

INTRODUCCION

Evolución, es la descendencia con modificaciones, proceso por el que todos los seres vivos de la Tierra han divergido, por descendencia directa, a partir de un origen único que existió hace más de 3.000 millones de años.

El término **evolución** algo que se desenvuelve o desarrolla, un cambio ordenado y gradual de un estudio a otro. Las estrellas y planetas, la topografía terrestre, los compuestos químicos del universo e incluso las partículas subatómicas, han pasado por alteraciones más o menos lentas a las que se denomina **evolución inorgánica**.

Por otra parte el principio de la **evolución orgánica** sostiene que todos los tipos de vegetales y animales que existen en el momento presente han descendido de especies más simples para modificaciones graduales que se han fijado y acumulado en generaciones sucesivas.

Sin duda, una de las tendencias más definitivas en la evolución de la mayor parte de las plantas y animales ha sido la de adaptación creciente a un medio determinado lo que con frecuencia ha sido causa de complejidad cada vez mayor de funciones y estructuras y de grandes especializaciones.

El proceso de evolución no ha cesado, pero ahora es más rápido que en tiempos pasados debido a la extinción de centenares de especies vegetales y animales y la aparición de muchísimas otras.

HISTORIA DE LA EVOLUCIÓN

La Tierra se formó hace unos 4.000 a 5.000 millones de años. Existen fósiles de criaturas microscópicas del tipo de las bacterias que prueban que surgió la vida hace unos 3.000 millones de años. En algún momento entre estas dos fechas la evidencia molecular supone que hace cerca de 4.000 millones de años debió tener lugar el increíble suceso del origen de la vida. Nadie sabe qué ocurrió, aunque los teóricos coinciden en que la clave fue la aparición espontánea de seres que se autorreplicaban, es decir, algo equivalente a los 'genes' en sentido general. Existe menos acuerdo sobre cómo llegó a producirse.

Es probable que al principio la atmósfera de la Tierra contuviera metano, amoníaco, dióxido de carbono y otros gases que abundan aún en otros planetas del sistema solar. Los químicos han reconstruido en los laboratorios estas condiciones primitivas en el ámbito experimental. Si se mezclan los gases adecuados con agua en un matraz, y se añade energía mediante una descarga eléctrica (simulando la iluminación primitiva), se sintetizan de forma espontánea sustancias orgánicas. Entre éstas se cuentan, en una proporción significativa, aminoácidos (unidades que construyen las proteínas, incluyendo todas las enzimas importantes que controlan los procesos químicos de la vida), purinas y pirimidinas (unidades que forman el ARN y ADN). Parece probable que al principio de la existencia de la tierra sucediera algo similar. Por consiguiente, el mar podría haber sido un 'caldo' de compuestos orgánicos prebiológicos.

Como es natural, el hecho de que las moléculas orgánicas aparecieran en este caldo primitivo, no es suficiente. Como hemos mencionado antes, el paso más importante fue la aparición de moléculas que se autorreplicaban, capaces de producir copias de sí mismas. Hoy, la molécula más conocida que se autorreplica es el ácido desoxirribonucleico (ADN). La creencia de que el propio ADN no podría haber estado presente en el origen de la vida está muy extendida, ya que su replicación depende demasiado de estructuras muy especializadas que no pudieron existir antes del inicio de la propia evolución.

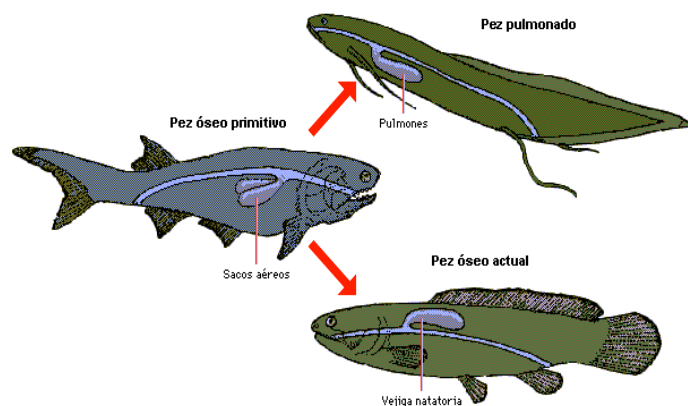
El ADN ha sido descrito como una molécula de alta tecnología que apareció con toda probabilidad algún tiempo después del origen de la vida. Tal vez la molécula con la que está emparentada, el ácido ribonucleico

(ARN), que aún desempeña varias funciones vitales en las células vivas, fue la molécula autorreplicativa original. O tal vez ésta fue un tipo de molécula diferente. Una vez que las moléculas autorreplicativas se habían formado por casualidad, pudo haberse iniciado algo parecido a la selección natural darwiniana: las variaciones presentes en las poblaciones podrían tener su origen en errores aleatorios en el copiado. Las variantes con una replicación especialmente buena habrían predominado automáticamente en el caldo primitivo, mientras que aquellas que no se replicaron, o que lo hicieron de forma errónea, estarían en una proporción relativamente menos numerosa. Una forma de selección natural molecular condujo a una eficacia mayor entre las moléculas que se replicaban.

Al tiempo que la competitividad entre las moléculas que se replicaban aumentó, el éxito debió alcanzar a aquellas que conseguían desarrollar una habilidad o mecanismo especial para su autoconservación y replicación rápida. Estos mecanismos fueron construidos probablemente mediante la manipulación de otras moléculas, tal vez proteínas. Otros mecanismos manipulados fueron aquellas estructuras previas a las membranas que proporcionaron espacios circunscritos donde incluir las reacciones químicas. Pudo haber sido poco después de este estadio cuando las criaturas simples del tipo de las bacterias dieron lugar a los primeros fósiles hace más de 3.000 millones de años. El resto de la evolución puede ser considerada como una continuación de la selección natural de las moléculas replicativas, ahora denominadas genes, debida a su capacidad para construir por sí mismas estructuras eficaces (cuerpos celulares y multicelulares) para su propia supervivencia y reproducción. Tres mil millones de años es un periodo de tiempo largo, y parece que ha sido lo suficientemente prolongado como para haber dado origen a estructuras tan increíblemente complejas como el cuerpo de los vertebrados y de los insectos. Con frecuencia, se hace referencia a los genes como al medio que emplean los cuerpos para reproducirse. Esto es a primera vista innegable, aunque es más cierto el hecho de que los cuerpos son el medio que utilizan los genes para reproducirse.

Los fósiles no se depositaron más que en una pequeña proporción hasta la era del cámbrico, hace casi 600 millones de años. Por aquel entonces, la mayoría de los principales filos de animales (los grupos mayores en los que se clasifica el reino Animal) habían aparecido. Como es obvio, las criaturas con partes esqueléticas duras, incluyendo los dientes, tienen más probabilidades de fosilizarse y por tanto predominan en el registro de fósiles.

Evolución de los organismos que respiran aire

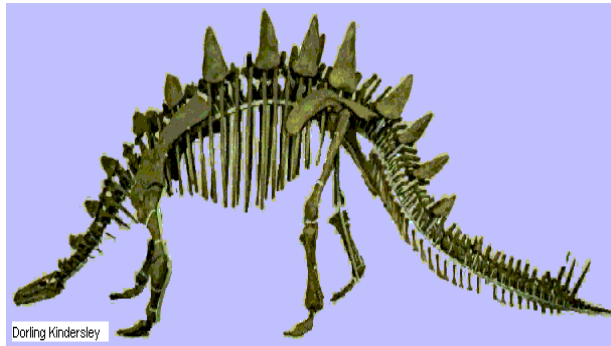


Los pulmones de los organismos que respiran aire y la vejiga natatoria de casi todos los peces actuales han evolucionado a partir de los sacos aéreos dobles de los primitivos peces óseos. En éstos, igual que la vejiga natatoria en los actuales, los sacos aéreos se inflaban y desinflaban para determinar la profundidad a la que nadaba el pez. En otros grupos de peces se transformaron en pulmones primitivos, provistos de abundantes repliegues para maximizar la absorción de oxígeno en un medio pobre en este elemento. Ambos tipos de peces evolucionaron a partir de una adaptación previa, pero dieron lugar a grupos de organismos muy distintos.

Un gran número de los primeros vertebrados aparecieron en yacimientos de hace más de 300 millones de años: criaturas pisciformes, completamente cubiertas por un armazón duro, tal vez adaptadas para escapar de

los Euryptéridos, que eran depredadores submarinos gigantes del tipo de los escorpiones que abundaban en los mares en aquellos tiempos. Dentro de los vertebrados, la Tierra fue colonizada en primer lugar, hace aproximadamente 250 millones de años, por peces con aletas lobuladas y pulmones, después por anfibios y por varios tipos de animales más perfeccionados que denominamos reptiles. Los mamíferos y, más tarde, las aves surgieron de dos ramas diferentes de reptiles. La rápida divergencia de los mamíferos en la rica variedad de tipos que existen hoy en día, desde las zarigüeyas a los elefantes, de los osos hormigueros a los monos, parece que ha sido originada por el vacío dejado por la extinción catastrófica de los dinosaurios hace 65 millones de años.

Los dinosaurios y la evolución de los reptiles



El estegosaurio chino, un enorme herbívoro, tenía uno de los cerebros más pequeños de todos los dinosaurios. Aunque las grandes placas dorsales parecen un dispositivo de defensa frente a depredadores más voluminosos, es posible que sirvieran para disipar el calor del interior del cuerpo. Algunas de las rutas evolutivas abiertas por los reptiles, como las representadas por lagartos, tuátaras, serpientes y tortugas, se mantienen activas, mientras que otras, como la de los dinosaurios, se han extinguido.

Aunque, como es natural, nos detenemos más en la evolución de nuestra propia clase los vertebrados, los mamíferos y los primates estos constituyen sólo una pequeña rama del gran árbol de la vida. Se reconocen algunas docenas de filos de animales, y los vertebrados constituyen sólo un subfilo dentro de uno de ellos. Además del reino Animal, otras agrupaciones evolucionadas que se admiten de forma convencional como reinos son las plantas (reino Vegetal), los hongos (reino *Fungi*) y los protistas unicelulares (reino *Protista*), que se reúnen todos dentro de un grupo principal único, Eucariotas. Las criaturas que no son eucariotas se denominan procariotas (reino *Monera* o Procariotas), en las que se incluyen varios tipos de bacterias (el estado de virus como ser vivo es materia de debate: muchos de ellos son, con toda probabilidad, fragmentos 'evadidos' de material genético, parásitos desde hace relativamente poco tiempo). Hoy en día, la mayoría acepta que las células eucarióticas se originaron como una unión simbiótica de varias células procarióticas. Dentro de las células eucarióticas existen organelos, como las mitocondrias y los cloroplastos, que contienen su propio ADN y que son casi con certeza los descendientes lineales de procariotas ancestrales.

HISTORIA DE LAS IDEAS EVOLUCIONISTAS.

A lo largo de la historia ha sido siempre obvio, para la mayoría de las personas, que la gran diversidad de vida, la increíble perfección con la que están dotados los organismos vivos para sobrevivir y multiplicarse, y la desconcertante complejidad de las estructuras vitales, sólo pueden ser obra de la creación divina. No obstante, una y otra vez han existido pensadores aislados que creían que debía haber una alternativa a la creación sobrenatural.

En la antigua Grecia existía la noción de que las especies se transformaban en otras especies. El espíritu de aquella época de la filosofía griega era buscar explicaciones naturales a los fenómenos. De todas maneras, sus conocimientos biológicos eran escasos.

Aristóteles, gran biólogo y filósofo, planteó un sistema complejo de formas de vida en constante evolución llamado escalera de la naturaleza. Sostuvo el concepto metafísico de que la naturaleza avanza de lo simple e imperfecto a lo complejo y perfecto.

En el Renacimiento aumentó el interés por las ciencias naturales y gran número de eruditos aceptaron como razonable el punto de vista de la evolución de las formas orgánicas.

Antes del siglo XIX, nadie había sido capaz de enunciar un mecanismo razonable que pudiera explicar cómo evolucionan los organismos. Sin embargo, en 1809, el naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck publicó un libro en el que esbozaba una teoría de la evolución animal, y el mecanismo que, según él, podría explicar el proceso.

Jean Baptiste de Lamarck.

Era un famoso zoólogo francés, que como muchos biólogos de su tiempo, suponía que los seres vivos están animados de una fuerza innata y misteriosa con la cual luchan frente al antagonismo del ambiente.

Aceptaba que las adaptaciones a ese ambiente, una vez fijadas, se propagaban a las generaciones sucesivas, o sea que los caracteres adquiridos se heredan. Al desarrollar el concepto de que aparecen nuevos órganos como respuesta a las necesidades de la lucha con el medio, dedujo que su tamaño e importancia se relaciona con la ley del uso y falta de uso, lo cual también se hereda en el curso de las generaciones.

La teoría lamarkista de la transmisión hereditaria de caracteres adquiridos, explicaría la adaptación de muchos animales y vegetales al medio, pero en definitiva es inaceptable, ya que las pruebas genéticas son decisivas en el sentido de que los caracteres adquiridos no se heredan. De lo que hoy está probado, es evidente que no puede haber tal transmisión, ya que las características que se adquieren han de estar sólo en las células del cuerpo, en tanto el rasgo tendría que ser transmitido por los gametos, el óvulo y el espermatozoide; la capacidad hereditaria reside, en el código de ADN que se transmite de una generación a la siguiente.

Charles Darwin



Durante los primeros 22 años de su vida, Charles Darwin no parecía destinado a hacer ninguna contribución a la ciencia biológica. No fue un joven brillante en sus primeros años escolares. A los 16 años, su padre lo hizo ingresar a una escuela de medicina, pero los dos años que pasó allí fueron más desagradables que placenteros. Prefirió ocupar su tiempo libre estudiando o leyendo acerca de la historia natural de varias especies que él mismo había recolectado.

Posteriormente, ingresó a Cambridge, luego de demostrar que sentía interés alguno por la medicina. Durante su estadía, continuó interesado en la historia natural y actividades al aire libre y llamó la atención de uno de sus profesores, quien lo recomendó para participar de un viaje alrededor del mundo. En él, pudo observar y estudiar animales, vegetales y terrenos de los litorales Atlántico y Pacífico de América del Sur. Luego de recorrer diversos lugares, Darwin meditó acerca de todas sus observaciones, lo que lo condujo a rechazar la

teoría de la creación especial y buscó otra explicación para sus observaciones.

La idea de la **selección natural**, surgió en Darwin poco después de su regreso a Inglaterra, pero transcurrieron 20 años ordenando los numerosos datos acumulados que finalmente se convertirían en su obra *El origen de las especies*.

En 1858, conoció a un hombre llamado Alfred Russel Wallace, quien había llegado a la idea de la selección natural, sin conocer la obra darwiniana. Así, por acuerdo mutuo, presentaron juntos un informe sobre su teoría a la Sociedad Linneo de Londres.

LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL.

La explicación propuesta por Darwin y Wallace respecto a la forma en que ocurre la evolución, puede resumirse de la siguiente forma:

- La posibilidad de variación es característica de todas las especies de animales y plantas. Darwin y Wallace suponían que la variación es una de las propiedades innatas de los seres vivos. Hoy, se sabe que hay variaciones heredadas (producidas por mutación) y las no heredadas.
- De cualquier especie nacen más individuos de los que pueden obtener su alimento y sobrevivir. Sin embargo, como el número de individuos de cada especie sigue más o menos constante bajo condiciones naturales, debe deducirse que parece un porcentaje de la descendencia en cada generación. Si la descendencia de una especie prospera en su totalidad y sucesivamente se reproduciera, pronto avasallaría cualquiera otra especie sobre la Tierra.
- Si nacen más sujetos de los que pueden sobrevivir, tiene que declararse una lucha por la existencia, una competencia en busca de espacio y alimento. Esta lucha es directa o indirecta aunque también real, como la de los animales y vegetales para sobrevivir ante condiciones de falta de agua o bajas temperaturas, o a otras condiciones desfavorables del medio ambiente.
- Aquellas variaciones que capacitan mejor a un organismo para sobrevivir en un medio ambiente dado favorecerán a sus poseedores sobre otros organismos menos bien adaptados. Las ideas de la Lucha por la Supervivencia y Supervivencia del más apto son la esencia de la teoría de la selección natural.
- Los individuos supervivientes originarán la siguiente generación y de este modo se transmiten variaciones afortunadas a la siguiente generación y a la siguiente. Así, este proceso proporcionaría a sucesivas generaciones de organismos mejores adaptaciones a su medio ambiente.

Darwin y Wallace reconocieron que los animales y plantas pueden exhibir variaciones que no son ni una ventaja ni un inconveniente para ellos en su supervivencia dentro de un medio ambiente dado.

DARWINISMO

Es importante tener en cuenta dos aspectos muy distintos del aporte de Darwin. Él recogió un gran número de pruebas que demostraban que la evolución había tenido lugar y elaboró la única teoría conocida sobre los mecanismos de la evolución de las especies. Darwin conocía algunas pruebas fósiles y las utilizó para demostrar el hecho de la evolución, aún cuando los geólogos de su época no fueron capaces de adjudicar fechas exactas a dichos fósiles. En 1862, el eminente físico lord Kelvin inquietó a Darwin al demostrar en su calidad de autoridad, y hoy sabemos que se equivocó, que el Sol, y por tanto la Tierra, no podía tener una antigüedad superior a 24 millones de años. Aunque esta estimación era mucho más acertada que la fecha de 4004 a. C. que en aquel entonces apoyaba la Iglesia para la creación, no concedía el tiempo suficiente que necesitaba la evolución que Darwin proponía. Kelvin utilizó esta estimación y su inmenso prestigio científico como herramientas en contra de la teoría de la evolución. Su error estaba basado en la presunción de que el Sol liberaba calor mediante combustión, en lugar de por fusión nuclear, algo difícil de saber en aquella época.

Además de los fósiles, Darwin utilizó otra prueba menos directa, aunque en muchos sentidos más

convinciente, para demostrar el hecho de que la evolución había tenido lugar. Las modificaciones que habían sufrido los animales y plantas domesticados eran una prueba persuasiva de que las variaciones evolutivas eran posibles, y de la eficacia del equivalente artificial del mecanismo de evolución propuesto por Darwin, la selección natural. Por ejemplo, la existencia de razas locales aisladas tiene una explicación fácil en la teoría de la evolución; la teoría de la creación sólo podría explicarlas si se asumen numerosos focos de creación esparcidos por toda la superficie terrestre. La clasificación jerárquica en la que se distribuyen de forma natural los animales y las plantas sugiere un árbol familiar: la teoría de la creación tiene que establecer suposiciones complejas y artificiales acerca de los temas y variaciones que cruzaban la mente del creador. Darwin también utilizó como prueba de esta teoría el hecho de que algunos órganos observados en adultos y embriones parecían ser vestigios. De acuerdo con las teorías de la evolución, estos órganos, como los diminutos huesos de miembros ocultos de las ballenas, son un remanente de los miembros o patas que utilizaban para caminar sus antecesores terrestres. Su explicación plantea problemas a la teoría de la creación. Por lo general, la prueba de que el proceso de la evolución ha existido consiste en un gran número de observaciones detalladas que, en conjunto, adquieren sentido si asumimos la teoría de la evolución, pero que sólo podrían ser explicadas por la teoría de la creación si suponemos que el creador lo disponía cuidadosamente para confundirnos. Las pruebas moleculares modernas han contribuido a demostrar la teoría de la evolución más allá de las ideas más extravagantes de Darwin, y el proceso de la evolución tiene tantas garantías de seguridad como cualquier ciencia.

Refiriéndonos de nuevo a la evolución, la teoría que Darwin y Wallace propusieron de su mecanismo, la selección natural, tiene menos garantías. Ésta sugiere la supervivencia no aleatoria de variaciones de las características hereditarias originadas al azar. Otros británicos victorianos, como Patrick Matthew y Edward Blyth, habían propuesto con anterioridad algo parecido, aunque en apariencia lo consideraron sólo como una fuerza negativa. Parece que Darwin y Wallace fueron los primeros que se dieron cuenta de todo su potencial como una fuerza positiva para dirigir la evolución de todo ser vivo. Evolucionistas anteriores como el abuelo de Darwin, Erasmus, se habían inclinado hacia una teoría alternativa del mecanismo de la evolución, asociada en la actualidad por lo general al nombre de Lamarck. Esta enunciaba que las mejoras adquiridas durante la vida de un organismo, como el crecimiento de los órganos con el uso y su atrofia con el desuso, eran hereditarias. Esta teoría de la herencia de las características adquiridas tiene un atractivo emotivo aunque la evidencia no la apoya, ni es teóricamente convincente. Incluso si la información genética pudiera de alguna manera viajar 'hacia atrás' desde los cuerpos celulares al material hereditario, es casi inconcebible que el desarrollo embrionario pudiera invertirse de forma que las mejoras adquiridas durante la vida de un animal se codificaran de nuevo en sus genes. Inconcebible o no, la evidencia está en su contra. En la época de Darwin existían más dudas acerca de esta cuestión y, de hecho, el propio Darwin consideró una versión personalizada del Lamarckismo, en aquellos momentos en que su teoría de la selección natural se enfrentaba a dificultades.

Aquella dificultad surgió de las ideas que existían en aquella época sobre la naturaleza de la herencia. En el siglo XIX se asumía casi de forma universal que la herencia era un proceso combinado. En esta teoría, los descendientes no sólo tienen un carácter y apariencia intermedia, producto de la combinación de la de sus padres, sino que los factores hereditarios que transmiten a su propia descendencia son así mismo, combinaciones intermedias debido a que se produce una inextricable fusión. Se puede demostrar que si la herencia es de tipo combinada es casi imposible que la selección natural darwiniana actúe, ya que la variación disponible se divide a la mitad en cada generación. Esto se expuso en 1867 y preocupó a Darwin lo suficiente como para conducirlo hacia el Lamarckismo. Este concepto pudo haber contribuido también al hecho aislado de que el darwinismo fuera relegado temporalmente a principios del siglo XX. La solución al problema que tanto inquietó a Darwin descansa en la teoría de la herencia particular desarrollada por Johann Mendel y publicada en 1865, pero que desafortunadamente no fue leída por Darwin, ni prácticamente por nadie, hasta después de su muerte.

NEODARWINISMO

Los estudios de Mendel, retomados a finales del siglo, demostraron lo que Darwin insinuó vagamente en

cierta época, que la herencia es particular, no combinada. Sean o no los descendientes, formas intermedias entre sus dos padres, ellos heredan y transmiten partículas hereditarias separadas; que hoy en día denominamos genes. Un individuo hereda o no un gen específico de uno de sus padres. Esto mismo puede aplicarse a los padres, por tanto un individuo puede también heredar o no un gen específico de uno de sus abuelos. Cada uno de sus genes procede de uno de sus abuelos y, antes de ello, de uno particular de sus bisabuelos. Este argumento puede ser aplicado repetidamente a un número indefinido de generaciones. Los genes únicos y separados se distribuyen de forma independiente a través de las generaciones como en las cartas en una baraja, en lugar de combinarse como los ingredientes de un puré.

Esto marca la diferencia de la loable matemática de la teoría de la selección natural. Si la herencia es particular, la selección natural puede actuar. Como establecieron por primera vez el matemático británico G. H. Hardy y el científico alemán W. Weinberg, no existe una tendencia propia de los genes a desaparecer del conjunto de genes. Si lo hacen será debido a procesos fortuitos, o a la selección natural – porque algo relativo a dichos genes influye en la probabilidad de que los individuos que los posean sobrevivan y se reproduzcan. La versión moderna del darwinismo, denominada Neodarwinismo, está basada en esta idea. Esta fue elaborada entre los años 1920 y 1930 por los genetistas R. A. Fisher, J. B. S. Haldane y Sewall Wright, y consolidada con posterioridad en la década de los años cuarenta en la síntesis conocida como Neodarwinismo. La revolución reciente experimentada por la biología molecular iniciada en la década de los años cincuenta, ha reforzado y confirmado, más que modificado, la teoría de los años 1930 y 1940.

La teoría genética moderna de la selección natural puede resumirse en lo siguiente: los genes de una población de animales o plantas que se entrecruzan sexualmente constituyen un conjunto de genes. Los genes compiten en este conjunto de la misma manera que las moléculas primitivas que se reproducían lo hacían en el caldo primitivo. En la práctica, la vida de los genes del conjunto de genes transcurre o asentándose en cuerpos individuales que ellos ayudan a construir, o transmitiéndose de un cuerpo a otro a través del espermatozoide o del óvulo en el proceso de la reproducción sexual. Ésta mantiene los genes mezclados y el hábitat a largo plazo de los genes es el conjunto genético. Cualquier gen que se origina en él es resultado de una mutación u error aleatorio en el proceso de copia de los genes. Una vez que se ha producido una mutación nueva, ésta puede extenderse a través del conjunto genético por medio de la mezcla sexual.

La mutación es el origen último de la variación genética. La reproducción sexual y la recombinación genética debida al cruzamiento, muestran que la variación genética se distribuye con rapidez y se recombina en el conjunto genético. Es probable que de cualquier gen de un conjunto genético existan varias copias que procedan de la misma mutación, o de mutaciones paralelas independientes. Por consiguiente, se puede decir que cada gen tiene una frecuencia en el conjunto de genes. Mientras que algunos genes, como el del albinismo, son genes raros en él, otros son habituales. En el ámbito de la genética, la evolución puede definirse como el proceso responsable de la variación de la frecuencia de los genes en el conjunto genético.

Existen varias razones que explican la causa por la que la frecuencia de los genes puede variar: inmigración, emigración, desplazamientos aleatorios y selección natural. La inmigración, emigración y las desviaciones aleatorias no tienen demasiado interés desde el punto de vista de la adaptación, aunque en la práctica pueden ser muy importantes. Sin embargo, la selección natural es fundamental para explicar la mejora de la adaptación, la compleja organización funcional de la vida y aquellos atributos de progreso que, discutiblemente, se pueden exhibir como evolución. La dotación genética de los organismos influye sobre su propio desarrollo. Algunos tienen mejores cualidades para sobrevivir y reproducirse que otros. Los organismos que son buenos, es decir aquellos cuyas características para sobrevivir y reproducirse son mejores, tenderán a aportar más genes a los conjuntos genéticos del futuro que aquellos cuyas características sean malas para estos fines: los genes que tienden a formar organismos buenos serán predominantes en los conjuntos genéticos. La selección natural se traduce en el distinto éxito que alcanzan los organismos en la supervivencia y reproducción: esto es importante debido a las consecuencias que supone para la supervivencia de los genes en el conjunto genético.

No todas las muertes selectivas conducen a cambios evolutivos. Por el contrario, la mayor parte de la selección natural se denomina selección estabilizadora, por cuanto que elimina genes del conjunto genético que tienden a producir desviaciones de una forma que ya es óptima. Pero cuando las condiciones del medio cambian, bien por una catástrofe natural o por una evolución más perfecta de otras criaturas (depredadores, víctimas, parásitos y otros), la selección puede conducir a una variación evolutiva.

El origen de las especies y la evolución de la diversidad

La evolución bajo la influencia de la selección natural conduce a una mejora adaptativa, y se encuentre o no bajo esta influencia, lleva a la divergencia y a la diversidad. En un momento o en otro, muchos cientos de millones de especies diferentes han evolucionado a partir de un antecesor único. El proceso por el que una especie se divide en dos se denomina especiación. La divergencia posterior conduce a una subdivisión más amplia de las unidades taxonómicas géneros, familias, órdenes, clases, filos y reinos. Incluso criaturas tan diferentes como los caracoles y los monos, derivan de antecesores que en un proceso de especiación se separaron originalmente de una especie única.

La mayoría acepta que el primer paso en la especiación es normalmente la separación geográfica. Una especie se divide de forma accidental en dos poblaciones separadas geográficamente. Con frecuencia pueden existir subpoblaciones aisladas en islas, que en sentido general incluyen islas de agua en tierra (lagos) e islas de vegetación en desiertos (oasis). Incluso en una pradera los árboles pueden ser islas efectivas para algunos de sus pequeños habitantes. El aislamiento geográfico significa ausencia de flujo genético y carencia de contaminación de cada conjunto de genes por otro. Bajo estas condiciones, la frecuencia media de los genes puede variar en los dos conjuntos genéticos, bien por las distintas presiones de selección o por los cambios estadísticos aleatorios en las dos áreas. Después de un periodo de divergencia genética suficiente en situación de aislamiento geográfico, las dos subpoblaciones dejan de ser capaces de entrecruzarse, incluso si circunstancias posteriores dan lugar a que se reúnan de nuevo. Cuando dejan de poder reproducirse entre ellos, se dice que se ha producido la especiación y que una nueva especie (o dos) ha surgido. Esta definición, desde el punto de vista biológico, de las especies no se puede aplicar a los organismos que no se reproducen sexualmente. La sugerencia de que la selección natural puede por sí misma reforzar la divergencia entre especies incipientes penalizando cualquier tendencia hacia el hibridismo, es controvertida.

• La teoría neutral

La selección natural es la única teoría conocida que puede explicar la existencia de la adaptación en la naturaleza. Sin embargo, esto no significa que la selección natural sea la fuerza que dirige toda la evolución, ya que no toda variación evolutiva es necesariamente adaptativa. Concretamente, a escala molecular existe un apoyo creciente a la idea de que la mayoría de las variaciones evolutivas son en realidad neutrales. Esta 'teoría neutral de la evolución' ha sido defendida por el distinguido genetista japonés Motoo Kimura. La teoría neutral no afirma que los genes no estén realizando algo útil, más bien sugiere que formas diferentes del mismo gen son indistinguibles en cuanto a sus efectos. Por ello, una mutación de una forma de un gen a otra es neutral en cuanto a que la modificación no afecta al fenotipo. El ejemplo más obvio es sinónimo de mutación. Cuando el código genético está degenerado (esto es, más de un codón puede conducir al mismo aminoácido), una mutación de un gen a su sinónimo exacto no tiene el efecto que la selección natural predice, aunque en el ámbito de la genética molecular se considera una mutación verdadera. Incluso donde las mutaciones no tienen el mismo significado en el ADN, las proteínas que éstas codifican pueden sufrir una acción enzimática idéntica (ya que la mutación puede no afectar a la estructura tridimensional de la proteína). La expresión fenotípica final de las dos formas del gen puede ser idéntica por tanto, y la mutación de una forma por otra es neutral. Kimura y sus colaboradores apuntaron la evidencia de que la mayoría de las sustituciones de los genes en la naturaleza era neutral. Es decir, bajo su punto de vista, es la principal causa de variación genética en las poblaciones.

La teoría neutral se describe algunas veces como antidarwiniana, aunque ello es un gran error. Las mutaciones

neutrales son equivalentes a los cambios experimentados por la tipografía desde la época de los romanos a los días de Baskerville: el significado de las frases escritas es invariable. La selección darwiniana juzga a los genes por su expresión fenotípica por el significado de sus frases. Si una mutación carece de efectos sobre el fenotipo es puramente un cambio de tipografía la selección natural será indiferente a ésta. La teoría neutral no se pronuncia, de una forma o de otra, acerca de la importancia de la selección darwiniana a nivel de los fenotipos.

La teoría neutral fue muy discutida cuando se propuso por primera vez a finales de la década de los años sesenta, tal vez en parte porque fue mal interpretada, e incluso extendida de forma errónea, como antidarwiniana. Desde aquel momento ha ganado terreno y en la actualidad, es apoyada por la mayoría. Una consecuencia interesante de ésta es la idea de un 'reloj genético molecular'. Si la mayoría de las sustituciones genéticas son neutras, es de esperar que la tasa de sustituciones sea más o menos constante para cualquier locus genético determinado. Suponiendo esto, la época en la que vivió el antecesor común de cualquier pareja de especies se puede calcular a partir del número de diferencias en los aminoácidos entre ambas especies. Al principio, dichas fechas pueden ser medidas en unidades arbitrarias, aunque pueden calibrarse en millones de años para cualquier gen dado, usando linajes donde el registro fósil es rico. Los puntos de bifurcación que antes hemos mencionado entre los linajes del ser humano y de los monos se han fechado a partir de pruebas de este tipo.

• Niveles de selección

La selección natural elige el 'más apto', aunque ¿qué es el más apto? Para Darwin la respuesta era clara: los organismos más capacitados. Para Darwin aptitud significaba cualquier cualidad que ayudaba a un organismo a sobrevivir y reproducirse. Los componentes de la aptitud eran cualidades como extremidades que permitían correr a gran velocidad, agudeza de visión, leche abundante de alta calidad. Más tarde 'aptitud' se convirtió en un término técnico utilizado por genetistas matemáticos para referirse a todo aquello que es favorecido por la selección natural. Como una consecuencia trivial de esto, es posible argumentar que la supervivencia del más apto es una tautología.

Sin oponerse al énfasis que Darwin concedía a la supervivencia y a la reproducción, otros evolucionistas han considerado la selección natural como una elección entre grandes unidades: grupos de individuos o especies. Por ejemplo, las limitaciones de la agresión han sido explicadas como consecuencia de la selección natural entre las especies: aquellas especies cuyos miembros se dañaban entre sí se extinguieron. Actualmente el "seleccionismo de grupo", al menos en este sentido simplista e ingenuo, está desacreditado. Las décadas de los años sesenta y setenta fueron testigos de una marcha atrás de los teóricos hacia el rigor del Neodarwinismo de la década de los años treinta (ver arriba), lejos del seleccionismo de grupo. Los cambios evolutivos vienen dados por la sustitución de genes en los conjuntos de genes y éstos suelen ser resultado de las diferencias en los efectos genéticos sobre la supervivencia y la reproducción. También se reconocieron formas indirectas y sutiles en las que los genes pueden influir en su supervivencia. Por ejemplo, las hormigas obreras son estériles, pero pueden afectar a la representación de copias de sus genes en el conjunto de genes, favoreciendo la reproducción de sus parientes cercanos, como sus madres o sus hermanas reproductoras. En un progreso teórico notable, W.D. Hamilton propuso "el más apto inclusivo" como una generalización de "el más apto darwiniano" que tenía en cuenta dichos efectos familiares indirectos. La frase selección familiar se utiliza adecuadamente para distinguir esta importante teoría de la desacreditada 'selección de grupos' a la que algunas veces se parece si se toma en un sentido superficial y erróneo.

• Selección sexual

Darwin hizo una distinción entre selección natural, que favorecía los órganos y estructuras orientadas a la supervivencia, y selección sexual que favorecía aquellos logros dirigidos a obtener pareja, por combate directo con los miembros de su propio sexo, o por su atractivo para el sexo opuesto (que a veces se denominan selección intrasexual y selección intersexual, respectivamente, aunque su uso incita a error). Darwin quedó

impresionado por el hecho de que, con frecuencia, las cualidades de atractivo sexual eran contrarias a aquellas que conducían a la supervivencia. Un ejemplo notorio son las colas llamativas e incómodas de las aves del paraíso, que deben estorbarles durante el vuelo y son visibles para los depredadores. Sin embargo, Darwin se dio cuenta que estos obstáculos podrían merecer la pena si también atraían a las hembras. Es probable que un macho que consigue persuadir a una hembra para que se aparee con él en lugar de con un rival contribuya con sus genes a los conjuntos de genes futuros. Los genes de las colas con atractivo sexual tienen por fuerza una ventaja que compensa a las desventajas que se admiten.

La distinción establecida por Darwin entre selección natural y sexual algunas veces conduce a confusión. Por ejemplo, desde el punto de vista de Darwin la matriz y las ubres, aunque son órganos de reproducción, evolucionan por selección natural, no por selección sexual. Esto es debido a que no ayudan a sus poseedores a conseguir pareja en los enfrentamientos con competidores del mismo sexo. Los penes también evolucionan bajo la influencia de la selección natural, no de la selección sexual, a menos que algunas características de su aspecto ayuden a los machos a asegurarse las hembras frente a machos rivales. Darwin podría admitir que por ejemplo el pene brillante de ciertos monos evolucionó con probabilidad por selección sexual. Los dientes, en la medida en la que están adaptados para la alimentación, son modelados por la selección natural. En la medida en que son utilizados por los machos para intimidar a sus rivales masculinos (por ejemplo, los colmillos de un jabalí) o atraer a su pareja, son modelados mediante selección sexual.

Wallace, el codescubridor de la selección natural, disentía de Darwin respecto a la selección sexual. Él creía que detrás de todas las características aparentemente ornamentales existía una función útil que debíamos buscar. Más tarde hizo la concesión de que algunos adornos eran utilizados por los machos para atraer a las hembras, aunque pensaba que dichos machos estaban siempre anunciando esta cualidad que las hembras beneficiaban mediante la elección. Por el contrario, Darwin creía que los caracteres seleccionados sexualmente como las colas de las aves del paraíso eran inútiles excepto en la medida en que se adecuaban a los caprichos de la hembra. Consideró estos últimos como algo dado, algo que no necesitaba explicación.

Más tarde algunos escépticos creyeron que la selección natural podría actuar inevitablemente sobre las hembras para cambiar sus gustos, de modo que no fueran atraídas por más tiempo por cualidades que al heredar sus hijos sólo podían ponerlos en peligro. Tras la muerte de Darwin, la teoría de la selección sexual fue desprestigiada durante un tiempo. El gran genetista británico R.A. Fisher, estadista y eugenicista ya mencionado con anterioridad, resucitó la teoría empleando ingeniosos razonamientos. Se supone que el gusto de las hembras está bajo control genético. Cada individuo, de cualquier sexo, tenderá a heredar los genes maternos que favorecieron la elección de su padre, y los genes paternos para las cualidades que le hicieron ser elegido. Esta correlación, llamada hoy técnica e inútilmente desequilibrio de unión, puede en teoría, bajo algunas circunstancias, conducir a 'una fuga' de la selección de numerosas exageraciones extravagantes de la cualidad preferida. Fisher sostiene que incluso si la tendencia prevalece en el gusto de las hembras es por cualidades de los machos que son perjudiciales para la supervivencia de éstos, la selección puede tender a favorecer el atractivo sexual por su propio bien. Tales extravagancias como el abanico del pavo real, los entramados contruidos por determinadas aves de Australia y Nueva Guinea, y la misteriosa belleza del canto de las aves, pueden haber evolucionado a través del tipo de selección sexual de fuga concebida por Fisher.

Algunos teóricos más recientes han retornado a un punto de vista más parecido al de Wallace. Ellos creen que la ornamentación extravagante de los machos anuncia su cualidad masculina original y que su extravagancia, en apariencia exagerada, se desarrolla como una forma de confirmar dicha cualidad ante hembras que de otra manera seguirían escépticas. Esta controversia entre el punto de vista de Darwin respecto a la ornamentación como llamamiento a 'el gusto' femenino arbitrario, y el de Wallace como anuncio de una cualidad original, persiste hasta nuestros días con enfoques actuales, y no muestra señales de alcanzar una resolución final.

¿Es progresiva la evolución?

La antigua idea neoplatónica de una gran cadena de la vida, con seres unicelulares en el extremo inferior y el

hombre inmediatamente por debajo de los ángeles, es previa a la evolución aunque, por desgracia, se confunde con ella con facilidad. Lamarck veía la evolución como el ascenso progresivo en una escalera con formas de vida destinadas a convertirse en otras situadas en un nivel superior. Producir sus formas intermedias, es el concepto erróneo que subyace al desafío de los creacionistas hacia los evolucionistas. Algunas veces incluso solicitan formas intermedias entre perros y gatos. Como es natural, en el modelo de evolución actual las distintas especies no son los peldaños de una escalera pero sí las ramas de un árbol. Frases como descendiendo en la escala evolutiva a los gusanos planos, o ascendiendo a los primates más superiores están mal orientadas y no tienen lugar en el léxico de la evolución, al menos cuando nos referimos a animales actuales.

Cuando nos referimos a animales del pasado y al archivo fósil hay que preguntarse si existe un cambio progresivo con el tiempo. Con frecuencia los biólogos disienten en la respuesta. Parte de los desacuerdos residen en la terminología sobre qué es lo que se entiende por progreso. Desde una perspectiva global, el progreso es innegable. Antes de una fecha determinada toda la vida era procariota. Después de ésta hubo vida procariota y eucariota.

Otra fecha decisiva separa el tiempo en el que toda la vida eucariota era unicelular, de otro posterior en el que era unicelular y pluricelular. Fechas posteriores separan la vida puramente acuática de la vida terrestre y acuática, y después de la acuática, terrestre y aérea. Respecto a si el tamaño medio cerebral ha aumentado o no, está claro que el tamaño máximo del cerebro lo ha hecho.

Otro sentido de 'progreso' se refiere a las variaciones dentro de linajes de descendientes de antecesores particulares. Se ha mantenido que existe una tendencia en varios linajes de vertebrados fósiles a que el tamaño cerebral aumente, por separado y de forma repetida. La Regla de Cope establece que el tamaño del cuerpo tiende a incrementarse con el tiempo dentro del linaje fósil, pero esta regla no es de ninguna manera cierta en sentido universal. El 'efecto de la Reina Roja' (que recibe el nombre del personaje de Lewis Carroll que informó a Alicia de que en su país había que correr tanto como se pudiera para permanecer en el mismo lugar) es una explicación teórica para un progreso local limitado de este tipo.

Mucho antes de que el nombre de la Reina Roja fuese acuñado, R. A. Fisher había reconocido la importancia del efecto. Bajo el encabezamiento de Deterioro del medio Fisher (1930) escribió: Si un organismo se sitúa en cualquier nivel alto de adaptación para el lugar que ocupa en su medio, esta adaptación estará constantemente amenazada. Por lo tanto, para la mayoría de los organismos el entorno físico puede ser considerado como en constante deterioro. Es probable que los cambios evolutivos de los organismos asociados sean más importantes que los cambios climáticos. Al tiempo que cada organismo se perfecciona, también lo harán sus enemigos y competidores, y esto, desde el punto de vista que afecta a cada organismo y tal vez de forma más importante, tendrá el mismo efecto sobre el deterioro del medio. En esta cita hay que considerar 'especies' en el lugar de 'organismos'. La idea esencial es similar a la de la carrera armamentista: como los depredadores 'gastan' más en adaptaciones dirigidas a cazar una presa, la víctima para mantenerse en el mismo lugar tiene que gastar más en las adaptaciones que le permiten escapar de los depredadores. Y viceversa, de modo que existe una espiral progresiva de perfecciones costosas en el equipamiento, aunque su eficacia no mejora ya que el otro bando en la carrera armamentista progresa en paralelo.

FILOGENIA

La historia evolutiva de cualquier grupo de organismos, se conoce como filogenia. Es básico en cualquier aspecto de las investigaciones saber qué organismos están estrechamente relacionados, es decir, cuáles tienen antecesores comunes en el pasado reciente y cuáles tienen antecesores comunes sólo en el pasado más distante.

¿QUÉ CAUSA VARIACIÓN EN LAS POBLACIONES?

La parte medular de la teoría de Darwin respecto a la selección natural, fue considerar que hay variación dentro de cada población natural. Dedujo que debido a estas variaciones, ciertos individuos estarían mejor dotados para adaptarse a su medio ambiente. Estos individuos que estuvieran mejor adaptados, podrían tener una mejor oportunidad para dejar más descendencia que los individuos menos favorablemente adaptados. Por lo tanto, después de muchas generaciones, aquellos individuos con las adaptaciones más favorables formarían la mayor parte de la población. En este sentido, esa población habría evolucionado lo bastante como para estar más favorablemente adaptada a un medio.

Darwin sabía perfectamente que su teoría se apoyaba en la suposición de que los individuos de una población varían entre sí, pensó que si los individuos y sus descendientes fueran exactamente iguales entre sí, ningún proceso selectivo podría alterar la población.

No obstante que examinó cuidadosamente los individuos de una misma especie, siempre encontró ligeras variaciones. Darwin nunca pudo explicar la causa de esta variabilidad. Como se sabe ahora, la capacidad para la variación reside específicamente en el material genético. Los biólogos se dieron cuenta plenamente, de este hecho, hasta el siglo XX.

GENÉTICA

La **Genética**, es el estudio científico de cómo se transmiten los caracteres físicos, bioquímicos y de comportamiento de padres a hijos. Este término fue acuñado en 1906 por el biólogo británico William Bateson. Los genetistas determinan los mecanismos hereditarios por los que los descendientes de organismos que se reproducen de forma sexual no se asemejan con exactitud a sus padres, y las diferencias y similitudes entre padres e hijos que se reproducen de generación en generación según determinados patrones. La investigación de estos últimos ha dado lugar a algunos de los descubrimientos más importantes de la biología moderna.

• Origen de la genética

La ciencia de la genética nació en 1900, cuando varios investigadores de la reproducción de las plantas descubrieron el trabajo del monje austríaco Gregor Mendel, que aunque fue publicado en 1866 había sido ignorado en la práctica. Mendel, que trabajó con la planta del guisante (chícharo), describió los patrones de la herencia en función de siete pares de rasgos contrastantes que aparecían en siete variedades diferentes de esta planta. Observó que los caracteres se heredaban como unidades separadas, y cada una de ellas lo hacía de forma independiente con respecto a las otras. Señaló que cada progenitor tiene pares de unidades pero que sólo aporta una unidad de cada pareja a su descendiente. Más tarde, las unidades descritas por Mendel recibieron el nombre de genes.

• Bases físicas de la herencia

Poco después del redescubrimiento de los trabajos de Mendel, los científicos se dieron cuenta de que los patrones hereditarios que él había descrito eran comparables a la acción de los cromosomas en las células en división, y sugirieron que las unidades mendelianas de la herencia, los genes, se localizaban en los cromosomas. Ello condujo a un estudio profundo de la división celular.

Cada célula procede de la división de otra célula. Todas las células que componen un ser humano derivan de las divisiones sucesivas de una única célula, el cigoto, que se forma a partir de la unión de un óvulo y un espermatozoide. La composición del material genético es idéntica en la mayoría de las células y con respecto al propio cigoto (suponiendo que no se ha producido ninguna mutación). Cada célula de un organismo superior está formada por un material de aspecto gelatinoso, el citoplasma, que contiene numerosas estructuras pequeñas. Este material citoplasmático envuelve un cuerpo prominente denominado núcleo. Cada núcleo contiene cierto número de diminutos cromosomas filamentosos. Ciertos organismos simples, como las

algas verdeazuladas y las bacterias, carecen de un núcleo delimitado aunque poseen un citoplasma que contiene uno o más cromosomas.

Los cromosomas varían en forma y tamaño y por lo general se presentan en parejas. Los miembros de cada pareja, llamados cromosomas homólogos, tienen un estrecho parecido entre sí. La mayoría de las células del cuerpo humano contienen 23 pares de cromosomas, en tanto que la mayor parte de las células de la mosca del vinagre o de la fruta, *Drosophila*, contienen cuatro pares, y la bacteria *Escherichia coli* tiene un cromosoma único en forma de anillo. En la actualidad, se sabe que cada cromosoma contiene muchos genes, y que cada gen se localiza en una posición específica, o locus, en el cromosoma.

El proceso de división celular mediante el cual una célula nueva adquiere un número de cromosomas idéntico al de sus progenitores se denomina mitosis. En la mitosis cada cromosoma se divide en dos fragmentos iguales, y cada uno emigra hacia un extremo de la célula. Tras la división celular, cada una de las dos células resultantes tiene el mismo número de cromosomas y genes que la célula original. Por ello, cada célula que se origina en este proceso posee el mismo material genético. Los organismos unicelulares simples y algunas formas pluricelulares se reproducen por mitosis, que es también el proceso por el que los organismos complejos crecen y sustituyen el tejido envejecido.

Los organismos superiores que se reproducen de forma sexual se forman a partir de la unión de dos células sexuales especiales denominadas gametos. Los gametos se originan mediante meiosis, proceso de división de las células germinales. La meiosis se diferencia de la mitosis en que sólo se transmite a cada célula nueva un cromosoma de cada una de las parejas de la célula original. Por esta razón, cada gameto contiene la mitad del número de cromosomas que tienen el resto de las células del cuerpo. Cuando en la fecundación se unen dos gametos, la célula resultante, llamada cigoto, contiene toda la dotación doble de cromosomas. La mitad de estos cromosomas proceden de un progenitor y la otra mitad del otro.

• La transmisión de genes

La unión de los gametos combina dos conjuntos de genes, uno de cada progenitor. Por lo tanto, cada gen, es decir, cada posición específica sobre un cromosoma que afecta a un carácter particular, está representado por dos copias, una procedente de la madre y otra del padre. Cada copia se localiza en la misma posición sobre cada uno de los cromosomas pares del cigoto. Cuando las dos copias son idénticas se dice que el individuo es **homocigótico** para aquel gen particular. Cuando son diferentes, es decir, cuando cada progenitor ha aportado una forma distinta, o alelo, del mismo gen, se dice que el individuo es **heterocigótico** para dicho gen. Ambos alelos están contenidos en el material genético del individuo, pero si uno es dominante, sólo se manifiesta éste. Sin embargo, como demostró Mendel, el carácter recesivo puede volver a manifestarse en generaciones posteriores (en individuos homocigóticos para sus alelos).

Por ejemplo, la capacidad de una persona para pigmentar la piel, el cabello y los ojos, depende de la presencia de un alelo particular (*A*), mientras que la ausencia de esta capacidad, denominada albinismo, es consecuencia de otro alelo (*a*) del mismo gen (por consenso, los alelos se designan siempre por una única letra; el alelo dominante se representa con una letra mayúscula y el recesivo con una minúscula). Los efectos de *A* son dominantes; los de *a*, recesivos. Por lo tanto, los individuos heterocigóticos (*Aa*), así como los homocigóticos (*AA*), para el alelo responsable de la producción de pigmento, tienen una pigmentación normal. Las personas homocigóticas para el alelo que da lugar a una ausencia de pigmentación (*aa*) son albinas. Cada hijo de una pareja en la que ambos son heterocigóticos (*Aa*) tienen un 25% de probabilidades de ser homocigóticos *AA*, un 50% de ser heterocigóticos *Aa*, y un 25% de ser homocigóticos *aa*. Sólo los individuos que son *aa* serán albinos. Observamos que cada hijo tiene una posibilidad entre cuatro de ser albino, pero no es exacto decir que en una familia, una cuarta parte de los niños estarán afectados. Ambos alelos estarán presentes en el material genético del descendiente heterocigótico, quien originará gametos que contendrán uno u otro alelo. Se distingue entre la apariencia, o característica manifestada, de un organismo, y los genes y alelos que posee. Los caracteres observables representan lo que se denomina el fenotipo del organismo, y su composición

genética se conoce como genotipo.

Éste no es siempre el caso en el que un alelo es dominante y el otro recesivo. Por ejemplo, el dondiego de noche puede tener flores de color rojo, blanco o rosa. Las plantas con flores rojas pueden tener dos copias del alelo *R* para el color rojo de las flores, y por lo tanto son homocigóticas *RR*. Las plantas con flores blancas tienen dos copias del alelo *r* para el color blanco de las flores, y son homocigóticas *rr*. Las plantas con una copia de cada alelo, heterocigóticas *Rr*, son rosas, es decir, una mezcla de colores producida por los dos alelos.

Rara vez la acción de los genes es cuestión de un gen aislado que controla un solo carácter. Con frecuencia un gen puede controlar más de un carácter, y un carácter puede depender de muchos genes. Por ejemplo, es necesaria la presencia de al menos dos genes dominantes para producir el pigmento violeta en las flores de la planta del guisante de olor. Estas plantas que son homocigóticas para alguno o ambos de los alelos recesivos implicados en el carácter del color producen flores blancas. Por lo tanto, los efectos de un gen pueden depender de cuáles sean los otros genes presentes.

• Herencia cuantitativa

Los caracteres que se expresan como variaciones en cantidad o extensión, como el peso, la talla o el grado de pigmentación, suelen depender de muchos genes, así como de las influencias del medio. Con frecuencia, los efectos de genes distintos parecen ser aditivos, es decir, parece que cada gen produce un pequeño incremento o descenso independiente de los otros genes. Por ejemplo, la altura de una planta puede estar determinada por una serie de cuatro genes: *A*, *B*, *C* y *D*. Supongamos que cuando su genotipo es *aabbccdd*, la planta alcanza una altura media de 25 cm, y que cada sustitución por un par de alelos dominantes aumenta la altura media en unos 10 centímetros. En el caso de una planta que es *AABBccdd* su altura será de 45 cm, y en aquella que es *AABBCCDD* será de 65 centímetros. En realidad, los resultados no suelen ser tan regulares. Genes diferentes pueden contribuir de forma distinta a la medida total, y ciertos genes pueden interactuar, de modo que la aportación de uno depende de la presencia de otro. La herencia de características cuantitativas que dependen de varios genes se denomina herencia poligénica. La combinación de influencias genéticas y del medio se conoce como herencia multifactorial.

• Ligamiento genético y mapa genético

El principio de Mendel según el cual los genes que controlan diferentes caracteres son heredados de forma independiente uno de otro es cierto sólo cuando los genes existen en cromosomas diferentes. El genetista estadounidense Thomas Hunt Morgan y sus colaboradores demostraron en una serie amplia de experimentos con moscas de la fruta o del vinagre (que se reproducen con gran velocidad), que los genes se disponen de forma lineal en los cromosomas y que cuando éstos se encuentran en el mismo cromosoma, se heredan como una unidad aislada mientras el propio cromosoma permanezca intacto. Los genes que se heredan de esta forma se dice que están ligados.

Sin embargo, Morgan y su grupo observaron también que este ligamiento rara vez es completo. Las combinaciones de características alelas de cada progenitor pueden reorganizarse entre algunos de sus descendientes. Durante la meiosis, una pareja de cromosomas análogos puede intercambiar material durante lo que se llama recombinación o **sobrecruzamiento**. (El efecto del sobrecruzamiento puede observarse al microscopio como una forma de unión entre los dos cromosomas). El sobrecruzamiento se produce más o menos al azar a lo largo de los cromosomas, de modo que la frecuencia de recombinación entre dos genes depende de la distancia que los separe en el cromosoma. Si los genes están relativamente alejados, los gametos recombinados serán habituales; si están más o menos próximos, los gametos recombinados serán poco frecuentes. En el descendiente que procede de los gametos, el sobrecruzamiento se manifiesta en la forma de nuevas combinaciones de caracteres visibles. Cuanto mayor sea el sobrecruzamiento, más elevado será el porcentaje de descendientes que muestran las combinaciones nuevas. Consecuencia de ello, los

científicos pueden trazar o dibujar mediante experimentos de reproducción apropiados, las posiciones relativas de los genes a lo largo del cromosoma.

Para detectar recombinaciones, que se producen sólo rara vez, los genetistas han utilizado durante los últimos años organismos que producen gran número de descendientes con gran rapidez, como bacterias, mohos y virus. Por esta razón, son capaces de trazar mapas de genes que están muy próximos. El método introducido en el laboratorio de Morgan ha adquirido hoy tal precisión que se pueden dibujar las diferencias que se originan en un gen particular. Estos mapas han demostrado que no sólo los genes se disponen de forma lineal a lo largo de los cromosomas, sino que ellos mismos son estructuras lineales. La detección de recombinaciones poco frecuentes puede poner de manifiesto estructuras incluso más pequeñas que las que se observan con los microscopios más potentes.

Los estudios en hongos, y más tarde en moscas de la fruta o del vinagre, han demostrado que en ocasiones la recombinación de alelos puede tener lugar sin que se produzcan intercambios recíprocos entre los cromosomas. En apariencia, cuando existen dos versiones distintas del mismo gen (en un individuo heterocigótico), una de ellas puede ser corregida para equipararse a la otra. Tales correcciones pueden tener lugar en cualquier dirección (por ejemplo, el alelo *A* puede ser modificado a *a* o a la inversa). Este proceso se ha denominado conversión genética. En ocasiones, varios genes adyacentes experimentan una conversión conjunta; la probabilidad de que ésta se produzca entre dos genes depende de la distancia entre ellos. Esto proporciona otra forma de determinar las posiciones relativas de los genes en el cromosoma.

• Sexo y ligamiento sexual

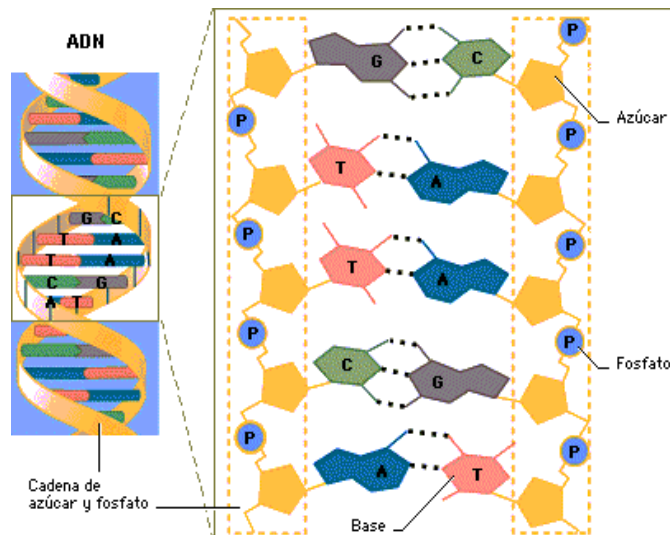
Morgan contribuyó también a los estudios genéticos cuando en 1910 observó diferencias sexuales en la herencia de caracteres, un patrón que se conoce como herencia ligada al sexo.

El sexo está determinado por la acción de una pareja de cromosomas. Las anomalías del sistema endocrino u otros trastornos pueden alterar la expresión de los caracteres sexuales secundarios, aunque casi nunca invierten totalmente el sexo. Por ejemplo, una mujer tiene 23 pares de cromosomas, y los componentes de cada par son muy similares. Sin embargo, un varón tiene 22 pares iguales de cromosomas y uno con dos cromosomas diferentes en tamaño y estructura. Los 22 pares de cromosomas semejantes en mujeres y en hombres se llaman **autosomas**. El resto de los cromosomas se denomina, en ambos sexos, cromosomas sexuales. En las mujeres los dos cromosomas sexuales idénticos se llaman cromosomas *X*. En el hombre, uno de los cromosomas sexuales es también un cromosoma *X*, pero el otro, más pequeño, recibe el nombre de cromosoma *Y*. Cuando se forman los gametos, cada óvulo producido por la mujer contiene un cromosoma *X*, pero el espermatozoide generado por el hombre puede contener o un cromosoma *X* o uno *Y*. La unión de un óvulo, que siempre contiene un cromosoma *X*, con un espermatozoide que también tiene un cromosoma *X*, origina un cigoto con dos *X*: un descendiente femenino. La unión de un óvulo con un espermatozoide con un cromosoma *Y* da lugar a un descendiente masculino. Este mecanismo sufre modificaciones en diversas plantas y animales.

La longitud aproximada del cromosoma *Y* es un tercio de la del *X*, y aparte de su papel en la determinación del sexo masculino, parece que es genéticamente inactivo. Por ello, la mayor parte de los genes en el *X* carecen de su pareja en el *Y*. Se dice que estos genes están ligados al sexo, y tienen un patrón hereditario característico. Por ejemplo, la enfermedad denominada **hemofilia**, está producida por un gen recesivo (*h*) ligado al sexo. Una mujer con *HH* o *Hh* es normal; una mujer con *hh* tiene hemofilia. Un hombre nunca es heterocigótico para este gen porque hereda sólo el gen que existe en el cromosoma *X*. Un varón con *H* es normal; con *h* padecerá hemofilia. Cuando un hombre normal (*H*) y una mujer heterocigótica (*Hh*) tiene descendencia, las niñas son normales, aunque la mitad de ellas tendrán el gen *h* es decir, ninguna de ellas es *hh*, pero la mitad tendrán el genotipo *Hh*. Los niños heredan sólo el *H* o el *h*; por lo tanto, la mitad de ellos serán hemofílicos. Por esta razón, en condiciones normales, una mujer portadora transmitirá la enfermedad a la mitad de sus hijos, y el gen recesivo *h* a la mitad de sus hijas, quienes a su vez se convierten en portadoras de hemofilia. Se han

identificado otras muchas situaciones en los seres humanos incluyendo la ceguera para los colores rojo y verde, la miopía hereditaria, la ceguera nocturna y la **ictiosis** (una enfermedad cutánea) como caracteres ligados al sexo.

• Función de los genes: el ADN y el código de la vida



Después de que la ciencia de la genética se estableciera y de que se clarificaran los patrones de la herencia a través de los genes, las preguntas más importantes permanecieron sin respuesta durante más de cincuenta años: ¿cómo se copian los cromosomas y sus genes de una célula a otra, y cómo determinan éstos la estructura y conducta de los seres vivos? A principios de la década de 1940, dos genetistas estadounidenses, George Wells Beadle y Edward Lawrie Tatum, proporcionaron las primeras pistas importantes. Trabajaron con los hongos *Neurospora* y *Penicillium*, y descubrieron que los genes dirigen la formación de enzimas a través de las unidades que los constituyen. Cada unidad (un polipéptido) está producida por un gen específico. Este trabajo orientó los estudios hacia la naturaleza química de los genes y ayudó a establecer el campo de la genética molecular.

Desde hace tiempo se sabe que los cromosomas están compuestos casi en su totalidad por dos tipos de sustancias químicas, proteínas y ácidos nucleicos. Debido en parte a la estrecha relación establecida entre los genes y las enzimas, que son proteínas, al principio estas últimas parecían la sustancia fundamental que determinaba la herencia. Sin embargo, en 1944, el bacteriólogo canadiense Oswald Theodore Avery demostró que el ácido desoxirribonucleico (ADN) era el que desempeñaba esta función. Extrajo el ADN de una cepa de bacterias y lo introdujo en otra cepa. La segunda no sólo adquirió las características de la primera sino que también las transmitió a generaciones posteriores. Por aquel entonces, se sabía que el ADN estaba formado por unas sustancias denominadas nucleótidos. Cada nucleótido estaba compuesto a su vez por un grupo fosfato, un azúcar conocido como desoxirribosa, y una de las cuatro bases que contienen nitrógeno. Las cuatro bases nitrogenadas son adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C).

En 1953, el genetista estadounidense James Dewey Watson y el británico Francis Harry Compton Crick aunaron sus conocimientos químicos y trabajaron juntos en la estructura del ADN. Esta información proporcionó de inmediato los medios necesarios para comprender cómo se copia la información hereditaria. Watson y Crick descubrieron que la molécula de ADN está formada por dos cadenas, o filamentos, alargadas que se enrollan formando una doble hélice, algo parecido a una larga escalera de caracol. Las cadenas, o lados de la escalera, están constituidas por moléculas de fosfato e hidratos de carbono que se alternan. Las bases nitrogenadas, dispuestas en parejas, representan los escalones. Cada base está unida a una molécula de azúcar y ligada por un enlace de hidrógeno a una base complementaria localizada en la cadena opuesta. La adenina siempre se vincula con la timina, y la guanina con la citosina. Para hacer una copia nueva e idéntica de la molécula de ADN, sólo se necesita que las dos cadenas se extiendan y se separen por sus bases (que están

unidades de forma débil); gracias a la presencia en la célula de más nucleótidos, se pueden unir a cada cadena separada bases complementarias nuevas, formando dos dobles hélices. Si la secuencia de bases que existía en una cadena era AGATC, la nueva contendría la secuencia complementaria, o imagen especular, TCTAG. Ya que la base de cada cromosoma es una molécula larga de ADN formada por dos cadenas, la producción de dos dobles hélices idénticas dará lugar a dos cromosomas idénticos.

La estructura del ADN es en realidad mucho más larga que la del cromosoma, pero se halla muy condensada. Ahora se sabe que este empaquetamiento se basa en diminutas partículas llamadas nucleosomas, sólo visibles con el microscopio electrónico más potente. El ADN está enrollado secuencialmente alrededor de cada nucleosoma formando una estructura en forma de rosario. Entonces la estructura se repliega aún más, de manera que las cuentas se asocian en espirales regulares. Por esta razón, el ADN tiene una configuración en espiral enrollada, parecida al filamento de una bombilla.

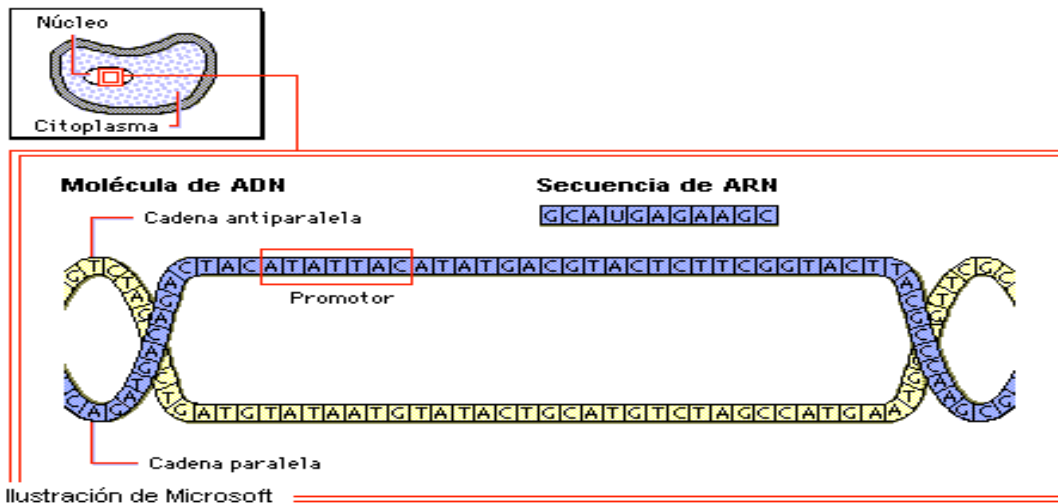
Tras los descubrimientos de Watson y Crick, quedó el interrogante de saber cómo el ADN dirigía la formación de proteínas, los compuestos principales de todos los procesos vitales. Las proteínas no son sólo los componentes principales de la mayoría de las estructuras celulares, sino que también controlan casi todas las reacciones químicas que se producen en la materia viva. La capacidad de una proteína para formar parte de una estructura, o para ser una enzima que influye sobre la frecuencia de una reacción química particular, depende de su estructura molecular. Esta estructura depende a su vez de su composición. Cada proteína está formada por uno o más componentes denominados polipéptidos, y cada polipéptido está constituido por una cadena de subunidades llamadas aminoácidos. En los polipéptidos hay veinte tipos distintos de aminoácidos. Al final, el número, tipo y orden de los aminoácidos en una cadena determina la estructura y función de la proteína de la que forma parte.

• El código genético

Desde que se demostró que las proteínas eran producto de los genes, y que cada gen estaba formado por fracciones de cadenas de ADN, los científicos llegaron a la conclusión de que debe haber un código genético mediante el cual el orden de las cuatro bases nitrogenadas en el ADN podría determinar la secuencia de aminoácidos en la formación de polipéptidos. En otras palabras, debe haber un proceso mediante el cual las bases nitrogenadas transmitan la información que dicta la síntesis de proteínas. Este proceso podría explicar cómo los genes controlan las formas y funciones de las células, tejidos y organismos. Como en el ADN sólo hay cuatro tipos de nucleótidos, y sin embargo las proteínas se constituyen con 20 clases diferentes de aminoácidos, el código genético no podría basarse en que un nucleótido especificara un aminoácido. Las combinaciones de dos nucleótidos sólo podrían especificar 16 aminoácidos ($4^2 = 16$), de manera que el código debe estar formado por combinaciones de tres o más nucleótidos sucesivos. El orden de los tripletes, o como se han denominado, codones, podría definir el orden de los aminoácidos en el polipéptido.

Diez años después de que Watson y Crick determinaran la estructura del ADN, el código genético fue descifrado y verificado. Su solución dependió en gran medida de las investigaciones llevadas a cabo sobre otro grupo de ácidos nucleicos, los ácidos ribonucleicos (ARN). Se observó que la obtención de un polipéptido a partir del ADN se producía de forma indirecta a través de una molécula intermedia conocida como ARN mensajero (ARNm). Parte del ADN se desenrolla de su empaquetamiento cromosómico, y las dos cadenas se separan en una porción de su longitud. Una de ellas actúa como plantilla sobre la que se forma el ARNm (con la ayuda de una enzima denominada ARN polimerasa). El proceso es muy similar a la formación de una cadena complementaria de ADN durante la división de la doble hélice, salvo que el ARN contiene uracilo (U) en lugar de timina como una de sus cuatro bases nucleótidas, y el uracilo (similar a la timina) se une a la adenina en la formación de pares complementarios. Por esta razón, una secuencia de adenina-guanina-adenina-timina-citosina (AGATC) en la cadena codificada de ADN, origina una secuencia de uracilo-citosina-uracilo-adenina-guanina (UAUAG) en el ARNm.

• Transcripción



La formación de una cadena de ARN mensajero por una secuencia particular de ADN se denomina transcripción. Antes de que termine la transcripción, el ARNm comienza a desprenderse del ADN. Finalmente un extremo de la molécula nueva de ARNm, que ahora es una cadena larga y delgada, se inserta en una estructura pequeña llamada ribosoma, de un modo parecido a la introducción del hilo en una cuenta. Al tiempo que el ribosoma se desplaza a lo largo del filamento de ARNm, su extremo se puede insertar en un segundo ribosoma, y así sucesivamente. Utilizando un microscopio de alta definición y técnicas especiales de tinción, los científicos pueden tomar fotografías de las moléculas de ARNm con sus unidades de ribosomas asociados.

Los ribosomas están formados por una proteína y ARN. El grupo de ribosomas unidos a un ARNm recibe el nombre de polirribosoma o polisoma. Como cada ribosoma pasa a lo largo de toda la molécula de ARNm, 'lee' el código, es decir, la secuencia de bases de nucleótidos del ARNm. La lectura, que se denomina traducción, tiene lugar gracias a un tercer tipo de molécula de ARN de transferencia (ARNt), que se origina sobre otro segmento del ADN. Sobre un lado de la molécula de ARNt hay un triplete de nucleótidos y al otro lado una región a la que puede unirse un aminoácido específico (con la ayuda de una enzima específica). El triplete de cada ARNt es complementario de una secuencia determinada de tres nucleótidos el codón en la cadena de ARNm. Debido a esta complementariedad, el triplete es capaz de reconocer y adherirse al codón. Por ejemplo, la secuencia uracilo-citosina-uracilo (UCU) sobre la cadena de ARNm atrae al triplete adenina-guanina-adenina (AGA) del ARNt. El triplete del ARNt recibe el nombre de anticodón.

Como las moléculas de ARNt se desplazan a lo largo de la cadena de ARNm en los ribosomas, cada uno soporta un aminoácido. La secuencia de codones en el ARNm determina por tanto el orden en que los aminoácidos son transportados por el ARNt al ribosoma. En asociación con el ribosoma, se establecen enlaces químicos entre los aminoácidos en una cadena formando un polipéptido. La nueva cadena de polipéptidos se desprende del ribosoma y se repliega con una forma característica determinada por la secuencia de aminoácidos. La forma de un polipéptido y sus propiedades eléctricas, que están también determinadas por la secuencia de aminoácidos, dictarán si el polipéptido permanece aislado o se une a otros polipéptidos, así como qué tipo de función química desempeñará después en el organismo.

En las bacterias, los virus y las algas verdeazuladas, el cromosoma se encuentra libre en el citoplasma, y el proceso de la traducción puede empezar incluso antes de que el proceso de la transcripción (formación de ARNm) haya concluido. Sin embargo, en los organismos más complejos los cromosomas están aislados en el núcleo y los ribosomas sólo se observan en el citoplasma. Por esta razón, la traducción del ARNm en una proteína sólo puede producirse después de que el ARNm se ha desprendido del ADN y se ha desplazado fuera del núcleo.

- **Intrones**

Un descubrimiento reciente e inesperado es que, en los organismos superiores, los genes están interrumpidos. A lo largo de una secuencia de nucleótidos que codifican un polipéptido, en particular, puede haber una o más interrupciones formadas por secuencias sin codificar. En algunos genes pueden encontrarse 50 o más de estas secuencias, o intrones. Durante la transcripción, los intrones son copiados en el ARN junto con las secuencias codificadas, originando una molécula de ARN extra larga. En el núcleo, las secuencias que corresponden a los intrones son eliminadas del ARN por unas enzimas especiales para formar el ARNm, que se exporta al citoplasma.

Las funciones de los intrones (si existen) son desconocidas, aunque se ha sugerido que el procesamiento del ARN mediante la eliminación de las secuencias interrumpidas tal vez esté implicado en la regulación de la cantidad de polipéptidos producidos por los genes. También se han encontrado intrones en genes que codifican ARNs especiales, como los que forman parte de los ribosomas. El descubrimiento de los intrones ha sido posible gracias a nuevos métodos que determinan la secuencia exacta de nucleótidos en las moléculas de ADN y ARN, métodos desarrollados por el biólogo molecular británico Frederick Sanger, quien recibió en 1980 por este trabajo el segundo Premio Nobel de Química.

• Secuencias repetidas

Los estudios directos del ADN han demostrado también que en los organismos superiores ciertas secuencias de nucleótidos se repiten muchas veces en todo el material genético. Algunas de estas secuencias repetidas representan copias múltiples de genes que codifican polipéptidos, o de genes que codifican ARNs especiales (casi siempre existen muchas copias de genes que producen el ARN de los ribosomas). Parece que otras secuencias que se repiten no codifican polipéptidos o ARNs, y su función se desconoce. Entre ellas existen secuencias que, al parecer, son capaces de saltar de una zona a otra de un cromosoma, o de un cromosoma a otro. Estos 'transposones', o elementos que se transponen, pueden originar mutaciones (véase después) en los genes adyacentes a sus puntos de partida o llegada.

• Regulación de los genes

El conocimiento de cómo se forman las proteínas permite a los científicos entender cómo los genes producen efectos específicos sobre las estructuras y funciones de los organismos. Sin embargo, esto no explica las variaciones que sufren los organismos en respuesta a circunstancias cambiantes del medio, o la manera en que un cigoto simple da lugar a todos los tejidos y órganos diferentes que constituyen un ser humano. En estos órganos y tejidos, la mayoría de las células contienen conjuntos de genes idénticos, sin embargo, forman proteínas distintas. Es evidente que en las células de cualquier tejido u órgano algunos genes están activos y otros no. Los distintos tejidos tienen series de genes diferentes en estado activo. Por esta razón, parte de la explicación del desarrollo de un organismo complejo debe basarse en cómo se activan los genes de forma específica.

El proceso de la activación de los genes en los organismos superiores aún no está claro, aunque gracias al trabajo del genetista francés François Jacob y de Jacques Lucien Monod, se sabe mucho acerca de este proceso en las bacterias. Junto a cada gen bacteriano existe un segmento de ADN conocido como promotor. Este es el lugar sobre el cual la ARN polimerasa, enzima responsable de la producción de ARNm, se adhiere al ADN e inicia la transcripción. Entre el promotor y el gen existe con frecuencia otro segmento de ADN que recibe el nombre de operador, donde otra proteína el represor puede adherirse. Cuando el represor se une al operador, detiene el desplazamiento de la ARN polimerasa a lo largo del cromosoma y la producción de ARNm; por lo tanto el gen se inactiva. Sin embargo, la presencia en la célula de una sustancia química determinada puede provocar que el represor se separe y el gen se active. Otras sustancias pueden afectar el grado de actividad del gen al alterar la capacidad de la ARN polimerasa de unirse al promotor. Un gen que recibe el nombre de regulador produce la proteína represora.

En las bacterias, varios genes pueden estar controlados de forma simultánea por un promotor y uno o más

operadores. El sistema completo se denomina entonces operon. Parece que los operones no existen en los organismos complejos, aunque es muy posible que cada gen tenga su propio sistema individual de promotores y operadores, y que los intrones y las secuencias repetidas desempeñen también algún papel en este proceso.

• Herencia citoplasmática

Además del núcleo, ciertos componentes de las células contienen ADN. Éstos incluyen los cuerpos citoplasmáticos denominados mitocondrias (los productores de energía de la célula), y los cloroplastos de las plantas, en los que tiene lugar la fotosíntesis. Estos cuerpos se autoreproducen. El ADN se replica de manera similar al del núcleo, y algunas veces su código se transcribe y se traduce en proteínas. En 1981 se determinó la secuencia completa de nucleótidos del ADN de una mitocondria. En apariencia, la mitocondria utiliza un código que difiere muy poco del utilizado por el núcleo.

Los caracteres determinados por el ADN citoplasmático se heredan con más frecuencia a través de la madre que del padre (exclusivamente a través de la madre en el caso del *Homo sapiens*), ya que los espermatozoides y el polen contienen por lo general menos material citoplasmático que el óvulo. Algunos casos de herencia materna aparente están en realidad relacionados con la transmisión de virus de la madre al hijo a través del citoplasma del óvulo.

LA MUTACIÓN

En general, una mutación es un cambio repentino en el material genético dentro de las células. Los cambios pueden ocurrir en uno o en más de uno de los niveles de organización del material genético. En el nivel más bajo, una mutación puede alterar el orden del nucleótido del ADN, en uno o más genes. En un nivel alto, una mutación puede ser el resultado de una alteración estructural del cromosoma, en el cual el ADN está ordenado. A un nivel aún más alto, una mutación puede resultar de un incremento en el número de cromosomas.

Aunque las mutaciones pueden ocurrir dentro de cualquier célula, su impacto potencial, es mayor cuando ocurren dentro de las células reproductoras. En una población que se está reproduciendo sexualmente, estas mutaciones tendrán siempre un efecto potencial sobre los descendientes.

• Mutación de genes

Las mutaciones fueron descritas por primera vez en 1901 por uno de los redescubridores de Mendel, el botánico alemán Hugo De Vries. En 1929 el biólogo estadounidense Hermann Joseph Muller observó que la tasa de mutaciones aumentaba mucho con los rayos X. Más tarde, se vio que otras formas de radiación, así como las temperaturas elevadas y varios compuestos químicos, podían inducir mutaciones. La tasa también se incrementa por la presencia de alelos específicos de ciertos genes, conocidos como genes mutadores, algunos de los cuales parece que produce defectos en los mecanismos responsables de la fidelidad de la replicación de ADN. Otros pueden ser elementos que se transponen.

La mayoría de las mutaciones genéticas son perjudiciales para el organismo que las porta. Una modificación aleatoria es más fácil que deteriore y que no mejore la función de un sistema complejo como el de una proteína. Por esta razón, en cualquier momento, el número de sujetos que portan un gen mutante determinado se debe a dos fuerzas opuestas: la tendencia a aumentar debido a la propagación de individuos mutantes nuevos en una población, y la tendencia a disminuir debido a que los individuos mutantes no sobreviven o se reproducen menos que sus semejantes. Varias actuaciones humanas recientes, como la exposición a los rayos X con fines médicos, los materiales radiactivos y las mutaciones producidas por compuestos químicos, son responsables de su aumento.

Por lo general las mutaciones son recesivas, sus efectos perjudiciales no se expresan a menos que dos de ellos

coincidan para dar lugar a una situación homocigótica. Esto es más probable en la procreación consanguínea, en el apareamiento de organismos muy relacionados que pueden haber heredado el mismo gen mutante recesivo de un antecesor común. Por esta razón, las enfermedades hereditarias son más frecuentes entre los niños cuyos padres son primos que en el resto de la población.

- **Mutaciones cromosómicas**

La sustitución de un nucleótido por otro no es el único tipo posible de mutación. Algunas veces se puede ganar o perder por completo un nucleótido. Además, es posible que se produzcan modificaciones más obvias o graves, o que se altere la propia forma y el número de los cromosomas. Una parte del cromosoma se puede separar, invertir y después unirse de nuevo al cromosoma en el mismo lugar. A esto se le llama inversión. Si el fragmento separado se une a un cromosoma distinto, o a un fragmento diferente del cromosoma original, el fenómeno se denomina translocación. Algunas veces se pierde un fragmento de un cromosoma que forma parte de una pareja de cromosomas homólogos, y este fragmento es adquirido por el otro. Entonces, se dice que uno presenta una deficiencia y el otro una duplicación. Por lo general los déficits son letales en la condición homocigótica, y con frecuencia las duplicaciones también lo son. Las inversiones y las traslocaciones suelen ser más viables, aunque pueden asociarse con mutaciones en los genes cerca de los puntos donde los cromosomas se han roto. Es probable que la mayoría de estos reordenamientos cromosómicos sean la consecuencia de errores en el proceso de sobrecruzamiento.

Otro tipo de mutaciones se producen cuando en la meiosis fracasa la separación de una pareja de cromosomas homólogos. Esto puede originar gametos y por lo tanto cigotos con cromosomas de más, y otros donde faltan uno o más cromosomas. Los individuos con un cromosoma de más se denominan trisómicos, y aquellos en los que falta uno, monosómicos. Ambas situaciones tienden a producir incapacidades graves. Por ejemplo, las personas con síndrome de Down son trisómicas, con tres copias del cromosoma 21.

En la meiosis fracasa a veces la separación de un grupo completo de cromosomas; es decir, se origina un gameto con el doble del número normal de cromosomas. Si dicho gameto se une con otro que contiene el número normal de cromosomas, el descendiente tendrá tres grupos de cromosomas homólogos en lugar de los dos habituales. Si se unen dos gametos con el doble del número normal de cromosomas, el descendiente estará dotado de cuatro grupos homólogos. Los organismos con grupos adicionales de cromosomas reciben el nombre de poliploides. La Poliploidia es el único proceso conocido por el cual pueden surgir especies nuevas en una generación única. Se han observado poliploides viables y fértiles casi exclusivamente en organismos hermafroditas, como la mayoría de las plantas con flores y algunos invertebrados. Por lo general, las plantas poliploides son más grandes y más robustas que sus antecesoras diploides. Algunas veces se originan fetos poliploides en la raza humana, pero fallecen en una fase precoz del desarrollo fetal y se produce un aborto.

- Agentes que pueden causar las mutaciones.

Los agentes, llamados **mutágenos**, pueden afectar uno o más niveles del material genético. Algunos de ellos actúan afectando la capacidad de la molécula para desenlazarse, otros pueden alterar las bases (los peldaños de la escalera del ADN) reproduciendo un cambio en el orden del código.

Los rayos ultravioleta y el ácido nitroso son dos ejemplos de mutágenos, que producen estos cambios en la molécula del ADN. Quizás halla otros mutágenos, pero aún no han sido descubiertos. Además, hay otro tipo de mutaciones, llamadas **espontáneas**, que ocurren durante la copia del ADN, de las cuales no se puede especificar las causas.

Un gran número de mutágenos diferentes, puede causar la mutación al nivel de organización de los cromosomas. Sin embargo, la mutación de los cromosomas puede ocurrir en ausencia de un mutágeno específico.

Durante la división celular, el rompimiento normal de los cromosomas ocurre en una de cada 500 divisiones celulares, pero en casi el 90% de los casos, los cromosomas rotos se reúnen y reorganizan su estructura normal. En algunos casos, los fragmentos pueden persistir durante varias generaciones.

Como resultado de este rompimiento natural o inducido, se pueden producir varios tipos de cromosomas anormales. Esas anomalías llamadas **aberraciones cromosómicas**, se distinguen lo suficiente para que puedan ser identificadas al examinar las células con un microscopio común.

Las mutaciones cromosómicas son probablemente letales; nunca pueden ser transmitidas a los descendientes. Por otro lado, algunas mutaciones multigénicas menos bruscas, pueden ser conservadas dentro de la población.

- Tipos de Mutación

- **Poliploidia:**

Algunas mutaciones cromosómicas, van acompañadas de un cambio visible en la estructura del cromosoma o de un cambio en el número total de cromosomas por célula. Un solo cromosoma puede ser añadido al conjunto diploide usual o suprimido de él, o el conjunto total de cromosomas puede duplicarse o triplicarse, dando organismos llamados **poliploides**.

Las plantas y animales poliploides suelen ser de mayor tamaño y más robustos que sus padres diploides. Se observan cambios en el número de cromosomas más frecuentemente en plantas que en animales, porque la naturaleza del proceso reproductor en las plantas permite a estos cromosomas alterados pasar de una generación a la siguiente. Algunas variedades cultivadas de tomates, maíz, trigo y otras plantas deben su vigor y el gran tamaño de su fruto al hecho de que son poliploides.

- b) Poliformismos equilibrados:**

El término poliformismo (muchas formas) es usado para referirse a dos o más tipos de individuos que difieren en cierta característica determinada genéticamente. Dentro de una población dada podría esperarse que el proceso de selección produzca una población completamente homocigoto, pues cualquier miembro de un par de alelos determina el rasgo con mayor valor adaptativo. Esto sucede realmente en ciertas líneas evolutivas, pero no es la única posibilidad en la reproducción diferencial.

La existencia de variación puede ser de valor adaptativo para una población, porque una población homocigota completamente no tendría sustrato genético sobre el cual pudiera actuar la selección natural. Una población que tiene un buen pronóstico de supervivencia en el futuro es la que ha mantenido suficiente variación para permitir más cambios adaptativos.

El individuo heterocigoto puede tener mayor aptitud para reproducirse y sobrevivir que los correspondientes individuos homocigotos. Pero, obviamente, el estado heterocigoto no puede mantenerse en una población si no se produce también cierto número de individuos homocigotos algo menos aptos.

El equilibrio entre los individuos heterocigotos y homocigotos, es lo que llamamos poliformismo equilibrado.

- c) Radiación Adaptativa:**

Debido a la constante competencia por el alimento y el espacio para vivir, cada grupo de organismos tiende a diseminarse y ocupar el mayor número posible de hábitat. Este proceso de evolución partiendo de una sola especie ancestral y originando una variedad de formas que ocupan hábitat algo diferentes se denomina Radiación Adaptativa. Es claramente ventajosa en la evolución porque permite a los organismos descubrir nuevos recursos de alimentos o escapar de algunos de sus enemigos.

d) Especiación:

La especiación es el proceso mediante el cual se forman las especies. En una primera etapa, denominada de aislamiento extrínseco, los miembros de una especie existente comienzan a separarse entre sí, debido a algún suceso externo, como un cambio climático, la formación de una barrera física (la aparición de una montaña, por ejemplo), o la colonización de un nuevo hábitat. Esta separación puede ocurrir también porque, durante el transcurso de centenares de generaciones, los individuos pueden necesitar dispersarse desde el ámbito geográfico de su especie a otras zonas. En una segunda etapa, de diferenciación, las poblaciones aisladas divergen genéticamente, lo que pueden realizar con más rapidez que aquellas que están en contacto con otras poblaciones. Esto ocurre, bien debido al azar, o bien como resultado de la selección natural. En la tercera etapa, llamada de aislamiento intrínseco, ciertas formas de aislamiento evolucionan en el seno de la población. Todas esas tendencias dependen más de los organismos que del entorno y pueden originarse por preferencias durante el cortejo, o por incompatibilidades genéticas, que hacen que la descendencia de cruces entre diferentes poblaciones no resulte viable o fértil. El mulo es un ejemplo. En la etapa final, la de independencia, las poblaciones recién separadas siguen su evolución particular y son capaces de colonizar otros ámbitos geográficos sin necesidad de hibridarse o mezclarse con otras. Cada una de estas etapas ha sido comprobada en estudios de campo y en laboratorio con diversos organismos.

Existen, en teoría, dos maneras posibles de llevar a cabo la especiación: de modo geográfico, o de modo no geográfico. En la especiación geográfica, el aislamiento inicial surge como resultado de una separación geográfica de las poblaciones. La especiación no geográfica es el resultado de cambios de conducta, o genéticos, de una parte de determinada población local. Por ejemplo, muchos insectos comerán sólo una especie de planta y usarán la forma, el color, o el olor de esta planta como indicadores para la localización de pareja o del lugar para la puesta de sus huevos. Si un grupo de estos insectos, de manera accidental, coloniza una nueva especie de planta y se aparean allí, se produce entonces un grado de aislamiento comparable al que se produciría si ambas poblaciones estuvieran separadas por mucha distancia. Existe una gran controversia acerca de la frecuencia con que aparecen los distintos tipos de especiación pero, en general, se considera más común la especiación geográfica.

La definición biológica de especie no es infalible. Pueden existir siempre algunos casos dudosos para los que la identificación de la especie resulte arbitraria. Esto sucede porque las especies no son entes estáticos. Los estados intermedios de la especiación son los que causan mayores dificultades a la hora de la clasificación e identificación; incluso durante la división celular, cuando sólo hay una o dos células, existe controversia sobre las mismas. La ausencia de casos dudosos sólo podría significar que la evolución hubiera finalizado su recorrido y no siguiera teniendo lugar.

d) Hibridación:

Se llama hibridación al cruce de plantas de diferentes líneas o tipos con el fin de combinar en su descendencia los caracteres parentales deseados. Pero en la combinación entran también rasgos no deseados, por lo que la hibridación va casi siempre seguida de varias generaciones de selección. Esto permite eliminar las plantas desfavorables y conservar para la reproducción sólo los individuos que presentan la combinación buscada de caracteres.

El retrocruzamiento es una variante común de la hibridación. Esta técnica suele emplearse para incorporar a una variedad deseada un carácter útil de un parental que, por lo demás, no se considera valioso. Primero se obtiene el híbrido entre dos parentales, y a continuación se cruza con el parental que se considera más valioso. La progenie de este retrocruzamiento experimenta casi siempre una fuerte segregación, y está formada por individuos que presentan una combinación de caracteres de ambos parentales. Repitiendo varias veces el retrocruzamiento y la selección, el especialista concentra las cualidades deseadas y, si todo marcha bien, la variedad recupera el tipo es decir, vuelve a reproducirse a sí misma— en seis o siete generaciones, aunque esta vez incorpora el carácter nuevo. El retrocruzamiento es útil para incorporar a las especies cultivadas caracteres

monogénicos, en particular resistencia a insectos o enfermedades particulares.

Cuando se obtiene un híbrido que presenta los caracteres deseados plenamente desarrollados y puede multiplicarse de forma asexual por gemación, injerto o clonación, no es necesario continuar la selección. Los manzanos híbridos, por ejemplo, se multiplican por injerto, y todas las plantas obtenidas de este modo son idénticas.

Los híbridos son con frecuencia más vigorosos que los parentales de los que proceden. Este fenómeno se llama vigor híbrido, y los especialistas en multiplicación vegetal lo han aprovechado para aumentar el rendimiento de los cultivos. Así, por ejemplo, las semillas híbridas han contribuido a duplicar el rendimiento del maíz y ahora gran parte del maíz cultivado se obtiene a partir de semillas híbridas. El uso de esta clase de semillas ha aumentado en los últimos años, y ahora son comunes las variedades híbridas de cereales, hortalizas y otras especies florales

• Genes en poblaciones

La genética de poblaciones, que investiga cómo se distribuyen los genes a través de las poblaciones de organismos, encontró una base sólida en los trabajos del matemático inglés Godfrey H. Hardy y el obstetra alemán Wilhelm Weinberg, quienes en 1908 formularon por separado lo que ahora se conoce como la ley de Hardy-Weinberg. Esta afirma que si dos alelos de un gen autosómico (A y a) existen en una población, si la frecuencia con la que se presentan (expresadas en decimales) son p y q , ($p + q = 1$) respectivamente, y si el apareamiento se produce de forma aleatoria con respecto al gen, entonces, después de una generación la frecuencia de los tres genotipos AA , Aa y aa será p^2 , $2pq$ y q^2 , respectivamente. Por consiguiente, en ausencia de alteraciones, estas secuencias permanecerán constantes de generación en generación. Cualquier variación de la frecuencia, que indica un cambio evolutivo, debe estar por tanto relacionada con alteraciones. Estas pueden ser mutaciones, selección natural, migración y reproducción en pequeñas poblaciones que pueden perder alelos determinados por casualidad o desviación genética al azar.

La evidencia indica que la mayoría de las poblaciones son más variables genéticamente de lo que se supone. Los estudios de los productos polipeptídicos de los genes han señalado que, por término medio, cerca de un tercio de ellos tienen variantes genéticas con frecuencias superiores a las que cabría esperar a partir del equilibrio entre su generación por mutación, y la desventaja selectiva de los mutantes. Esto ha conducido a un interés creciente por las formas en que los alelos alternados se pueden mantener de forma activa en un estado de equilibrio de modo que ninguno reemplace al otro. Uno de estos mecanismos de equilibrio es la ventaja heterocigótica, cuando el heterocigótico sobrevive mejor que cualquiera de los homocigóticos. Otro mecanismo, llamado selección dependiente de la frecuencia, se basa en la ventaja relativa de las variedades poco frecuentes, como por ejemplo en poblaciones expuestas a depredadores. Los depredadores tienden a centrarse en la variedad más común, y a no hacer caso de las variedades raras. Por esta razón, cuando una variedad es poco frecuente puede estar en ventaja, aunque perderá dicha ventaja conforme la selección natural para el rasgo de adaptación la haga más abundante. Entonces, los depredadores empiezan a sacrificar la variedad favorecida, hasta alcanzar equilibrio entre los alelos de la población. Los parásitos pueden actuar de un modo similar, especializándose en atacar cualquier variedad de huéspedes que sea la más común, y manteniendo por ello la variabilidad genética en las poblaciones de huéspedes.

• Herencia humana

La mayoría de las características físicas humanas están influidas por múltiples variables genéticas, así como por el medio. Algunas, como la talla, poseen un fuerte componente genético, mientras que otras, como el peso, tienen un componente ambiental muy importante. Sin embargo, parece que otros caracteres, como los grupos sanguíneos y los antígenos implicados en el rechazo de trasplantes, están totalmente determinados por componentes genéticos. No se conoce ninguna situación debida al medio que varíe estas características. Desde hace poco tiempo, los antígenos de trasplante se estudian con profundidad debido a su interés médico. Los

más importantes son los que se deben a un grupo de genes ligados que se denominan complejo HLA. Este grupo de genes no sólo determina si el trasplante de órganos será aceptado o rechazado, sino que también está implicado en la resistencia que opone el organismo a varias enfermedades (entre las que se incluyen alergias, diabetes y artritis).

La susceptibilidad a padecer ciertas enfermedades tiene un componente genético muy importante. Este grupo incluye la esquizofrenia, la tuberculosis, la malaria, varias formas de cáncer, la migraña, las cefaleas y la hipertensión arterial. Muchas enfermedades infrecuentes están originadas por genes recesivos, y algunas por genes dominantes.

Los biólogos tienen un gran interés en el estudio e identificación de los genes. Cuando un gen determinado está implicado en una enfermedad específica, su estudio es muy importante desde el punto de vista médico. El genoma humano contiene entre 50.000 y 100.000 genes, de los que cerca de 4.000 pueden estar asociados a enfermedades. El Proyecto del genoma humano, coordinado por múltiples instituciones, se inició en 1990 para establecer el genoma humano completo. El objetivo principal de este proyecto es trazar diversos mapas de genomas, incluyendo la secuencia nucleotídica completa del genoma humano. La capacidad de clonar fragmentos grandes de ADN en vectores cromosómicos artificiales de levaduras, con el fin de realizar más análisis, y la automatización de muchas técnicas como la secuenciación de ADN, han sido de gran ayuda en este proyecto.

LA EVOLUCIÓN HUMANA

La **Hominización** o **Evolución humana**, es el desarrollo biológico y cultural de la especie *Homo sapiens sapiens*, los seres humanos. El estudio de la evolución del ser humano se basa en un gran número de huesos y dientes fósiles hallados en diversos lugares de África, Europa y Asia. También se han descubierto numerosos utensilios de piedra, hueso y madera, así como restos de fogatas, campamentos y enterramientos. Como resultado de estos descubrimientos pertenecientes al campo de la arqueología y la antropología, se ha podido componer una visión de la evolución humana en el transcurso de los últimos 4 millones de años, aproximadamente.

• Rasgos físicos humanos

Los seres humanos pertenecen a la clase de los Mamíferos y orden de los Primates y dentro de éste se sitúan, entre nuestros extintos antepasados más cercanos y nuestros parientes vivos más próximos (los monos africanos), dentro de la familia *Hominidae* debido a sus analogías genéticas; los sistemas de clasificación, sin embargo, suelen ubicar a los grandes monos en una familia separada, los *Pongidae*. Si se utiliza un único agrupamiento, los *Hominidae*, una línea diferenciada del hombre dentro de la familia de los Homínidos, se sitúa dentro de la subfamilia *Hominae*, cuyos miembros reciben entonces el nombre de homínidos, nomenclatura que respetaremos en este artículo. El estudio de los registros fósiles de los homínidos revela varias tendencias biológicas y conductuales características.

• Bipedismo

Parece ser que una de las principales características de los homínidos fue caminar con dos pies, o **bipedismo**. Esta forma de locomoción provocó una serie de modificaciones del esqueleto en la parte inferior de la columna vertebral, pelvis y piernas. Dado que tales cambios se pueden detectar en los fósiles óseos, el bipedismo por lo general se considera como el rasgo que define a la subfamilia de los Homínidos.

Evolución del cráneo humano

Australopithecus
(3-2 millones de años)



Homo erectus
(750.000 años)



Homo neanderthalensis
(100.000 a 40.000 años)



Homo (sapiens) sapiens
(40.000 años hasta hoy)



Dorling Kindersley

El cráneo humano ha cambiado drásticamente durante los últimos 3 millones de años. La evolución desde el *Australopithecus* hasta el *Homo sapiens*, significó el aumento de la capacidad craneana (para ajustarse al crecimiento del cerebro), el achatamiento del rostro, el retroceso de la barbilla y la disminución del tamaño de los dientes. Los científicos piensan que el increíble crecimiento de tamaño del cerebro puede estar relacionado con la mayor sofisticación del comportamiento de los homínidos. Los antropólogos, por su parte, señalan que el cerebro desarrolló su alta capacidad de aprendizaje y razonamiento, después de que la evolución cultural, y no la física, cambiara la forma de vida de los seres humanos.

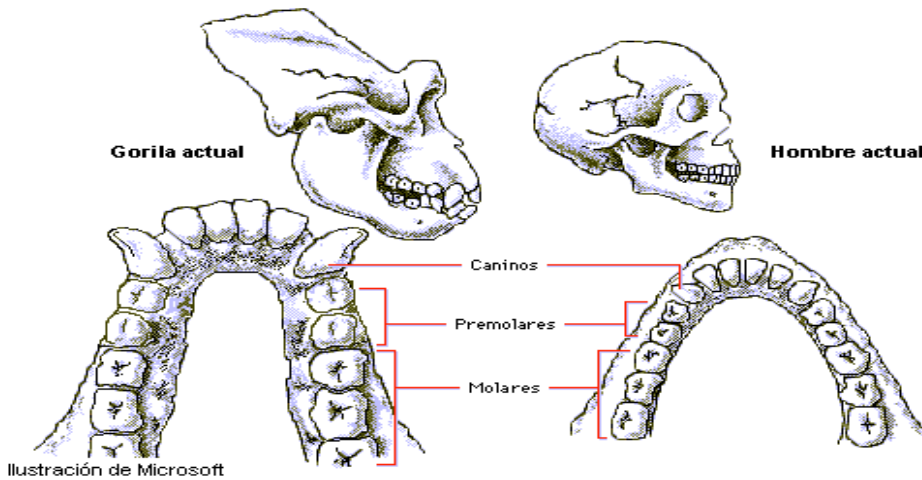
• Tamaño del cerebro y tamaño corporal

Gran parte de la capacidad humana para fabricar y utilizar herramientas y demás objetos se relaciona con el tamaño y la complejidad del cerebro. La mayoría de los individuos modernos tienen un volumen craneal entre 1.300 y 1.500 cm³. En el transcurso de la hominización, el volumen de la masa encefálica se ha multiplicado por más de tres; este aumento del tamaño del cerebro se puede relacionar con los cambios en la conducta de los homínidos. A lo largo de los años, los útiles de piedra y demás herramientas incrementaron poco a poco su número y su complejidad. Los yacimientos arqueológicos muestran también una ocupación más intensa durante las últimas fases de la historia biológica del hombre.

Además, en el transcurso de la hominización, las zonas geográficas habitadas por nuestros antecesores crecieron en extensión. Los primeros grupos descubiertos en el este y sur de África, comenzaron a desplazarse hacia las regiones tropicales y subtropicales de Eurasia hace un millón de años, y hacia las partes más templadas de ambos continentes hace unos 500.000 años. Mucho después (quizá hace 50.000 años), los homínidos fueron capaces de salvar la barrera marítima hasta Australia. Pero al Nuevo Mundo llegaron después de la aparición del hombre moderno, hace ahora unos 30.000 años. Es probable que el aumento del tamaño del cerebro humano formara parte de una interrelación compleja que incluía el uso y fabricación de utensilios, así como otras habilidades aprendidas, que permitieron a nuestros antecesores ser capaces, cada vez en mayor medida, de vivir en entornos muy diversos.

Los fósiles más antiguos de homínidos revelan notables diferencias en cuanto al tamaño corporal, lo que puede reflejar un patrón de dimorfismo sexual en nuestros primeros antepasados. Los huesos sugieren que las mujeres pudieron medir entre 0,9 y 1,2 m de estatura y pesar entre 27 y 32 kg, mientras que los hombres medían algo más de 1,5 m y pesaban unos 68 kg. Las razones de tales diferencias corporales no están claras, pero pueden tener relación con patrones especializados de conducta en los primeros grupos sociales de los homínidos. Este enorme dimorfismo ha ido desapareciendo progresivamente durante el último millón de años.

• Cara y dientes



Cráneo de gorila versus cráneo humano

Los seres humanos modernos son primates, así como los gorilas, los lemures y los chimpancés. En algún punto de la evolución, el desarrollo humano continuó por un camino distinto. A pesar de que existen muchas similitudes entre los seres humanos y los primates (especialmente entre gorilas, chimpancés), hay diferencias fundamentales que atestiguan esa evolución independiente en sus respectivos desarrollos. Esta ilustración de los cráneos de un gorila y un ser humano moderno presenta algunas de estas diferencias. El gorila posee largos caninos y su mandíbula es más prominente que la de los miembros de la línea de los homínidos.

La tercera característica importante en el desarrollo de esta subfamilia es la disminución gradual del tamaño de la cara y de los dientes. Todos los considerables monos están dotados de grandes caninos en forma de colmillos que sobresalen claramente del resto de las piezas dentales. Los primeros restos homínidos poseen caninos ligeramente prominentes, pero todos los posteriores presentan una notable reducción de tamaño. Además, los dientes que sirven para masticar premolares y molares han ido disminuyendo de tamaño a lo largo de los años. Estos cambios conllevan una reducción gradual del tamaño de la cara y las mandíbulas. La cara de los primeros homínidos era grande y estaba colocada al frente de la cavidad craneal. A medida que los dientes se redujeron y el cerebro aumentó, la cara disminuyó y varió su posición; así, la cara relativamente pequeña de los hombres modernos está situada debajo, no delante, de la mayor cavidad craneal.

• Orígenes humanos

Los testimonios fósiles de los antecesores inmediatos del hombre moderno están repartidos entre los géneros *Australopithecus* y *Homo*, y datan de hace unos 5 millones de años. La naturaleza del árbol evolucionista de los homínidos antes de esa fecha es muy incierta.

Entre 7 y 20 millones de años atrás, los primitivos simios se hallaban ampliamente distribuidos por el continente africano y, posteriormente, por el euroasiático. Aunque se han encontrado multitud de huesos y dientes fósiles, la forma de vida de los individuos de esta familia y sus relaciones con los monos y hombres vivos hoy constituyen un tema de encendido debate entre los científicos. Uno de estos monos fósiles, denominado *Sivapithecus*, parece compartir muchos rasgos diferenciadores con el actual gran simio asiático, el orangután, y es muy probable que fuera su antecesor inmediato. Sin embargo, ninguno de dichos fósiles ofrece pruebas concluyentes para ubicarlo en la línea de evolución que conduce a la familia de los Homininos en general, o al género *Homo* en particular.

La comparación de las proteínas sanguíneas y el ADN de los grandes monos africanos con los del hombre indica que la línea que desemboca en el individuo moderno no se separó de la de los chimpancés y los gorilas hasta un momento comparativamente tardío de la evolución. En consecuencia, muchos científicos consideran

que esta escisión evolutiva pudo producirse hace unos 6 u 8 millones de años; lo que significa que el testimonio conocido de los fósiles homíninos, que arranca hace unos 5 millones de años, posiblemente se remonte hasta los albores de la línea humana. Los futuros descubrimientos de fósiles tal vez permitan fijar de forma más precisa el momento en que los antecesores directos del moderno mono africano se escindieron del futuro hombre moderno y con ello determinar el comienzo de la hominización.

- **Australopithecus**

Se han descubierto fósiles de este género en diferentes yacimientos en el este y el sur de África. Surgido hace más de 4 millones de años (algunos restos fragmentarios se han datado tentativamente 5 millones de años atrás), parece ser que el género se extinguió hace 1,5 millones de años. Todos los australopithecinos eran realmente bípedos y, por consiguiente, indiscutibles homíninos. No obstante, en algunos detalles de sus dientes, mandíbulas y tamaño de cerebro, presentan diferencias suficientemente marcadas entre ellos como para justificar una división en cuatro especies: *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus robustus* y *Australopithecus boisei*.

El australopitecino más antiguo es el *afarensis*, que vivió en África oriental hace unos 3 o 4 millones de años. Hallado en la región Afar de Etiopía y en Tanzania, tenía un tamaño de cerebro ligeramente mayor que los chimpancés (entre 400 y 500 cm³). Algunos individuos poseían dientes caninos algo más prominentes que los de los homíninos posteriores. No se ha encontrado ninguna herramienta junto a los fósiles descubiertos.

Al parecer, entre 2,5 y 3 millones de años atrás, el *afarensis* evolucionó hacia un australopitecino posterior, el *africanus*, conocido primordialmente gracias a los yacimientos del sur de África, que poseía un cerebro similar al de sus antecesores; sin embargo, aunque sus dientes masticadores, los caninos, todavía eran grandes no eran prominentes y llegaban al mismo nivel que las demás piezas. Como en el caso del *afarensis*, no se han encontrado útiles de piedra junto a los fósiles.

Parece ser que se produjo una escisión evolutiva hace unos 2,6 millones de años, ya que las pruebas fósiles revelan la presencia de al menos dos, y posiblemente hasta cuatro, especies diferentes de homíninos; uno de sus segmentos evolucionó hacia el género *Homo* y finalmente hasta el hombre moderno, mientras que los otros se transformaron en especies australopitecinas que más tarde se extinguieron. Estas últimas incluyen al australopitecino robusto, el *robustus*, restringido al sur de África, y al *boisei*, que sólo se ha encontrado en África oriental. Los primeros representan una adaptación específica ya que su principal diferencia con el segundo grupo radica en el gran tamaño de sus dientes molares, mandíbulas y músculos maxilares. Los australopitecinos robustos se extinguieron hace 1,5 millones de años.

- **El género *Homo***

Aunque los científicos no se muestran de acuerdo, muchos creen que tras la escisión evolutiva que condujo al *Australopithecus robustus*, el *africanus* evolucionó hasta el género *Homo*. En tal caso, esta transición evolutiva se debió producir hace 1,5 o 1,2 millones de años. Los fósiles de este periodo muestran una curiosa mezcla de rasgos: algunos presentan cerebros relativamente grandes llegando incluso a los 800 cm³ y dientes también grandes, del tamaño de los australopitecinos; otros poseen dientes pequeños, análogos a los del *Homo*, pero unido a cerebros pequeños del tipo australopitecino. Algunos cráneos y mandíbulas fósiles de este periodo, hallados en Tanzania y Kenia, en África oriental, se han catalogado como *Homo habilis*, que significa hombre hábil, ya que junto a estos fósiles se encontraron herramientas de piedra. El *habilis* contaba con muchos rasgos que le vinculan tanto con los antiguos australopitecinos como con miembros posteriores del género *Homo*. Parece probable que esta especie represente la transición evolutiva entre los australopitecinos y los posteriores homíninos.

Los primeros útiles de piedra encontrados proceden de yacimientos africanos fechados hace unos 2,5 millones de años; sin embargo junto a ellos no se ha hallado ninguna especie concreta de homínino. Los yacimientos

fechados entre 1,5 y 2 millones de años atrás, que se encuentran en diferentes lugares de África oriental, no sólo incluyen multitud de útiles de piedra, sino también huesos de animales con marcas y arañazos. Estos restos demuestran que por aquel entonces, los hombres comían carne, aunque se desconoce si dicho alimento se conseguía cazando o procedía de la recolección de carroña. Tampoco se sabe aún qué porcentaje de su dieta alimenticia procedía de alimentos vegetales recogidos y de insectos, y cuál de tejido animal. Asimismo se desconoce si estos yacimientos corresponden a actividades de miembros anteriores de la línea *Homo* o si los robustos australopitecinos también eran capaces de fabricar herramientas y de comer carne.

El fósil de un individuo de cerebro grande y dientes pequeños, cuyo primer hallazgo corresponde al norte de Kenia y con aproximadamente 1,5 millones de años, se ha clasificado dentro de la especie *Homo erectus*. La primera parte de la existencia de este *Homo*, como la de los homínidos anteriores en el tiempo, se halla limitada al sur y al este de África. Más tarde, entre 700.000 y 1 millón de años atrás, invade las zonas tropicales del Viejo Mundo y, al final de su evolución, las zonas templadas de Asia. Diversos yacimientos arqueológicos contemporáneos del *Homo erectus* revelan una mayor perfección en la fabricación de útiles que la observada en los yacimientos anteriores. En la cueva del *Sinanthropus pekinensis*, en el norte de China, existen pruebas de que se había empleado el fuego. Estos datos sugieren que la conducta de los homínidos se iba haciendo más compleja y eficiente.

A lo largo de la vida del *Homo erectus* continuaron vigentes las principales tendencias de la hominización. El tamaño de su cerebro, no mucho mayor que el de los anteriores homínidos, entre 750 y 800 cm³, aumenta hasta 1.300 cm³, dentro del rango de variación del *Homo sapiens*.

• Los primeros *Homo sapiens*

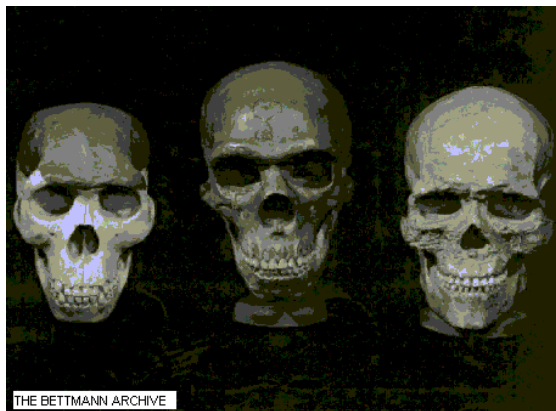
Entre 200.000 y 300.000 años atrás, el *Homo erectus* evolucionó hacia el *Homo sapiens*. Debido al carácter progresivo de la hominización durante este periodo, resulta difícil identificar con precisión cuándo se produjo esta transición evolutiva, por lo que algunos fósiles de esta época han sido clasificados como *Homo erectus* tardíos por unos científicos y como *Homo sapiens* por otros.

Aunque pertenecientes al mismo género, estos primeros *Homo sapiens* no presentan un aspecto idéntico al del hombre moderno. Los testimonios fósiles más recientes sugieren que el hombre moderno, *Homo sapiens sapiens*, apareció por primera vez hace más de 90.000 años. Existe cierto desacuerdo entre los científicos acerca de si la secuencia de fósiles homínidos revela un desarrollo evolutivo continuo desde la primera aparición del *Homo sapiens* hasta el hombre moderno. Esta discrepancia se centra sobre todo en el lugar que ocupan los restos de Neanderthal, clasificados a menudo dentro de la cadena de la hominización como *Homo sapiens neanderthalensis*. Los hombres de Neanderthal (que reciben su nombre del valle de Neander, en Alemania, donde se halló uno de los primeros cráneos) ocupaban algunas zonas de Europa y del Oriente Próximo desde hace unos 100.000 años hasta hace 35.000 o 40.000 años, cuando desaparecieron de los registros fósiles. En otras partes del Viejo Mundo también se han encontrado otros fósiles de diferentes variedades de los primeros *Homo sapiens*.

La discrepancia acerca del hombre de Neanderthal implica asimismo el interrogante sobre los orígenes evolutivos de las poblaciones de hombres modernos o razas. Aunque no es posible establecer una definición exacta del término raza (dado que los seres modernos presentan una variación continua de una zona geográfica a otra), las poblaciones humanas muy distantes entre sí exhiben ciertas diferencias físicas, objeto de estudio en la clasificación de las razas y en la genética de poblaciones. Estas diferencias representan adaptaciones a las condiciones ambientales locales, un proceso que según algunos científicos comenzó con la llegada del *Homo erectus* a todas las partes del Viejo Mundo hace aproximadamente un millón de años. En su opinión, la hominización a partir del *Homo erectus* ha sido una evolución continua localizada; es decir, las poblaciones locales han ido variando su aspecto a lo largo de los años. Los hombres de Neanderthal y los primeros *Homo sapiens* se consideran descendientes del *Homo erectus* y son los antecesores del hombre moderno.

Otros científicos consideran la diferenciación racial como un fenómeno relativamente reciente. Según ellos, los rasgos de Neanderthal frente baja y abombada, cejas abultadas y cara grande carente de barbilla parecen demasiado primitivos como para considerarlos antecesores del hombre moderno. Clasifican al hombre de Neanderthal en una rama lateral del árbol evolutivo humano que acabó por extinguirse. Según esta teoría, los orígenes del hombre moderno se hallan en el sur de África o en Oriente Próximo. Al evolucionar, entre 90.000 y 200.000 años atrás, se propagaron por todas las partes del mundo y sustituyeron a las poblaciones más primitivas de *Homo sapiens*. Además de algunos restos fragmentarios de fósiles procedentes del sur de África, esta teoría está avalada por las comparaciones de ADN mitocondrial (forma de ADN que se hereda exclusivamente de la madre) realizadas en mujeres representativas de una distribución universal de antecesores. Estos estudios sugieren que los humanos proceden de una única generación del África subsahariana o del sureste de Asia. Debido a estas pruebas que siguen la línea materna, dicha teoría se ha denominado la hipótesis Eva, pero sus resultados no son aceptados por la mayoría de los antropólogos, que consideran mucho más antigua la existencia de la especie humana.

Con independencia del resultado de la controversia científica, los testimonios muestran que los primeros grupos de *Homo sapiens* eran muy eficaces a la hora de beneficiarse de la climatología a veces adversa de la Europa de los periodos glaciales. Es más, por primera vez en la hominización, los homínidos comenzaron a enterrar a sus muertos, cuyos cuerpos acompañaban con herramientas de piedra, huesos animales e incluso flores.



Cráneos de hombres prehistóricos

La especie Neandertal, que vivió en Europa y África del Norte entre el 75.000 y 40.000 a.C., son ancestros primitivos de la especie humana actual. Eran cazadores-recolectores y tenían el cerebro algo más grande que el de los seres humanos de hoy. Los primeros en encontrar fósiles de la especie Neandertal fueron los antropólogos alemanes Johann Fuhlrott y Hermann Schaaffhausen en 1856, en el valle del río alemán Neander (cerca de Düsseldorf, Alemania). Aquí se muestra el cráneo de un Neandertal entre el de un *Pithecanthropus* (izquierda) y el de un hombre de Cro-Magnon (derecha).

El hombre moderno

Aunque la aparición evolutiva de los pueblos biológicamente modernos no modificó de forma sustancial el esquema básico de adaptación que había caracterizado las primeras fases de la historia humana, sí se produjeron algunas innovaciones. Además del nacimiento del gran arte paleolítico en los territorios de Francia y España, creado por los habitantes de las cavernas, algunos antropólogos defienden que fue durante esta época cuando se creó el lenguaje humano, un desarrollo que habría de tener profundas implicaciones en todas las facetas de la actividad humana. Hace unos 10.000 años se produjo uno de los acontecimientos más importantes de la historia de la humanidad: la domesticación de plantas y animales.

La comprensión actual de la hominización tiene sus pilares en los fósiles conocidos, pero el panorama dista mucho de estar completo. Sólo los futuros descubrimientos permitirán a los científicos cubrir las grandes lagunas en la concepción actual de la hominización. Mediante el uso de complejos dispositivos tecnológicos, así como del conocimiento acumulado de los esquemas de los depósitos geológicos, los antropólogos están en condiciones de señalar los lugares más propicios para la búsqueda selectiva de nuevos fósiles. En los años venideros se producirá un gran avance en la comprensión de la historia biológica de la humanidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Biología

Claude A. Ville

Séptima Edición 1988

- Biología

William L. Smallwood

Edna R. Green

Décima sexta Edición 1986

- Enciclopedia Encarta 1998 – 2001