes son los mismos: los cambios de las frecuencias génicas como consecuencia de la acción de fuerzas selectivas direccionales (artificiales o naturales) y de procesos aleatorios (deriva genética). La relación entre mejora y evolución ha sido tan estrecha que no resulta posible distinguir entre los avances de la teoría evolutiva que han contribuido a los avances de la mejora genética y viceversa. Ambas han mantenido una relación mutuamente beneficiosa durante más de un siglo. Baste decir que dos de los fundadores de la denominada teoría sintética neodarwinista, R. Fisher y S. Wright, se consideran también iniciadores de la teoría actual de la mejora genética. Mecanismos que se emplean hoy en día en mejora parecen haber desempeñado un papel muy importante en las grandes transiciones evolutivas, como son la transferencia de material genético entre especies o la asociación simbiótica de distintos organismos para formar superorganismos. A veces, aspectos bien conocidos de la genética evolutiva como, por ejemplo, la necesidad de variabilidad genética para el éxito de una población a largo plazo, se han puesto de manifiesto, de forma catastrófica, en algunas experiencias agronómicas. A finales de los años 60 del siglo XX, más del 85% de las semillas de maíz sembradas en EEUU estaban fijadas para un factor que suprime el desarrollo de las flores masculinas, lo que favorece la producción de híbridos. Sin embargo, como una consecuencia no prevista de la presencia de este factor era el aumento de la susceptibilidad de las plantas al ataque de una estirpe de un hongo, lo que ocasionó una pérdida de más de mil millones de dólares en el año 1970. Para evitar estas consecuencias de la pérdida de variabilidad que acompaña a muchas estrategias de mejora, se potenció la creación de bancos de germoplasma donde se conservan variedades y especies silvestres relacionadas con las especies comerciales, pero resistentes a enfermedades y a factores ambientales como la salinidad y la sequía.

Las predicciones de la teoría evolutiva sirven para conocer la respuesta a la selección causada por algunas actividades del hombre. Las plagas de insectos ocasionan ingentes pérdidas económicas, hecho que se ve agravado porque las plagas desarrollan resistencia a los insecticidas y herbicidas lo que no solo aumenta los costes sino la cantidad de estos productos vertidos en el campo. Más de 500 especies de insectos han desarrollado resistencia a insecticidas en los últimos 50 años, algunas de ellas a todos los conocidos. En ocasiones, pueden proponerse recomendaciones para combinar métodos químicos y biológicos de control de plagas que eviten su adaptación a los pesticidas. Los métodos biológicos requieren la identificación de la nueva plaga, su región de origen y sus enemigos naturales, para lo que se utilizan los métodos taxonómicos de la biología evolutiva. También es importante localizar especies o variedades próximas que sean portadoras de genes de resistencia a estas plagas que puedan introducirse, mediante cruzamientos, en las especies comerciales.

MEDICINA EVOLUCIONISTA.

Con el sugerente título *El amanecer de la medicina darwinista*, el biólogo G. C. Williams y el psiquiatra R. M. Ness publicaron un artículo en 1991 que suele considerarse como la publicación fundacional de esa materia. Hay que aclarar que, obviamente, esta disciplina es quizá irrelevante para ciertas prácticas médicas como la cirugía, pero es muy relevante para otras muchas, como la administración de vacunas y antibióticos, el tratamiento de la obesidad y la diabetes o el origen y la epidemiología de las enfermedades infecciosas. La idea central de la medicina evolucionista es que los seres humanos son una especie animal más, resultado de un proceso evolutivo como cualquier otra. No nos encontramos al margen de la naturaleza. Como tales, estamos expuestos al mismo tipo de fenómenos, incluyendo la selección natural y otros mecanismos evolutivos. La medicina evolucionista trata de entender el origen de las enfermedades, por qué siguen existiendo algunas de ellas y cómo podemos mejorar la lucha en su contra, usando principios de la teoría evolutiva. Se trata de lograr una mejor comprensión de los problemas de salud en la esperanza de que eso pueda ayudarnos a resolverlos con mayor eficacia.

Hay una preocupación creciente por la emergencia de nuevas enfermedades y la biología evolutiva puede ayudarnos a comprender estos procesos, anticipar su posible ocurrencia y proporcionar recomendaciones que minimicen los riesgos. Por ejemplo, las estirpes virulentas H5N1 y H7N7 de gripe aviar ¿adquirirán la capacidad de infectar a poblaciones humanas? Parece ser que, como han puesto de manifiesto los métodos filogenéticos, esto es lo que ocurrió cuando la devastadora gripe española causó la muerte de 50 a 100 millones de personas en todo el mundo entre 1918 y 1919. Curiosamente, aunque la enfermedad apareció en EEUU, los aliados de la primera guerra mundial la llamaron española porque la pandemia recibió una mayor atención de la prensa en España que en el resto del mundo, ya que nuestro país no intervino en la guerra y, por tanto, no se censuró la información sobre la enfermedad y sus consecuencias. De ahí que, pese a ser un problema internacional, se le diera este nombre, ya que parecía en las informaciones de la época que España, en donde fallecieron 300.000 personas, era la única afectada.

La selección favorecerá la mayor o menor virulencia de un patógeno dependiendo de las circunstancias. El biólogo evolutivo P. W. Ewald, experto en enfermedades infecciosas, ha mostrado que si la red pública de distribución de agua está contaminada con heces de enfermos, la selección tenderá a aumentar la virulencia de la bacteria causante del cólera, ya que cuanto mayor sea la incidencia de la diarrea mayor será la diseminación del patógeno, aunque ello implique la muerte rápida del enfermo. Sin embargo, al mejorar la higiene, tienden a seleccionarse las variantes menos virulentas, ya que la diseminación del patógeno será mayor cuando está causada por enfermos menos afectados que son capaces de contagiar a otros durante más tiempo. Este efecto de las medidas sanitarias se ha detectado también al estudiar la evolución de la virulencia del SIDA. La utilización de agujas limpias y medios profilácticos favorecerán a las estirpes menos virulentas, ya que sólo éstas dejarán tiempo suficiente al enfermo para transmitir la enfermedad. Una de las propiedades del virus del SIDA es su capacidad de evolucionar rápidamente, lo que dificulta las posibilidades de curar la enfermedad o de crear una vacuna, pero también puede ayudarnos a seleccionar cepas menos agresivas.

Otro campo donde las técnicas de investigación evolutiva ha resultado ser de particular utilidad es el de la medicina legal. Los métodos estadísticos desarrollados para establecer filogenias a partir de datos moleculares se han utilizado más de una vez en casos judiciales para determinar la responsabilidad de un individuo a la hora de transmitir una enfermedad. Un ejemplo muy sensacional en su momento, fue el juicio celebrado en 1994 contra un médico acusado de haber inyectado a su antigua novia con una mezcla de sangres que contenía los virus del SIDA y de la hepatitis C. Los análisis filogenéticos mostraron que los virus procedían de la sangre de pacientes a los que el médico tenía acceso y éste fue condenado a 50 años de prisión.

La medicina darwinista también puede orientarnos sobre el modo de utilizar los medicamentos. Si comprendemos cómo opera la evolución, podremos evitar que surja la resistencia a antibióticos o, por lo menos, disminuir la velocidad de su aparición. El desarrollo de antibióticos cada vez más potentes ha supuesto uno de los mayores éxitos en la lucha contra la infección, hasta el punto de hacernos pensar que las enfermedades infecciosas, en cierto modo, habían pasado a la historia. Sin embargo, esta creencia era, sin duda, optimista en exceso. Debemos utilizar los antibióticos de una manera inteligente. Si usamos un antibiótico en particular y no lo hacemos con cuidado, estamos induciendo una selección natural en el patógeno, seleccionando la resistencia. Cuanto más se utilice un nuevo antibiótico más rápidamente se incrementarán en número las bacterias que sean resistentes al mismo, favorecidas por la desaparición de las cepas no resistentes. Además, se ha descubierto recientemente que un medio hostil –por ejemplo, al que se añaden antibióticos- facilita un aumento de la tasa de mutación bacteriana, como consecuencia de un peor funcionamiento de los sistemas enzimáticos encargados de la duplicación y la reparación del ADN. Esto incrementa la probabilidad de que surja una mutación que genere resistencia a los mismos. Por otra parte, las bacterias son capaces de recibir información genética procedente de otras, lo cual también favorece la propagación de mutaciones y, por tanto, una mayor velocidad de cambio evolutivo.

Gracias a esta enorme capacidad de evolución de las bacterias, la selección natural ha conseguido que, en muy poco tiempo, aparezcan cepas

bacterianas resistentes a los distintos antibióticos que se fabrican. Hace unos años, por ejemplo, aparecieron en la ciudad de Nueva York cepas del bacilo de Koch, causante de la tuberculosis, que eran resistentes a los tres principales tipos de antibióticos que se utilizan para combatir esta enfermedad. Esto ocasiona que el pronóstico para los infectados con estas cepas resistentes no sea mucho mejor hoy que hace un siglo. Algo parecido está ocurriendo con cepas bacterianas de *Staphylococcus aureus*, que siembran el pánico en las unidades hospitalarias de cuidados intensivos por su capacidad para infectar las heridas quirúrgicas tras las operaciones, o con cepas de la bacteria *Pseudomona aeruginosa*, que se han hecho tan resistentes que cuando afectan a pacientes con afecciones respiratorias graves no existe un tratamiento terapéutico eficaz. Si queremos evitar que la aparición de resistencias termine por hacer inútiles los antibióticos no sólo debemos seguir desarrollando otros nuevos, sino también investigar cómo deben ser utilizados por la población para evitar que se propaguen con rapidez las cepas resistentes. Especial vigilancia se debe procurar en los hospitales, que se han convertido en un medio óptimo para seleccionar resistencias. Algunos datos reflejan que un porcentaje cada vez mayor de muertes hospitalarias se producen porque el enfermo, bajo de defensas, contrae al ingresar una infección nueva que termina con su vida.

La obesidad es una de las denominadas enfermedades de la civilización. Obviamente, los factores que producen obesidad son tanto de tipo genético como ambiental. Sin embargo, es interesante preguntarnos porqué la selección natural no nos ha adaptado a comer moderadamente. Una razón posible es que la selección natural promueve la adaptación al ambiente específico en que dicha selección actúa. El organismo humano está básicamente adaptado a la forma de vida que caracterizó a nuestros antepasados en los últimos dos millones de años. En el paleolítico, la selección natural favoreció a los mecanismos reguladores del apetito adecuados para sobrevivir durante las frecuentes hambrunas. Aquellos individuos con más apetito, mayor capacidad para acumular grasas y avidez por los azúcares en épocas de bonanza, se verían favorecidos. Sin embargo, en las sociedades industriales estos alimentos se ofertan en cantidades ilimitadas y la selección natural no ha tenido tiempo para adaptar nuestro organismo a las nuevas circunstancias. También

es plausible que las dietas muy hipocalóricas puedan activar los mecanismos de regulación del apetito adaptados a las épocas de hambruna, lo que se traduciría en un incremento de la voracidad conducente a un sobrepeso todavía mayor cuando cesa el periodo de dieta. Algo parecido ocurre con los mecanismos reguladores del consumo de sodio que están adaptados a un ambiente ancestral muy pobre en cloruro sódico, en el que se producía una ingesta promedio de unos 600 mg/día. En los tiempos actuales, el consumo promedio se ha incrementado hasta unos 4000 mg/día que toleramos con agrado, a pesar de las repercusiones negativas que tiene para la salud por su incidencia sobre la hipertensión y la acumulación de cálculos en los riñones.

Otro aspecto destacado de la aplicación del pensamiento evolutivo a la práctica médica ha sido el cambio introducido en la consideración de determinados trastornos que, hasta hace unos años, eran percibidos como enfermedades o como síntomas asociados a las mismas, y que ahora se interpretan como mecanismos defensivos. Por ejemplo, una persona de piel clara afectada de neumonía experimentará pronto dos signos de la enfermedad: se le oscurecerá la piel y tendrá una tos profunda. Ambas manifestaciones tienen un significado bien diferente: la primera es consecuencia de una deficiencia mientras que la segunda es una defensa. La neumonía disminuye el oxígeno en la sangre, razón por la cual la hemoglobina se vuelve más oscura y la piel clara adquiere un tono azulado. Este resultado no es una respuesta programada, es una consecuencia fortuita sin ninguna utilidad para el enfermo. Por el contrario, la tos es un mecanismo de defensa destinado a expulsar material extraño de los conductos respiratorios, incluyendo las bacterias patógenas que causan la enfermedad. La tos, por tanto, es una respuesta coordinada de nuestro cuerpo, programada por la selección natural, que se activa ante la presencia de determinadas señales que se asocian con una amenaza. Algo parecido sucede con la fiebre, el dolor, los estornudos, los vómitos, la diarrea, la inflamación o la ansiedad: todos son, en primer lugar, mecanismos de defensa, aunque indudablemente produzcan molestias a los que los padecen. La práctica médica habitual que trata de aliviar esos trastornos puede, en ocasiones, ser contraproducente, porque disminuye nuestra capacidad defensiva y el remedio termina siendo peor que la enfermedad. Por ejemplo, la fiebre favorece la lucha contra los patógenos. En

una enfermedad vírica como la gripe, que no puede combatirse con antibióticos, un uso excesivo de antipiréticos que mantengan la temperatura corporal por debajo de lo necesario, facilitará la propagación del virus y una remisión más lenta de la enfermedad. No obstante, no se trata de abogar sin más por los estados febriles, ya que cuando la fiebre es alta lo más adecuado es combatirla, ya que se produce un desgaste energético importante, se pueden dañar los tejidos e, incluso, producir la muerte del individuo. Se trata de alcanzar un equilibrio entre el mantenimiento de las defensas y la disminución de los inconvenientes que éstas ocasionan.

Los vómitos y la diarrea son también mecanismos de defensa que nos ayudan a expulsar las toxinas y los microorganismos presentes en alimentos en mal estado. Hace unos años, la bióloga M. Profet sugirió como hipótesis que las náuseas y vómitos que acompañan a las primeras etapas del embarazo podían estar relacionados con un mecanismo de defensa que trataría de proteger al feto de la ingesta de toxinas por parte de la madre en las primeras etapas del desarrollo fetal, cuando comienza la diferenciación celular y la formación de los tejidos. Si esto es así, la madre debería extremar el cuidado de su alimentación en ese periodo, procurando evitar aquellos alimentos por los que sienta rechazo. Por motivos similares, debemos evitar, cuando estamos aquejados de diarrea, la ingesta inmediata de sustancias antidiarreicas, ya que éstas pueden impedir la eliminación de los patógenos de las heces y, como consecuencia, prolongar la enfermedad. Lo mismo puede decirse de la necesidad de utilizar con precaución medicamentos de carácter antitusígeno, antiinflamatorio, analgésico o ansiolítico, procurando encontrar un equilibrio entre el alivio de esas molestias y la defensa eficaz del organismo.

Uno de los deseos recurrentes del ser humano se plasma en el sueño de alcanzar la inmortalidad. La idea de la eterna juventud se ha convertido en un mito. Los esfuerzos infructuosos de los seres humanos por vencer al envejecimiento han sido constantes a lo largo de la historia y han sido motivo de inspiración de algunas de las mejores páginas de la literatura. El conquistador castellano Juan Ponce de León descubrió La Florida, según la leyenda, en busca de una fuente de la eterna juventud que regenerara su alicaída potencia sexual. A pesar de lo mucho que ha avanzado la medicina, la vejez, la senescencia, el implacable proceso de deterioro corporal a edades

avanzadas, se comporta hasta el momento como una *enfermedad* ciertamente incurable. Es verdad que la esperanza media de vida se ha duplicado en los países desarrollados, de manera que la mitad de los nacidos continuarán vivos al cumplir 80 años, pero este incremento no se ha producido con respecto a la duración máxima de la vida, que difícilmente se prorrogará en ningún caso más allá de los 115 años. Podemos preguntarnos ¿por qué envejecemos? Un enfoque evolucionista puede ayudarnos a comprender mejor este fenómeno, que sin duda no es un problema banal. Los seres vivos, al contrario que las máquinas que fabricamos los humanos, pueden luchar contra el envejecimiento, contra el desgaste por el uso, gracias a que son sistemas abiertos en los que los materiales están continuamente renovándose. Una persona vieja lo es, en principio, porque es menos eficiente en ese proceso de renovación.

Si la senescencia deteriora nuestra salud, ¿por qué no ha sido eliminada por la selección natural? No es impensable un organismo que fuese capaz de mantener la capacidad de regenerarse de forma permanente, de manera que, hasta que una causa accidental terminase con su vida, viviese sin envejecer. De hecho hay plantas que se reproducen de forma clonal que pueden vivir como tales clones durante miles de años. Lo mismo puede decirse de las bacterias, que cada vez que se dividen comienzan una nueva generación sin síntomas de envejecimiento. Varias han sido las hipótesis que la biología evolutiva ha propuesto para explicar la senescencia, de las que destacaremos las dos de mayor acogida. La primera se debe a G. C. Williams, que propuso que la senescencia surge como consecuencia de los efectos desfavorables a edades tardías de genes que son favorables a edades tempranas. Por ejemplo, si un gen incrementa la producción de testosterona en los individuos jóvenes, aumentando así el impulso o la atracción sexuales, puede verse favorecido por la selección aunque, en una edad más tardía, incremente la probabilidad de desarrollar cáncer de próstata o produzca un deterioro de otro tipo. La segunda la propuso, en primer término, J. B. S. Haldane, uno de los padres de la síntesis neodarwinista, y la completaron el premio Nóbel de medicina P. Medawar y el eminente biólogo evolutivo W. Hamilton. Esta teoría defiende que la selección natural es poco eficaz para eliminar aquellos genes que disminuyen la eficacia reproductiva de los individuos siempre que sus efectos

se manifiesten a edad tardía, cuando la probabilidad de dejar descendencia es realmente baja. El ejemplo clásico es la enfermedad de Huntington caracterizada por una degeneración nerviosa irreversible que aparece hacia los 40 años, de manera que para entonces el individuo ya ha tenido la oportunidad de reproducirse y de transmitir la enfermedad que, por término medio, se manifestará en la mitad de sus hijos. Nótese que aunque no haya envejecimiento, la probabilidad *a priori* de que un individuo muera por cualquier causa, es mayor cuanto mayor sea su edad. Parece, pues, inevitable, que los genes que expresen sus efectos negativos más tardíamente estarán sometidos a una acción más débil de la selección natural, que dará origen a un cierto nivel de senescencia. Pero, una vez iniciado ese proceso, el valor reproductivo del individuo disminuirá con la edad y, de esta manera, la selección no podrá evitar que se acumulen más genes deletéreos con efectos tardíos, disminuyendo de nuevo el valor reproductivo y así de manera continuada. Nótese que las dos teorías mencionadas no son mutuamente excluyentes.

BIOTECNOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DIRIGIDA

La ingeniería de proteínas es una rama relativamente reciente de la biotecnología, cuyo objetivo es, precisamente, crear nuevas proteínas, hechas “a medida” para beneficio de los humanos, con el fin de utilizarlas en procesos industriales, como la fabricación de medicamentos, etc. Se trata, bien de modificar determinadas enzimas ya existentes -un tipo especial de proteínas que actúan como catalizadores de las reacciones químicas- o bien de diseñar enzimas de *nov*o.

La evolución dirigida es un proceso biotecnológico cuyo objetivo es la obtención de variantes de proteínas de interés industrial. Se trata de una estrategia sencilla que funciona a imitación de lo que suponemos que ha ocurrido en la naturaleza. Un experimento típico comienza con la preparación de secuencias de genes que codifiquen proteínas relacionadas con la función de interés. La diversidad de estas secuencias aumenta induciendo mutaciones, mediante una técnica denominada PCR mutagénica (error-prone PCR), que consiste en crear muchas copias del gen pero cometiendo una determinada tasa de errores en cada copia, seguida de recombinación de fragmentos. Estas

secuencias de ADN son, luego, introducidas en algún microorganismo, normalmente una bacteria. Como es lógico, casi todas las nuevas secuencias serán inactivas, pero existen procedimientos de búsqueda para detectar aquellas que no lo son, aislando las pocas células transformadas que contienen secuencias codificantes para enzimas activas o proteínas funcionales. Dichos procedimientos suelen ser complejos y funcionan por tanteo: por ejemplo, a veces puede someterse a las bacterias portadoras de estas secuencias a la acción de la selección natural provocada por una variación de un agente ambiental (temperatura, pH,...) a la que no están adaptadas. Las secuencias de las bacterias que sobreviven son, más tarde, amplificadas y se repite el ciclo de mutagénesis, búsqueda y amplificación muchas veces, hasta que se encuentran las proteínas con la función o propiedad deseadas.

Uno de los desarrollos biotecnológicos más notables de los últimos años ha sido la transferencia de genes entre especies, mediante técnicas de ingeniería genética. De esta forma se han transferido a especies de plantas cultivadas genes de sus parientes silvestres. Los métodos de la biología evolutiva pueden ayudar a identificar aquellas especies silvestres que podrían proporcionar genes útiles. Las plantas transgénicas de maíz, soja y colza ocupan una extensión de cultivo cada vez mayor y sus beneficios pueden ser muy grandes. Uno de los primeros casos con éxito se produjo en 1996, con la producción de soja que contenía un transgén bacteriano que confería resistencia a un herbicida denominado glifosato, de forma que los campos de cultivo podían fumigarse con el herbicida y mantenerlos libres de malas hierbas sin que la soja se viese afectada. Otro ejemplo famoso se consiguió con la introducción en el maíz del gen Bt de la bacteria *Bacillus thuringensis*, gracias al cual la planta puede protegerse de un insecto, el taladro del maíz, que tiene efectos devastadores en esta especie, produciéndose la perforación del tubo digestivo de las larvas.

Otra área prometedora es la de la agricultura molecular, que pretende construir plantas transgénicas que produzcan fármacos y vacunas beneficiosos para la salud humana. Estas vacunas son económicas, fáciles de administrar mediante la ingestión de las correspondientes semillas y fáciles de transportar hasta áreas remotas. Todo ello las hace particularmente útiles en países en vías de desarrollo. Sin embargo, ya desde su comienzo, distintos sectores

sociales mostraron su preocupación por los riesgos que pudieran acarrear los organismos transgénicos. Algunos de estos riesgos, de confirmarse, son preocupantes. Uno de ellos es que el producto del transgén pudiera ocasionar reacciones alérgicas, otro es que los consumidores se vieran expuestos a niveles muy altos de herbicidas, ya que las plantas transgénicas los toleran sin problemas y los agricultores los usan de forma masiva. Por último, existe la preocupación de que los transgenes de las plantas cultivadas puedan transmitirse a las especies silvestres, que así podrían convertirse en malas hierbas más vigorosas. Los métodos filogenéticos pueden ayudar a identificar qué especies silvestres pueden hibridar con las plantas cultivadas, mientras que los métodos de la genética de poblaciones pueden utilizarse para estimar la eficacia biológica de los transgenes y sus posibilidades de flujo genético hacia las poblaciones naturales.

NATURALEZA HUMANA Y EVOLUCIÓN

Los métodos de la biología evolutiva se han utilizado para responder a cuestiones sobre el origen y la historia del hombre, el significado de la variabilidad genética y cultural humana y, en definitiva, el esclarecimiento de lo que es la naturaleza humana. Mientras que algunos de los estudios sobre estos temas son incuestionables, otros son controvertidos o sólo poseen el estatus de meras hipótesis de trabajo. Los estudios filogenéticos nos han enseñado que nuestros parientes vivos más próximos son las dos especies de chimpancés, hasta el punto de popularizarse la idea de J. Diamond de presentar a *Homo sapiens* como el tercer chimpancé. Los métodos de la genética de poblaciones nos permiten inferir nuestra historia desde que salimos de África. Como toda investigación histórica presenta el inconveniente de que no puede ser objeto de una aproximación experimental pero, sin embargo, puede investigarse su coherencia a partir de otro tipo de datos complementarios, como los que proceden de la evolución de los lenguajes y los datos arqueológicos relacionados con las grandes migraciones humanas. En el capítulo de D. Comas titulado *Genética evolutiva de las poblaciones humanas* en este mismo libro se tratan en detalle estas cuestiones.

Los estudios sobre variabilidad genética han permitido desmontar el concepto tradicional de raza aplicado al ser humano. La variabilidad existente en nuestra especie es notablemente menor que la que poseen otras con un hábitat más localizado que la nuestra como, por ejemplo, el chimpancé común. Esto supone que el concepto de raza en nuestra especie obedece más a factores históricos, sociales y culturales que al reflejo de diferencias genéticas significativas entre distintas poblaciones. Los genes implicados en esas diferencias son, en su mayor parte, responsables de rasgos fenotípicos bien visibles que en algunos casos, como el color más o menos oscuro de la piel, parecen haber sido objeto de procesos de selección natural, mientras que la evolución de otros atributos probablemente ha estado condicionada por efecto combinado de deriva genética, la influencia del grupo fundador y, también, por la tendencia de los seres humanos a aparearse de manera preferencial con individuos que comparten rasgos físicos y culturales similares con ellos.

Las preguntas sobre la naturaleza humana y la medida en que nuestro comportamiento depende de los genes y, por tanto, de nuestro pasado evolutivo, o bien de la sociedad en la que vivimos y de nuestra particular experiencia de aprendizaje, son importantes en las ciencias humanas y no pueden responderse sin un conocimiento de los principios evolutivos. En este libro, en nuestro capítulo titulado *Darwinismo y cultura*, se tratan con detalle estos asuntos. El concepto de evolución ha tenido y sigue teniendo una influencia considerable en el pensamiento moderno. Se han escrito innumerables libros sobre su influencia en psicología, antropología, filosofía, economía y política. Ha servido para justificar el capitalismo y el comunismo, el igualitarismo y el racismo. Nuestro deseo es que sirva también para optar por la sintonía y el equilibrio con la naturaleza y con los demás seres humanos, en lugar de fomentar el dominio sobre ambos.

No quisiéramos terminar este ensayo sin aclarar que la tendencia actual a destacar las virtudes prácticas del concepto de evolución no se puede entender bien sin relacionarla con la pujanza que posee el movimiento creacionista. Este movimiento surgió en los años 20 del siglo pasado en el sur de Estados Unidos, como una reacción de las regiones rurales contra lo que percibían como una pérdida de los valores religiosos y morales por parte de la sociedad urbana. En su intento por luchar contra la corrupción moral, el primer objetivo

de los creacionistas fue desalojar el darwinismo de las escuelas. Con independencia de las sucesivas batallas perdidas en el ámbito de lo legal, el creacionismo goza todavía de un amplio crédito en la sociedad americana, disfrazado desde hace unos años bajo el ropaje de la teoría del diseño inteligente (véase, por ejemplo, el capítulo *El Darwin indigesto. Repercusiones políticas, sociales y religiosas del darwinismo* de J. Català y J. Peretó en este libro). De hecho, el 95% de los norteamericanos se consideran creyentes y la mayor parte de ellos profesan alguna de las múltiples versiones del cristianismo protestante, caracterizadas en su gran mayoría por una interpretación particular de la Biblia, que dificulta la conciliación entre ciencia y religión. En una encuesta que publicó la revista *New Scientist* en el año 2000 se recoge que el 47% de los americanos creen que nuestra especie no es producto de un proceso evolutivo, sino que fue creada directamente por Dios, y casi una tercera parte piensa que el creacionismo en sus nuevas versiones debería enseñarse en los cursos de ciencia a la vez que la evolución. En esta situación, resaltar la utilidad práctica del darwinismo se ha convertido en un arma publicitaria eficaz que utilizan los biólogos evolutivos, en un intento, que a veces resulta un tanto forzado, de que el gran público norteamericano se dé cuenta de los peligros que supondría abandonar las tesis evolucionistas para abrazar las propuestas creacionistas. No obstante, a pesar de la indiscutible importancia de los distintos ejemplos aquí reseñados, quizás conviene señalar que el verdadero valor de la teoría evolutiva no es tanto práctico como explicativo. Responde, de forma sencilla, a una vieja cuestión: ¿de dónde venimos? Y la respuesta darwinista nos conecta a través de un proceso de evolución no dirigido, no teleológico, con todos los demás seres vivos que habitan o han habitado este planeta. Lo cual parece ciertamente importante.

LECTURAS RECOMENDADAS

BULL, J.J., WICHMAN, H.A.: Applied Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 183-217, 2001.

DELIBES DE CASTRO, M.: *La naturaleza en peligro*. Ediciones Temas de Hoy, Madrid, 2001.

DIAMOND, J.: *Armas, gérmenes y acero*. Editorial Debate, Barcelona, 1998.

MEAGHER, T.R., FUTUYMA, D.: Evolution, Science and Society. *American Naturalist*, 158: S1-S46 (October suppl.), 2001. Disponible en <http://www.amnat.org/>

MINDELL D. P.: *The Evolving World. Evolution in Everyday Life*. Harvard University Press, 2006.

NESSE R. M. y WILLIAMS, G. C. *¿Por qué enfermamos?* Editorial Grijalbo, Barcelona, 2000.

VVAA: Understanding evolution: <http://evolution.berkeley.edu/>



***EL DARWIN INDIGESTO. REPERCUSIONES
POLÍTICAS, SOCIALES Y RELIGIOSAS DEL
DARWINISMO***

Jesús Català
Universidad Cardenal Herrera-CEU
Juli Peretó
Universitat de València.

INTRODUCCIÓN

Más allá de las implicaciones que tuvo la doctrina evolucionista de Charles Darwin en el terreno de las ciencias de la vida y de la tierra, sus proyecciones en el ámbito político, social y religioso han sido, a la postre, asunto central y clave de comprensión del llamativo impacto que el darwinismo causó ante la opinión pública. Darwin fue en todo momento muy consciente de las consecuencias que su obra científica podía tener fuera del estricto ámbito de la historia natural. Cualquiera de las biografías de Darwin (al menos, de las más recientes) coincide en este punto. Autores como Adrian Desmond han estudiado cómo el autor del *Origen de las especies* fue en parte retrasando la publicación de su obra, no sólo porque tenía conciencia de la evidente animadversión que suscitaría en los espíritus más tradicionalistas de la sociedad victoriana, sino también por el temor ante el potencial uso polémico que harían de ella los círculos de radicales de los años cuarenta del siglo XIX. Así pues, la extensa aplicación de partes (rara vez del todo) del darwinismo al desarrollo de doctrinas políticas o de reforma social, y la consiguiente impugnación del conjunto (ahora normalmente sí) teórico darwiniano por los adversarios de tales orientaciones, no fue nada sorprendente. Aún más previsible, desde luego, resultó la reacción desde el punto de vista de las creencias religiosas. Lejos de conformar un bloque unitario antidarwinista, como a veces de forma caricaturesca se ha considerado, hubo diversos modos de recibir la obra del naturalista inglés entre los teólogos y los guías espirituales. Y del mismo modo que muchas corrientes políticas liberales y partes del socialismo se apropiaron de Darwin, así hubo reformistas religiosos que hicieron bandera de la armonización de evolucionismo y fe. Por supuesto, y como es seguramente más conocido, abundaron mucho los que se colocaron lejos de tal actitud de aceptación.

En las siguientes líneas, trataremos de hacer una síntesis, necesariamente parcial e incompleta, de algunos de los principales temas donde la interacción entre darwinismo, por un lado, y ciencia social, reflexión filosófica, acción política o discurso religioso, por el otro se ha manifestado de forma más viva. Es evidente que la clave del impacto está en lo que, explícita e implícitamente, supone el darwinismo para la consideración científica de lo

humano. En este punto, sin embargo, había mucho de interpretable, y Darwin fue muy frecuentemente malinterpretado (a veces por su propia falta de claridad, a veces por los errores o prejuicios de sus lectores). Como es bien sabido, ni su círculo más íntimo de colegas naturalistas –que a la par de seguidores entregados eran buenos amigos– comprendió o asumió lo que conlleva el darwinismo acerca de la evolución del hombre y sus realizaciones. Cuanto menos, aquéllos que lo utilizaron a favor de puntos de vista que trascendían con mucho el estricto dominio de la historia natural, el propio de Darwin.

EL EVOLUCIONISMO Y LA LEGITIMACIÓN DE LAS CIENCIAS SOCIALES EN EL SIGLO XIX

La relación entre evolucionismo darwinista y teoría social es cualquier cosa menos simple. Las doctrinas de Darwin pudieron, efectivamente, influir o inspirar diversas propuestas sobre los modos de organización y funcionamiento de las sociedades humanas; pero esto resulta insuficiente si no tenemos muy en cuenta que, en realidad, tales propuestas comparten con el propio darwinismo y con otras interpretaciones del cambio orgánico un contexto genérico común de receptividad a las visiones evolutivas, al menos por parte de determinadas elites intelectuales que acabaron cobrando creciente capacidad de influencia, aunque nunca lograran vencer todas las resistencias procedentes de una más antigua visión del mundo, básicamente fijista.

En realidad, desde el siglo XVII se aspiraba a extender el espíritu de la «nueva filosofía de la naturaleza» (lo que retrospectivamente podemos llamar «la ciencia surgida de la Revolución Científica») a la comprensión de lo social y humano. Además, se fue articulando una visión de cómo las realizaciones del intelecto humano eran ciertamente progresivas y estaban caracterizadas por un creciente grado de perfección. La Ilustración decantó tales ideas. Rousseau, en su *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes* (1755), describía el desarrollo del hombre desde la condición solitaria y bestial a la social y civilizada. Años después, Condorcet proclamará en el *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain* (1795) la perfectibilidad de lo humano a través del avance del conocimiento. La perspectiva de

Condorcet fue muy influyente en el conde de Saint-Simon y, en realidad, en muchas de las doctrinas sobre el progreso social que alumbró el siglo XIX, incluida, naturalmente, el positivismo de Comte. Por otro lado, la conciencia de cambio que marcaron la independencia de Estados Unidos y la Revolución Francesa dio paso a la articulación de reflexiones sobre la industrialización, el desarrollo urbano y otras transformaciones de la sociedad. Las nuevas ciencias sociales, pues, se preocupaban de hallar las causas de tales cambios y trataban de prever su dirección futura, y todo ello a partir del conocimiento histórico de la conformación de la sociedad moderna.

Del mismo modo que el sentido histórico impregnó irreversiblemente el estudio de la sociedad –y por extensión, la argumentación en pro de unas u otras soluciones políticas a los problemas sociales–, las ciencias de la naturaleza se vieron así mismo marcadas por el sentido de cambio histórico. Es en este punto donde el evolucionismo se convierte en idea reforzadora para teóricos sociales y activistas políticos. Pero el contexto, insistimos, preexistía al propio desarrollo del darwinismo o de otras teorías de la evolución. Por otro lado, muchas de estas últimas, a diferencia de lo sostenido por Darwin, implicaban una visión teleológica de progresión de los seres vivos hacia grados superiores de perfección. Entre los evolucionistas sociales del final del XIX, esta forma de ver las cosas fue a la postre más influyente que la que se derivaba de la selección natural, sin designio ni propósito. Y no es raro que fuera así: las teorías sobre la sociedad del siglo XIX están al servicio de la mejora de su propio objeto de estudio, no son neutras ante él. La propia posición de los promotores de las nuevas ciencias sociales impedía cualquier atisbo de neutralidad. Si en sus raíces dieciochescas se identifican con los defensores del ideal ilustrado de modernidad ya descrito, y por tanto, con posiciones radicales, hacia finales del siglo XIX el compromiso con el desarrollo capitalista y la democracia representativa les llevará bastante más cerca del centro del poder político. Y los que pugnaron por criticar este compromiso, tomaron también inequívocamente partido, si no lo inspiraron activamente.

Las ciencias sociales estaban padeciendo, además, un proceso de consolidación disciplinar. Una disciplina científica bien conformada está, en principio, en mejor disposición de mantener su independencia respecto a las presiones externas y, al mismo tiempo, ejercer mejor su autoridad en el campo

que le es propio. Pero las disciplinas sociales decimonónicas, puesto que en el anhelo de ejercicio de autoridad existía un componente de acción política, acabaron por ser autónomas solamente de modo relativo, y fueron así influidas por las culturas nacionales, los conflictos políticos y las divisiones sociales. En buena medida, su conexión con el evolucionismo biológico acabó por transmitir a éste las presiones que ellas mismas padecían. Un caso evidente nos lo da la recepción de la obra de Darwin en España, que salvo excepciones honrosas, no fue objeto de debate por su valor científico, sino por sus implicaciones en el orden social establecido. Los que se decían darwinistas, asumían el evolucionismo por la defensa de posiciones políticas, sociales o religiosas; los que se manifestaban contrarios a Darwin, por la misma razón, pero desde el otro lado. De hecho, buena parte de aquellos disputadores eran pensadores sociales de mayor o menor fuste, con confesas intenciones políticas. Así pues, la búsqueda de autoridad en el evolucionismo por parte de las ciencias sociales tuvo consecuencias no sólo sobre sí mismas, sino también sobre la percepción pública de aquél.

De algún modo, la situación llegó a un punto en que acabaron por generarse lo que Theodor Porter llama «híbridos de teoría social con teoría biológica», como fue el caso de la sociología evolucionista de Spencer, de la eugenesia de Galton o del racismo antropológico, de los que nos ocuparemos a continuación. La gran pregunta, en todo caso, persiste; no es otra que la que se cuestiona acerca de la influencia *real* de Darwin en la ciencia social de la segunda mitad del siglo XIX. Hay autores, como Roger Smith, que defienden que existió. Si Darwin vio a los hombres como animales que se adaptan a un entorno, era esperable ver la sociedad como una especie de organismo con necesidades funcionales cambiantes a las que se respondía con estructuras adaptativas. Otros historiadores, como Robert Bannister o Peter Bowler, argumentan contra tal influencia; revelan que aquello que hay de evolucionista en las ciencias sociales de la época es propio más bien de teorías no darwinistas, y sólo conceden que Darwin fue empleado como invocación de prestigio, ya que era el autor que con mucho había aportado las mejores pruebas de la evolución, aunque no se asumiera ni su mecanismo seleccionista ni su gradualismo ni su principio de divergencia.

Hubo un momento, en el proceso histórico de diferenciación de las disciplinas sociales, que éstas pugnaron por desmarcarse de sus referencias biológicas. Por mucho que usaran metáforas organicistas, los sociólogos llegaron a no querer que se identificaran aquéllas con procesos biológicos. El propio surgimiento de la genética mendeliana fue saludado por muchos científicos sociales de comienzos del siglo XX, pues permitía desmarcar tajantemente la herencia biológica de los usos culturales. Aun así, el lastre no era tan fácil de soltar y siguen siendo objeto de disputa supuestos o reales casos de teorías sociales marcadas por reduccionismos biólogos, sobre todo en el ámbito de la evolución cultural.

EL EQUÍVOCO DEL DARWINISMO SOCIAL

El término *darwinismo social* fue acuñado en la década de los ochenta del siglo XIX para referirse de forma peyorativa al conjunto de teorías que defienden que las leyes que regulan el funcionamiento de las sociedades son una extensión prácticamente directa de las leyes naturales acerca de la lucha por la vida, la supervivencia del más apto y la herencia. Las primeras críticas estaban enfocadas a la obra de Herbert Spencer, un pensador que ya era evolucionista antes de que Darwin publicara el *Origen de las especies* en 1859. Spencer fue, de hecho, uno de los popularizadores del término *evolución* en el sentido que actualmente le damos, que como es bien sabido, no fue empleado inicialmente por Darwin ni por la mayoría de autores que a mediados del siglo XIX defendían que los organismos experimentaban transformaciones en el tiempo. Spencer asumía que el cambio progresivo era el denominador común de los procesos naturales. Desde la maduración de un embrión hasta el desarrollo de la sociedad humana, todo va de lo simple a lo complejo a través de una diferenciación sucesiva. La evolución conduce de la homogeneidad incoherente a la heterogeneidad coherente, es decir, logra desarrollar niveles superiores de integración y coordinación. En esto, se aprecia una influencia de la embriología de Karl Ernst von Baer. A la postre, para Spencer, la evolución es el progreso. Esta visión evolutiva y progresiva, verdaderamente cósmica por abarcar todo, era la base de su sistema filosófico sintético, que esbozó en el artículo *Progress: Its Law and Cause* (1857) y desarrolló sistemáticamente en

First Principles (1862), para acabar siendo aplicado monográficamente y separadamente a la biología, la psicología, la sociología y la ética en sucesivos tratados.

Spencer pensaba de forma organicista. Los rasgos de la organización social no derivaban ni de la Providencia ni de la actuación de los legisladores; no eran impuestos externamente, sino que se suscitaban del propio desarrollo del organismo social, en lo que supone una clara analogía lamarckista. De aquí la superioridad de la sociedad industrial contemporánea, que se integraba a partir del efecto espontáneo de la cooperación entre individuos sobre la base de la división del trabajo, y la inferioridad evolutiva de sociedades como las militaristas, que se integraban por la existencia de un centro de control. Como consecuencia de esto, Spencer favoreció las políticas liberales de no intervención, que todavía son etiquetadas equívocamente como *darwinismo social*, cuando evidentemente no estaban basadas en el mecanismo de la selección natural sino en la fe en el progreso evolutivo y el crecimiento. Tampoco era Spencer darwinista en el sentido dado a la lucha por la existencia, que en su caso se centraba en el antagonismo directo entre individuos de una misma o de diferentes especies, pero que no hacía alusión a la lucha de los seres vivos respecto a las condiciones del medio. Poco de Darwin, pues, había en Spencer, aunque al final sí hubiera, al menos nominalmente, algo de Spencer en Darwin, cuando éste adoptó, a instancias de Wallace, el término *supervivencia del más apto* como sinónimo de *selección natural*, para intentar contrarrestar las críticas que veían en esta segunda expresión una personalización de la acción de la naturaleza, con un cierto sentido de intencionalidad. Spencer lo había acuñado en 1864, en sus *Principles of Biology*, y Darwin lo empezó a usar sistemáticamente (antes, se le registra algún uso informal en alguna otra obra) a partir de la quinta edición del *Origen* (1869).

Con ser equívoca la expresión “darwinismo social” aplicada al sistema de Spencer, no habría sido tan grave problema de haber quedado restringida a ello. Sin embargo, la cuestión adquiere dimensiones monstruosas cuando reparamos en que también se ha considerado darwinismo social la a veces denominada “sociología de la lucha”, un conglomerado heterogéneo de actitudes holistas, no individualistas, que postulan como motor de la historia la

lucha entre razas (hallan su analogía biológica en la lucha interespecífica) y son contrarios a la lucha entre individuos de la misma raza por la potencial acción debilitadora de ésta. Intervencionistas y proteccionistas, y generalmente pesimistas, sus proponentes y seguidores (entre los que se cuenta, de algún modo, Theodore Roosevelt) estaban, pues, en el polo opuesto del pensamiento de Spencer, al que criticaban acerbamente. La sociología de la lucha quedó muy desacreditada tras la Primera Guerra Mundial, si bien algunos de sus elementos fueron incorporados por el nacionalsocialismo.

EUGENESIA Y SELECCIONISMO

En el mismo contexto de las décadas finales del siglo XIX en que se desenvuelve la sociología de la raza, Francis Galton, primo de Charles Darwin, desarrollará el núcleo fundacional de la eugenesia, definida como “el estudio de los elementos controlables socialmente que pueden mejorar o deteriorar las características raciales de las generaciones futuras, tanto en lo físico como en lo mental”. En sí, la idea de una mejora de las condiciones físicas y psíquicas de las personas era muy antigua. Galton, sin embargo, la presenta como un proyecto científico que basa en la biometría –el estudio cuantitativo de las características de los seres vivos– y en el seleccionismo de la teoría darwinista, pero a partir de una equiparación absoluta de selección natural y artificial que estaba muy lejos del sentido original de Darwin. Pero sustenta también un programa de intervención social; a partir de sus estudios sobre la heredabilidad de los caracteres intelectuales, Galton identificará que son las clases educadas, generadoras de conocimiento, las biológicamente superiores y, por tanto, la clave para el engrandecimiento de la nación, a través de iniciativas encaminadas a la promoción de matrimonios entre sus miembros. No hace falta añadir nada sobre las consecuencias que un programa así tiene en la decantación de un discurso de clase privilegiada, además de las implicaciones políticas que se derivan del rechazo a la protección de los desfavorecidos. En este punto, el ilustre pariente de Galton no podía sino sentirse profundamente alejado de su primo, toda vez que en el *Origen del hombre* había defendido la extensión del principio de la simpatía como rasgo propio de las civilizaciones humanas, que impedía el retroceso al salvajismo ancestral dirigido por la

selección natural. A la postre, Galton concebirá incluso un proyecto utopista, en el que imaginará una isla cuya autoridad suprema sería un Consejo Eugenésico que la rige para lograr a un tiempo el aumento de la riqueza y la calidad biológica de sus súbditos. La entrada de inmigrantes estaría severamente regulada por unos “exámenes de calidad” (médicos, antropométricos, estéticos, genéticos). Los niños nacidos de las uniones de aquéllos con mejores resultados en los exámenes, pasarían a conformar una aristocracia elegida.

El programa eugenésico se consolidará institucionalmente con su entrada en la enseñanza universitaria (Galton financiará la creación de un puesto docente en la Universidad de Londres en 1905), con la fundación de centros especializados de investigación, con la creación de sociedades específicas (como la Sociedad de Educación Eugenésica, en 1907) y con el lanzamiento de revistas especializadas como *Biometrika*. En todas estas iniciativas, Galton halló un colaborador infatigable en el matemático estadístico Karl Pearson, un darwinista social intervencionista vinculado a ideologías socialistas. El soporte institucional de la eugenesia fue decisivo en la consolidación disciplinar de la genética, hasta el punto que autores de la talla de Fisher, Cuénot o Sewall Wright participaron con naturalidad en congresos internacionales de eugenesia, aunque con trabajos que hoy juzgamos inequívocamente genéticos. Ahora bien, también el propio desarrollo de la genética, especialmente con la introducción de la genética de poblaciones, hará que el predicamento de la eugenesia vaya decayendo, sobre todo en los años treinta. La fuente principal de desprestigio vendrá, sin embargo, por la aplicación de programas destinados a disminuir los nacimientos de los “no aptos”, a diferencia de Galton, que siempre había basado su proyecto social en el aumento de la descendencia de los mejor dotados. En los Estados Unidos, durante la segunda década del siglo XX, se aprobaron leyes para la esterilización de personas que se juzgaba que estaban hereditariamente disminuidas, y hubo un intento similar en el Reino Unido en 1930 que fue rechazado por el Parlamento. En Alemania se siguió el ejemplo estadounidense, y se acabó en el horror del programa de higiene racial que auspició el III Reich (aunque, en rigor, el exterminio de pueblos nada tenía que ver con el sentido original de la eugenesia).

RACISMO Y ANTROPOLOGÍA

Uno de los sambenitos más frecuentemente colgados a Darwin y su obra es el supuesto estímulo o cobertura que ofrece a las tendencias racistas. Ciertamente, el siglo XIX asiste a un endurecimiento creciente del discurso sobre las razas humanas. Contra la tradición monogenista de la Biblia, se abrirán paso diversas teorías poligenistas sobre el origen de los seres humanos, que buscan en la antropometría la justificación para sus propuestas. Claro está, que los datos antropométricos también fueron usados a favor del monogenismo. Y de igual forma que hubo discurso evolucionista entre los que promovían diferencias de origen para justificar la diferenciación sustantiva de las razas, lo hubo entre los que defendían un único origen para todas las razas humanas y, por tanto, una plena identidad específica, como fue el caso del propio Darwin. En consecuencia, el racismo decimonónico se basó en las tendencias científicas propias de su época, como lo hicieron también sus oponentes.

Darwin, además, mantuvo actitudes personales inequívocamente contrarias a los discursos discriminatorios o segregacionistas: se opuso a la esclavitud, a los excesos del colonialismo y a las actuaciones de la Sociedad Antropológica de Londres, paradigma de las asociaciones supuestamente científicas que desarrollaban programas de estudios raciales que remarcaban la separación y la jerarquía. En sus postulados, bien poco de darwinista había, pero sí mucho de lenguaje biológico y de sentido de progreso a través de la lucha, lo que alimentó sin duda la confusión. Al final, en la decantación de la disciplina, las interpretaciones más culturalistas o “etnográficas” acabaron por imponerse, aunque quedara el nombre de antropología, despojado eso sí de las connotaciones negativas que en su origen tuvo.

DARWIN Y EL MARXISMO

La construcción de la imagen pública de Karl Marx como científico social debe mucho a Friedrich Engels, tanto por su labor de divulgador de la esencia de las doctrinas marxistas –clave en las posteriores reinterpretaciones de éstas–, como por su decidida labor en pro de presentar a Marx como científico

y filósofo simultáneamente. Es en este sentido en el que debemos interpretar las célebres palabras de Engels ante la tumba de Marx en 1883, cuando vinculaba la obra de éste con la de Darwin, en cuanto descubridores, respectivamente, de la ley del desarrollo de la historia humana (superadora de la perspectiva idealista y fijista de Hegel) y de la ley de la evolución de la materia orgánica (superadora de una idea igualmente esencialista y estática de la naturaleza, heredada de la antigüedad). Marx, realmente, había alabado la obra de Darwin –especialmente, el *Origen de las especies*– por su calidad intrínseca como obra naturalista, así como por su huida de las explicaciones finalistas y su distanciamiento de las justificaciones teológicas. Pero Marx también criticó la carga maltusiana de la propuesta de Darwin y las implicaciones políticas que podrían resultar de la aplicación de algunos de sus postulados a la dinámica social.

Darwin, por otro lado, acabó por cobrar importancia en las obras tardías de Engels sobre ciencia social, al ir incorporando éste nociones como selección, evolución o supervivencia. Algunos de estos trabajos llegaron a intentar una síntesis de la teoría darwinista de la selección sexual, que se reflejaría en la historia de las formas de matrimonio en las sociedades primitivas, con explicaciones basadas en la lucha de clases, tanto de la opresión femenina por los hombres, como de la explotación de los trabajadores por aquéllos que controlaban los medios de producción.

Darwin también fue utilizado como fuente de inspiración para el desarrollo de una versión supuestamente marxista del darwinismo social, en los tiempos de la Segunda Internacional, ejemplificada en la obra del italiano Enrico Ferri, en realidad muy poco consistente, y en la más elaborada propuesta de Karl Kautsky, con su idea de que la historia de la humanidad no era sino un caso particular de la historia de los seres vivos, sometida a la misma ley general: la adaptación al medio.

LOS INTENTOS DE UNA ÉTICA EVOLUCIONISTA

Por su recurrencia temporal, tal vez sea el intento de sustanciar unas normas para el comportamiento humano, a partir de la evolución biológica, uno de los aspectos que más llaman la atención del público en cuanto a las

supuestas proyecciones sociales del darwinismo. Darwin, aquí sí, intentó una explicación naturalista del origen de la ética. Para ello, asumió que la ética surge como una adaptación social, básicamente porque se favorecía la supervivencia de aquellos grupos que se revelaban más cohesionados por contar en su seno con miembros capaces de desarrollar rasgos del tipo de la honestidad. La declaración de Darwin, en todo caso, era genérica, y se abstuvo de dar explicaciones sobre valores morales concretos. Spencer, por el contrario, fue mucho más audaz, y no tuvo reparos en basar en explicaciones evolutivas la superioridad de los valores de la clase media, como contribuyentes privilegiados a la supervivencia individual. A partir de estas ideas, otros autores, durante los años finales del siglo XIX y los inicios del XX, intentaron establecer sistemas completos de ética expresados en clave evolutiva.

Las críticas crecientes al darwinismo social, más el hundimiento de la visión del mundo de la competitividad sin límites posterior a la Primera Guerra Mundial, propiciaron un cambio de perspectiva, ejemplificada por autores como Julian Huxley que, asumiendo el evolucionismo y los avances en otros ámbitos de la biología y en psicología, propusieron visiones progresistas de la sociedad desde lo que se llamó el “humanismo evolutivo”. La evolución era un proceso general, pero también era posible guiarlo por la acción humana. Había, pues, una responsabilidad que afectaba a todos los seres humanos: la de conducir la evolución a la consecución de los valores más elevados. Huxley hacía una llamada a creer profundamente en la humanidad, a sentirse solidario con ella y a expresarle lealtad. Por ello, el ser humano, como producto de la evolución, tiene como primer imperativo el actuar de modo que el futuro de la humanidad sea mejor. Cualquier norma ética derivaría de esto.

Menos ingenuas son las propuestas, más recientes, llegadas del ámbito de la sociobiología, con el naturalista Edward Wilson a la cabeza. El criterio de demarcación de lo correcto y lo incorrecto viene por la contribución que una acción tiene, respectivamente, para garantizar la supervivencia o para dificultar o dañar las dotaciones genéticas. Es así como la cultura coevolucionaría con la vida orgánica. El programa wilsoniano culmina en una reivindicación de que los estudios sociales son, en realidad, competencia de la biología. En cierto modo, cierra el círculo de la búsqueda de legitimidad de las ciencias sociales en la

biología para unificarlas y subsumirlas en ésta. Ni que decir tiene que una pretensión así ha generado un aluvión de críticas. Por otro lado, el programa sociobiológico está lejos todavía de dar explicaciones de la organización social humana más eficazmente que las ciencias sociales reconocidas. Cuanto más, del hecho de que la ética, hasta el presente, se muestra irreducible a un altruismo generalizado, toda vez que supone una elección consciente y deliberada entre alternativas.

LA DIVERSIDAD DE LA RESPUESTA RELIGIOSA AL DARWINISMO

Tras la publicación del *Origen* hubo quien destacó la incompatibilidad total de las ideas de Darwin con el cristianismo, tanto desde el lado teológico –como fue el caso del teólogo calvinista de Princeton Charles Hodge que equiparó el darwinismo a «una forma de ateísmo»– como del antirreligioso. Un ejemplo notable de éste último es el prólogo de Clémence Royer a su traducción al francés del *Origen* donde proclama la imposibilidad de la síntesis entre el progreso científico y las creencias obsoletas de los cristianos. Sin embargo, sería muy simplista reducir el debate a estos extremos. En realidad, hubo numerosos científicos y teólogos que trataron de acomodar y adaptar las ideas originales de Darwin a un marco religioso. En todo caso los matices entre los fieles de las distintas iglesias cristianas generaron una enorme diversidad de reacciones, así como fueron diversas las actitudes de las jerarquías al enfrentarse a los sacerdotes concordistas.

El libro de Darwin fue aplaudido de inmediato por algunos pastores anglicanos como Baden Powell, partidario de una visión evolucionista y progresista de la naturaleza. Sin embargo, los principales escollos para acomodar el darwinismo a la fe cristiana iban a ser el origen del hombre y la noción de propósito en la naturaleza. En 1860 se produjo el que sería todo un símbolo de la confrontación entre ciencia y religión: el mitificado debate, ante una audiencia mayoritariamente antidarwinista, entre el obispo de Oxford Samuel Wilberforce y Thomas H. Huxley, conocido como el «bulldog de Darwin». Darwin publicó *The descent of man* en 1871 y esto clarificó aún más

su propuesta naturalista sobre el origen del hombre que muchos consideraban anticristiana. Sin embargo, los años siguientes también fueron testimonio de una gran diversidad de esfuerzos de conciliación entre la idea de evolución y la existencia de Dios.

Algunos científicos, como el mismo Alfred Russel Wallace, coautor con Darwin de la idea de selección natural, o el anatomista católico St. George J. Mivart, invocaban la intervención divina en el origen del hombre. Los cristianos más liberales se esforzaron en dar con una visión evolucionista no materialista. La aceptación de la Iglesia de Inglaterra de enterrar en la Abadía de Westminster al mismo Darwin es toda una metáfora del concordismo entre fe y evolución.

A ambos lados del Atlántico y desde diferentes confesiones cristianas se argumentó que la existencia de una causa eficiente o secundaria como la evolución biológica no era incompatible con la existencia de una causa final, de origen divino. La evolución teísta y teleológica encontró su vía en autores como Mivart en Inglaterra, Henry de Drolodot en Bélgica, Albert Gaudry en Francia, Asa Gray (pastor presbiteriano) y John Zahm (sacerdote de la Orden de la Santa Cruz) en los Estados Unidos, o Erich Wasmann en Alemania. La influencia de este prestigioso mirmecólogo y jesuita alemán, polemista de Ernst Haeckel, se dejó sentir en otros países católicos, por ejemplo, a través de los escritos del biólogo y jesuita catalán Jaume Pujiula, del psicólogo y franciscano milanés Agostino Gemelli y del sacerdote Jean Maumus, doctorado en ciencias y en medicina por la Sorbona. En todo caso, el evolucionista teísta y finalista más conocido, cuya obra todavía deja sentir su influencia en la actualidad, fue el paleontólogo y jesuita francés Pierre Teilhard de Chardin.

Los recientes trabajos de los historiadores Mariano Artigas, Thomas F. Glick y Rafael A. Martínez en los Archivos de la Congregación para la Doctrina de la Fe, revelan que el Vaticano no tuvo inicialmente ninguna política establecida para enfrentar el darwinismo aunque actuó en su contra entre 1877 y 1900. A pesar de las reacciones duras de muchos teólogos católicos y del mismo papa Pío IX que denunció las «aberraciones del darwinismo», la Santa Sede abordó caso por caso y de manera muy discreta la situación de sacerdotes, científicos profesionales o no, que se habían declarado favorables

a las ideas evolutivas, invitándoles a retractarse públicamente. Los historiadores atribuyen esta actuación al deseo de la jerarquía de no comprometer a la Iglesia católica en un nuevo «caso Galileo».

A pesar del *monitum* de 1962, bajo el papado de Juan XXIII, contra la obra de Teilhard de Chardin, la postura oficial vaticana posterior fue la de ampliar la línea de pensamiento iniciada por Pío XII con su encíclica *Humani generis* (1950) donde se acepta el origen natural del cuerpo humano y no se condena la evolución *a priori* aunque no se considere probada. Juan Pablo II fue más explícito en su discurso ante la Academia Pontificia de Ciencias en 1996 admitiendo el carácter científico de la teoría evolutiva.

LA TRADICIÓN CREACIONISTA NORTEAMERICANA

Se puede decir que a finales del siglo XIX, el creacionismo estricto, basado en la lectura literal del Libro del Génesis, era minoritario tanto en Europa como en Estados Unidos. Si bien muchos intelectuales victorianos aceptaron la evolución de manera bastante rápida, la reacción inicial al *Origen* de la mayoría de los norteamericanos fue la renovación de su fidelidad al creacionismo más conservador. Sin embargo, el hecho de que científicos profesionales, que a la vez eran miembros activos de diversas confesiones cristianas, armonizaran la teoría evolutiva con sus creencias, favoreció que la evolución estuviese presente en los libros de texto y se enseñara en las escuelas. A pesar de las diferencias, la mayoría coincidía en rechazar el énfasis antiteleológico de las ideas de Darwin y en la adopción explícita de una evolución progresiva. Si la evolución carecía de dirección, como proponía Darwin, la religión perdería su fundamento en el mundo natural.

Se ha señalado, no obstante, la convergencia de varios factores que, a principios del siglo XX, favorecieron el surgimiento de la mayor ofensiva antievolucionista en los Estados Unidos en la década de 1920. En primer lugar, el llamado *eclipse del darwinismo* –las dudas de los científicos sobre la capacidad explicativa de la selección natural y la predilección por explicaciones neolamarckistas. En segundo lugar, la emergencia del fundamentalismo protestante. En tercer lugar, la extensión casi universal de la educación

secundaria –y el consiguiente malestar de muchos padres que sentían amenazada la fe de sus hijos. Y finalmente, la amalgama, producida después de la Primera Guerra Mundial, entre los males sociales del *laissez-faire* más rampante, las teorías germánicas de la superioridad racial y las ideas evolucionistas. Todos estos factores propiciaron la puesta en marcha de legislaciones que excluían la enseñanza de la evolución del sistema educativo. El caso más conocido es la ley Butler de Tennessee aprobada en 1925.

Una campaña de la *American Civil Liberties Union* de Nueva York animaba a los maestros a denunciar estas leyes, ofreciendo a cambio su defensa. Por otro lado, los comerciantes y empresarios de Dayton, Tennessee, convencieron al joven maestro John T. Scopes a lanzarse al estrado autoinculpándose de enseñar evolución, con el fin de aprovechar la publicidad e incrementar sus ganancias. Scopes perdió el juicio y los comerciantes hicieron su agosto. Mientras duró fue un verdadero espectáculo comentado por todos los medios de comunicación. A ello contribuyó que la acusación y la defensa estuvieron protagonizadas por dos personajes famosos: el fundamentalista (aunque políticamente progresista: un ejemplo evidente de cómo ciertas correlaciones ideológicas no son válidas) William J. Bryan, tres veces candidato a la Presidencia por el Partido Demócrata, y el abogado pacifista, defensor de la libertad de expresión y ateo declarado, Clarence Darrow.

En los años siguientes al caso Scopes, la evolución desapareció de los libros de texto y apenas si se enseñaba. Sin embargo, el desprestigio intelectual que se asoció con el antievolucionismo lo debilitó aunque no desapareciese del todo, recluido en los estados del sur de los Estados Unidos y en las zonas rurales. Después de la Segunda Guerra Mundial, coincidiendo con la Guerra Fría y la pugna tecnológica con la Unión Soviética, el gobierno norteamericano impulsó una campaña de mejora de la enseñanza científica: la evolución volvió a las aulas de las escuelas y los institutos. El antievolucionismo entonces se rearmó pero cambió de estrategia: si en la década de 1920 se trataba de expulsar la evolución del sistema educativo, ahora se reivindicaba que la «ciencia de la creación» se enseñara con el mismo tiempo de dedicación docente que la evolución rehabilitada. La

captación de fondos se puso en marcha y proliferaron las fundaciones e instituciones para desarrollar el denominado creacionismo científico.

En 1965, Arkansas era uno de los pocos estados que todavía mantenía en vigor una ley de prohibición de la enseñanza de la evolución. Esta vez fue la maestra S. Epperson la que recurrió la ley reclamando su derecho a enseñar la evolución, junto con un padre que quería que su hijo la aprendiese. Perdieron el juicio en primera instancia pero finalmente, cuarenta y tres años después del caso Scopes, el Tribunal Supremo dio fin a la ilegalización de la enseñanza de la evolución en los EUA.

La historia, sin embargo, continuaba. En 1981 la propia Arkansas fue el primer estado que aprobó una ley de tratamiento equilibrado entre la «ciencia de la evolución» y la «ciencia del creacionismo». El creacionismo era presentado como una visión estrictamente científica y, por tanto, la enseñanza *sólo* de la evolución en la escuela pública era vista como una violación de la libertad académica. Inmediatamente después de su aprobación, esta ley fue recurrida por la *Arkansas American Civil Liberties Union* a la que se unieron organizaciones educativas y de lucha por los derechos civiles, numerosos líderes y asociaciones religiosas (protestantes, católicas y judías) y familias a título individual. Fue muy importante la implicación de los querellantes religiosos para desmontar la falacia de que atacar esta ley era como atacar a la religión. La ley de Arkansas fue declarada anticonstitucional en 1982. Mientras tanto, meses antes se aprobó una ley similar en Louisiana que también decretaba el *equal time* en el tratamiento de la evolución y la creación. Esta ley también fue recurrida y, finalmente, declarada anticonstitucional en 1985. El Tribunal Supremo se pronunció en el mismo sentido en 1987 en el caso *Edwards contra Aguillard* pues «la Ley Creacionista de Louisiana favorece una doctrina religiosa».

EL NEOCREACIONISMO Y EL DISEÑO INTELIGENTE

A partir de la sentencia del Supremo de 1987, que ilegalizaba la igualdad de tratamiento entre la evolución y la creación en las escuelas públicas norteamericanas, los creacionistas desarrollaron nuevas tácticas que evitaran

el uso de términos como *Creador* o *creación* delatores de una conexión directa con la religión. Eugenie C. Scott ha llamado neocreacionismo al desarrollo de una terminología en la que el antiguo creacionismo científico se transmuta en una «alternativa a la evolución» o una «evidencia en contra de la evolución». Uno de los intentos más eficaces y extendidos ha sido el de la autodenominada *teoría del diseño inteligente* (a partir de aquí, DI).

El movimiento del DI empezó a mediados de la década de 1980 y tomó fuerza después de la sentencia del Supremo de 1987 como una «alternativa científica a la evolución». En esencia, sus seguidores proponen que los grandes problemas irresueltos por la biología evolutiva, como el origen de la vida, no se podrán explicar nunca recurriendo a causas naturales. Esta es la tesis central de C. B. Thaxton, W. L. Bradley y R. L. Olsen en *The mystery of life's origin* (1984), idea que alcanzó mayor difusión con el que es el texto icónico del DI, *Of pandas and people*, de los biólogos P. Davis y D. Kenyon (1989). La transición terminológica a la que nos referíamos antes, el sello distintivo del neocreacionismo, se puede observar comparando las versiones anteriores de este texto (que se iba a titular *Biology and origins*) y la ediciones de 1989 y posteriores. Esto fue clave en la derrota legal del DI, como veremos después.

La publicación en 1991 de *Darwin on trial* de Phillip Johnson, un profesor de derecho de la Universidad de California en Berkeley, dio un impulso público muy notable al movimiento del DI, que después añadió a su bibliografía erudita *Darwin's black box: the biochemical challenge to evolution* (1996) de Michael Behe, bioquímico de la Universidad de Lehigh, y *No free lunch: why specified complexity cannot be purchased without intelligence* (2001) de William Dembski, profesor de filosofía en el Sothwestern Baptist Theological Seminary.

Un concepto fundamental que manejan los proponentes del DI es el de la *complejidad irreducible*. Una estructura molecular o un sistema celular exhiben complejidad irreducible si la eliminación de una sola de sus partes componentes hace que se pierda la función. Por ese motivo, se señala que es imposible que haya habido estados de transición más simples elegibles por la selección natural. Si las causas naturales no pueden dar cuenta de la evolución del flagelo bacteriano (el sistema de motilidad de las bacterias) o del proceso

de la coagulación sanguínea, por poner dos de los ejemplos preferidos de Behe, se propone recurrir a la existencia de una inteligencia diseñadora. Este recurso es heredero del argumento del propósito utilizado por la teología natural del siglo XIX. La teología natural, la búsqueda de las evidencias de la existencia y los atributos divinos en sus obras naturales, es una tradición muy antigua que cristalizó con mayor fuerza a partir del desarrollo científico en el siglo XVII. A pesar de las críticas filosóficas de D. Hume e I. Kant contra los argumentos basados en las analogías con los artefactos humanos, la teología natural siguió desarrollándose, especialmente en Inglaterra, con gran capacidad de adaptación tanto a las disidencias religiosas como a las novedades científicas. De entre las diversas formas que tomó la teología natural en el siglo XIX destaca la obra de William Paley cuyo argumento central se basaba en la utilidad de las estructuras anatómicas. Paley tuvo una influencia directa sobre el joven Darwin, cuya obra propinaría un duro golpe (aunque, por lo que estamos viendo, no mortal) a la teología natural con su teoría de la selección natural como explicación causal para el origen de la complejidad biológica.

El argumento del diseño con propósito reaparece ahora en el ámbito de la biología celular y de la bioquímica. Sin embargo, no es difícil desvelar las deficiencias de los argumentos bioquímicos que usan los partidarios del DI. Por un lado, se parte de conceptos esencialistas sobre las funciones de los componentes moleculares de la célula muy alejados de lo que la biología molecular nos enseña. Por otro, se ignora el carácter oportunista y chapucero de la evolución molecular y los más elementales principios de la biología evolutiva. El argumento más fuerte de los defensores de la complejidad irreducible es que carecemos de explicaciones satisfactorias sobre el origen y evolución de las intrincadas estructuras moleculares y por eso hay que recurrir a la existencia de una inteligencia diseñadora. La falta (provisional) de una explicación para un fenómeno complejo no demuestra la inexistencia de su explicación natural. El día que se encuentre la explicación quedará refutada la misma idea de complejidad irreducible. Más aún, ya existen buenos esquemas explicativos para la evolución del flagelo bacteriano o los otros sistemas discutidos por los proponentes del DI. Invocar causas sobrenaturales, en todo

caso, subvierte la base del naturalismo metodológico y los cimientos del método científico.

El sistema judicial norteamericano ha impedido de nuevo que el creacionismo, ahora DI, se enseñe en las clases de biología de las escuelas públicas. El juez John E. Jones III, en la sentencia del juicio de Dover (Pennsylvania) de diciembre de 2005, concluyó, no sin ironía, que el DI no es ciencia sino «una estrategia religiosa evolucionada a partir de formas ancestrales de creacionismo». El juez consideró una prueba definitiva la presentada por la historiadora de la ciencia Barbara Forrest que comparó diversas versiones del libro *Of pandas and people* antes y después de la sentencia del Supremo de 1987. Todos los términos relacionados con *creación* y *creacionismo* fueron sustituidos por referencias al DI y en un caso quedó el rastro en una corrección mal hecha considerada por el juez como un verdadero eslabón perdido: en el capítulo tres, el término *creationists* de la versión de 1987 se había convertido en las ediciones posteriores en *cdesign proponentsists* [sic]. Los testimonios de científicos, filósofos de la ciencia y teólogos fueron decisivos para dejar claro que el DI no es una alternativa científica de la teoría evolutiva y que, en el mejor de los casos, es una visión teológica de la naturaleza un tanto trasnochada.

LA GLOBALIZACIÓN DEL CREACIONISMO

El 7 de julio de 2005 el cardenal arzobispo de Viena Christoph Schönborn publicó en *The New York Times* un artículo con el título *Finding design in nature*, donde tomaba partido explícito por la idea del DI. La serie de sermones en la catedral de San Esteban de Viena durante el curso siguiente los dedicó al asunto de la creación y la evolución. El 11 de abril de 2006 la Royal Society de Londres publicó una declaración sobre la evolución, el creacionismo y el DI. En septiembre de 2006, Benedicto XVI discutía con sus exalumnos de teología en Castel Gandolfo sobre creación y evolución y meses después se publicaron las actas del encuentro. Allí queda reflejado que si bien el Papa no toma partido explícito por el DI hay un retroceso en su consideración del estatus científico de la teoría evolutiva. El 23 de noviembre de 2007 la revista *Nature* lanzaba un

reportaje especial sobre la extensión del fenómeno creacionista en Europa. El 8 de junio de 2007, la Asamblea Parlamentaria del Consejo de Europa aprobó el informe *Los peligros del creacionismo en la educación*. Las librerías francesas ofrecen media docena de libros publicados en los últimos dos años sobre creacionismo, su historia, sus fundamentos y las posibles amenazas contra la laicidad. Adnan Oktar, escritor turco bajo el seudónimo de Harun Yahya, lleva repartidos decenas de miles de ejemplares de su *Atlas de la creación* por toda Europa.

El párrafo anterior es una pequeña muestra de hechos indicativos de la expansión del fenómeno creacionista más allá de toda frontera geográfica, política o religiosa. Es un problema político, no científico, y sería un error no enfrentar la amenaza que supone para la educación científica, como ha advertido el Consejo de Europa.

CONCLUSIONES

La dimensión sociopolítica y religiosa que impregna la recepción del darwinismo en la segunda mitad del siglo XIX sigue estando presente en estos inicios del siglo XXI, bien que bajo formas y variedades diferentes, lógicamente marcadas por un contexto distinto. Y lo que demuestra en buena medida la historia de las controversias en torno a estos asuntos es hasta qué punto una teoría tan compleja como la que propuso Darwin (y sus reelaboraciones posteriores) está sujeta a interpretaciones cuanto menos parciales, y no pocas veces sesgadas, en beneficio de tal o cual postura ideológica.

El pequeño muestrario de propuestas y debates que aquí hemos discutido no agota el riquísimo panorama de cuestiones que el darwinismo ha ido suscitando más allá del ámbito estricto de la biología. Es de prever que el futuro siga siendo rico en controversias respecto al alcance último de las propuestas evolucionistas en perspectiva darwinista, clave de bóveda del modo en que ahora concebimos y estudiamos la vida, pero también poderosa fuerza de inspiración para quienes se fijan en las dinámicas complejas de las culturas, las sociedades y los pueblos.

BIBLIOGRAFÍA

Es amplísima la bibliografía sobre las cuestiones aquí tratadas. Aquí ofrecemos una pequeña selección, excluyendo deliberadamente artículos de revistas. Las obras colectivas citadas incluyen artículos o capítulos de interés y bastante accesibles a los no especialistas, pero que no detallamos para evitar prolijidad.

Artigas, M., Glick, T. F., Martínez, R. A. (2006) *Negotiating Darwin. The Vatican Confronts Evolution 1877-1902*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

Ayala, F. J. (2007) *Darwin y el diseño inteligente. Creacionismo, cristianismo y evolución*. Madrid: Alianza Editorial.

Bannister, R. C. (1979) *Social Darwinism: Science and Myth in Anglo-American Social Thought*. Philadelphia: Temple University Press.

Baudouin, C. y Brosseau, O. (2008) *Les créationnismes. Une menace pour la société française?* París: Éditions Syllepse.

Bowler, P. J. (1988) *The Non-Darwinian Revolution. Reinterpreting a Historical Myth*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

Bowler, P. J. (2007) *Monkey Trials and Gorilla Sermons. Evolution and Christianity from Darwin to Intelligent Design*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Desmond, A. (1989) *The Politics of Evolution. Morphology, Medicine, and Reform in Radical London*. Chicago: The University of Chicago Press.

Dupré, J. (2006) *El legado de Darwin: qué significa la evolución hoy*. Buenos Aires: Katz.

Ferngren, G. B., Larson, E. J., Amundsen, D. W. y Nakhla, A.-M. E., eds. (2000) *The History of Science and Religion in the Western Tradition. An Encyclopedia*. Nueva York: Garland Publishing, Inc.

Glick, T. F. (1982) *Darwin en España*. Barcelona: Península.

Glick, T. F., Ruiz, R. y Puig-Samper, M. Á., eds. (1999) *El darwinismo en España e Iberoamérica*. Madrid: UNAM-CSIC-Doce Calles.

Gordon, S. (1995) *Historia y filosofía de las ciencias sociales*. Barcelona: Ariel.

Greene, J. (1963) *Darwin and the Modern World View*. Louisiana: New American Library.

Hawkins, M. (1998) *Social Darwinism in European and American Thought, 1860-1945: Nature as Model and Nature as Threat*. Cambridge: Cambridge University Press.

Lepeltier, T. (2007) *Darwin hérétique. L'éternel retour du créationnisme*. París: Éditions du Seuil.

Mayr, E. (1988) *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge, Mass.: Cambridge University Press.

Mayr, E. (1992) *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica.

Mazumdar, P. (2006) *Eugenics, Human Genetics and Human Failings: the Eugenics Society, its Sources and its Critics*. Londres/Nueva York: Routledge.

Numbers, R. L. (2006) *The Creationists. From Scientific Creationism to Intelligent Design*. Exp. edn. Cambridge, Mass.: Harvard University Press

Núñez, D. (1977) *El darwinismo en España*. Madrid: Castalia.

Olson, R. G. (2004) *Science and Religion, 1450-1900. From Copernicus to Darwin*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press

Picq, P. (2007) *Lucy et l'oscurantisme*. París: Odile Jacob.

Pievani, T. (2007) *In difesa de Darwin. Piccolo bestiario dell'antievolutionismo all'italiana*. Milán: Bompiani.

Porter, T. M. y Ross, D. (2003) *The Cambridge History of Science*. Vol. 7: *The Modern Social Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.

Scott, E. C. (2004) *Evolution vs. Creationism. An Introduction*. Berkeley: University of California Press.

Smith, R. (1997) *The Norton History of the Human Sciences*. Nueva York: W.W. Norton.

Tort, P., dir. (1996) *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution* (3 vol.). Paris: Presses Universitaires de France.

Young, M. y Edis, T., eds. (2004) *Why Intelligent Design Fails. A Scientific Critique of the New Creationism*. Piscataway: Rutgers University Press.

