

REDES, SISTEMAS Y EVOLUCIÓN

Hacia una nueva Biología

REDES, SISTEMAS Y EVOLUCIÓN

Hacia una nueva Biología

Autor

Daniel Heredia Doval

Director

Máximo Sandín Domínguez

TESIS DOCTORAL
PROGRAMA DE BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y EIODIVERSIDAD
Junio de 2013

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	9
PREFACIO: RESUMEN, OBJETIVOS Y NOTAS PRELIMINARES	11
» Resumen	11
» Objetivos específicos	11
» Estructura del texto	12
» Presentación de citas y referencias	14
I INTRODUCCIÓN: FUNDAMENTOS TEÓRICOS	17
1 REVISIÓN HISTÓRICA Y FUNDAMENTOS FILOSÓFICOS	19
1.1. Introducción	19
1.2. Pensamiento preevolucionista	21
1.3. Lamarck y el transformismo como evolucionismo primigenio	26
1.4. La estela de Lamarck: transformismo en la primera mitad del s. XIX	36
1.5. Darwin, darwinismo y el evolucionismo maltusiano	42
1.6. Las principales escuelas evolucionistas del periodo presintético	57
1.7. Eugenesia: la amarga victoria del darwinismo social	68
1.8. La síntesis moderna y la hegemonía del paradigma darwinista	76
1.9. Corolario y conclusiones del capítulo primero	87
2 PAUTAS Y PRINCIPIOS DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA	89
2.1. Introducción	89
2.2. Sistemas biológicos: introducción al paradigma sistémico	91
2.3. Estructuras disipativas y la termodinámica de la vida	95
2.4. Redes biológicas y el tapiz de lo viviente	101
2.5. De orden y caos: atractores, robustez y autoorganización	110
2.6. Redes, sistemas y autoorganización: modelos evolutivos	119
2.7. Corolario y conclusiones del capítulo segundo	133

3	EL BUCLE ORGANISMO-AMBIENTE: CANALES Y NIVELES DE INFORMACIÓN	135
3.1.	Introducción	135
3.2.	Información genética: caracterización, regulación y expresión	138
3.2.1.	El genoma como unidad estructural: composición y evolución	144
3.2.2.	Elementos móviles: la rebelión de la basura	150
3.2.3.	Complejidad genética y el mito del gen	155
3.3.	Información epigenética: mecanismos y conceptos	157
3.4.	La información ambiental: instrucción y codesarrollo	166
3.5.	Sobre el azar y la necesidad: el bucle organismo-ambiente	182
3.6.	Corolario y conclusiones del capítulo tercero	192
II	DISCUSIÓN: HIPÓTESIS Y PROPUESTAS	195
4	DEL DARWINISMO A LA INTEGRACIÓN DE SISTEMAS COMPLEJOS	197
4.1.	Introducción	197
4.2.	Críticas clásicas al paradigma darwinista	200
4.2.1.	Insuficiencia de la selección natural	201
4.2.2.	Azar como fuente de creatividad	206
4.2.3.	Límites de variación microevolutiva	211
4.2.4.	Discontinuidad en la macroevolución	215
4.2.5.	Reduccionismo biológico y genético	221
4.2.6.	Deficiencias semánticas y epistemológicas.	225
4.3.	Recapitulación sobre la problemática de la síntesis	233
4.4.	Renovación o revolución: Hacia un nuevo paradigma	236
4.5.	Los mensajeros y el genoma RW: Nuevas teorías y modelos	252
4.6.	BES: una nueva síntesis para una nueva biología	257
4.7.	Corolario y conclusiones del capítulo cuarto	260
5	BES: SOBRE UNA PROPUESTA INTEGRADORA	263
5.1.	Introducción	263
5.2.	Los sistemas biológicos como sujeto y objeto	266
5.3.	Mecánica vectorial de cambio	272
5.4.	Procesos ecológicos de fijación poblacional	279
5.5.	Dinámica evolutiva de los sistemas biológicos	284
5.6.	Extinción, radiación y filogenia	296
5.7.	Índice de complejidad biológica	313
5.8.	Corolario y conclusiones del capítulo quinto	323
6	EVODEVS: SIMULACIÓN EVOLUTIVA SISTÉMICA PARA UN MUNDO VIRTUAL	325
6.1.	Introducción	325

6.2. Conceptos generales de modelización y simulación	327
6.3. Planteamiento general del modelo y fundamentos teóricos	329
6.3.1. Organismos virtuales: principios de organización	329
6.3.2. Mundo virtual: espacio celular y variables	332
6.3.3. Reglas de restricción y mutación	333
6.3.4. Consideraciones generales del modelo y objetivos de la simulación	335
6.4. Aspectos técnicos y formales del desarrollo	336
6.4.1. Autómatas celulares y formalismo DEVS Paralelo	336
6.4.2. Descripción técnica del modelo	339
6.5. Escenarios de simulación y resultados	341
6.5.1. Experimento control	342
6.5.2. Experimento 1	344
6.5.3. Experimento 2	346
6.5.4. Experimento 3	348
6.5.5. Experimento 4	350
6.5.6. Experimento 5	352
6.5.7. Experimento 6	354
6.5.8. Experimento 7	356
6.5.9. Experimento 8	358
6.5.10. Resultados generales	360
6.6. Discusión de los resultados	360
6.6.1. Estudio sobre el escenario control	361
6.6.2. Estudio sobre la variable ambiente	362
6.6.3. Estudio sobre la variable estrés	363
6.6.4. Estudio sobre los escenarios bivariantes	365
6.7. Corolario y conclusiones del capítulo sexto	366
6.8. Hardware y software utilizado	367
III CONCLUSIONES FINALES, REFERENCIAS Y ANEXOS	369
CONCLUSIONES GENERALES, PERSPECTIVAS FUTURAS Y NOTAS FINALES	371
» Conclusiones generales	371
» Resolución de objetivos específicos	372
» Perspectivas futuras	376
» Notas finales	378
LISTA DE REFERENCIAS	379
GLOSARIO DE ACRÓNIMOS	419

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, debo agradecer al Dr. Máximo Sandín el tiempo, la paciencia y la dedicación que ha invertido tanto en la dirección de esta tesis como en mi formación académica. Considero que su influencia ha sido esencial para mi desarrollo como científico y como persona, y no puedo más que sentirme en deuda por todo lo que he aprendido de sus enseñanzas, de su ejemplo como científico y de su carácter humano. También quiero agradecer su inestimable esfuerzo y ayuda al Dr. Armando González, quien ha sabido sacar tiempo de donde no lo había para poder tutelar esta tesis y ha cumplido con un papel importante en la misma. Del mismo modo, me encuentro en deuda con el Dr. Victorino Sanz, profesor del departamento de Informática y Automática de la U.N.E.D., quien me ha brindado una ayuda inestimable y ha hecho posible la simulación presentada en el capítulo sexto, al introducirme al formalismo PDEVS y al hacerse cargo de la implementación informática del modelo.

Por otra parte, quiero mostrar mi agradecimiento a aquellos amigos y compañeros que me han apoyado, alentado y ayudado siempre que lo he requerido: Arturo Sastre, Rubén González, Oscar Cambra y, especialmente, Enrique Martí, quien me brindó su ayuda en los primeros intentos por sacar adelante el modelo de simulación.

Finalmente, quiero dedicar las últimas palabras de este breve apartado a los más cercanos, los que han convivido conmigo día a día y han sabido lidiar con los buenos y los malos momentos. A mis padres, Daniel y Mary Fe, porque su esfuerzo me ha permitido llegar hasta aquí. Y a mi pareja, Dunia, porque con su fuerza y cariño me ha ayudado a superar los baches del camino.

A todos y todas, mis más sinceras gracias.

PREFACIO: RESUMEN, OBJETIVOS Y NOTAS PRELIMINARES

Resumen

Esta tesis persigue una reformulación integral de la biología evolutiva a través de la integración de las ciencias de la complejidad con las ciencias biológicas bajo el paradigma sistémico. Para ello, se generará un nuevo catálogo de categorías, herramientas conceptuales y dinámicas concretas que amplíen, potencien y den consistencia al estudio de la evolución a través de una nueva área de conocimiento: la *biología evolutiva de sistemas*. Esta propuesta toma como eje teórico el modelo de Máximo Sandín, y trata de sistematizar y explorar nuevas fronteras sobre el mismo, formalizar términos y unificar de manera no sólo coherente, sino inseparable, a buena parte de los fundamentos heterodoxos clásicos (predarwinistas y presintéticos) y de los nuevos retos de la biología del siglo XXI. Lo que se plantea como una alternativa plausible y potente a la síntesis moderna y al pensamiento darwinista.

Objetivos específicos

Los objetivos específicos de esta tesis pueden ser resumidos en los siguientes puntos:

- Revisar los orígenes y el desarrollo de las ideas evolucionistas dentro de sus respectivos contextos históricos y socioeconómicos, para analizar el estado actual de la biología evolutiva en términos ontológicos.

- ▶ Examinar la viabilidad del paradigma neodarwinista como eje fundamental de la biología evolutiva, en su lógica interna y en función de nuevos conocimientos biológicos, para evaluar tanto su consistencia científica como la necesidad de un cambio de modelo.
- ▶ Presentar las líneas maestras de algunas propuestas evolutivas modernas (Shapiro, Jablonka, Sandín, etc.) y clásicas (Lamarck, Saint-Hilaire, Mivart, etc.), para contrastar su interpretación del fenómeno evolutivo con los datos actuales frente a la del paradigma neodarwinista.
- ▶ Establecer una propuesta de nueva síntesis sistémica entre las ciencias de la vida y las ciencias de la complejidad, bajo la etiqueta de biología evolutiva de sistemas, para generar unas directrices coherentes de cara a reforzar y facilitar un cambio de paradigma tanto en el plano teórico como metodológico.
- ▶ Plantear nuevas categorías y revisiones terminológicas, para abarcar nuevos conceptos y dotar a la biología evolutiva de sistemas de unas herramientas analíticas convenientemente descritas.
- ▶ Desarrollar y defender una hipótesis evolutiva basada en las categorías y las directrices descritas, para comprobar la funcionalidad de estas herramientas y para ofrecer una explicación heterodoxa unificada y coherente como alternativa al paradigma darwinista.
- ▶ Realizar un modelo de simulación que reproduzca los patrones básicos de los sistemas biológicos en función a las categorías y conceptos planteados, para simular diferentes escenarios evolutivos y discutir la coherencia de la hipótesis expuesta.

Estructura del texto

El esquema general del texto consiste en seis capítulos que se reparten en dos partes. Los tres primeros están dedicados a la revisión general, la presentación de conceptos clave y la argumentación de evidencias representativas sobre áreas fundamentales. Los últimos tres capítulos se centran en la discusión de planteamientos y propuestas personales:

El **capítulo primero** se centrará en una revisión histórica en busca de los pioneros y los precursores del evolucionismo, y se intentará ofrecer una muestra representativa del rico bagaje teórico de la biología evolutiva de tiempos pretéritos. También se explorará el desarrollo de las principales escuelas de pensamiento a través del siglo XIX y XX, con especial énfasis en cómo los contextos históricos, económicos y sociales han sido una

marca fundamental en el éxito final de las distintas teorías. En este sentido, se revisará el vínculo entre la Ilustración y el transformismo, y, sobre todo, entre el liberalismo y la teoría de la evolución por selección natural.

En el **capítulo segundo** se hará una revisión ilustrativa de las incursiones de la biología dentro de las ciencias de la complejidad y del paradigma sistémico, en lo que se ha venido a llamar biología de sistemas. Se expondrán los principales conceptos de la teoría general de sistemas, de la biología de redes y de la termodinámica del no equilibrio. Se revisarán las nociones generales extraídas del estudio de las redes biológicas (como parte fundamental de la biología de sistemas) y se introducirá una nueva definición de “*organización biológica*” sobre la que anclar coherentemente los conceptos de autoorganización y robustez. Finalmente, se revisarán algunas de las principales incursiones de la biología evolutiva en el paradigma sistémico.

En el **capítulo tercero** se revisarán los conocimientos actuales sobre los sistemas de información biológica, el concepto de gen como unidad básica y la composición general de los genomas. Se defenderá que la información fluye de una forma abierta y no lineal a través de los canales genético, epigenético y ambiental, en lo que será denominado como el “*bucle organismo-ambiente*”. Se argumentará que, bajo este bucle, los organismos son sujetos activos de su propia evolución a través de la herencia epigenética y de los mecanismos de potenciación evolutiva. Se recalcará la importancia capital de los fenómenos de adquisición y compartición de información en la configuración final de las filogenias.

En el **capítulo cuarto** se defenderá que el darwinismo es un marco teórico inadecuado para la biología, en función a varias líneas argumentales. Se revisarán las críticas clásicas al pensamiento darwinista, se recuperarán las conclusiones de capítulos previos sobre el tema y se analizará el estado del paradigma darwinista dentro de “*la estructura de las revoluciones científicas*” de Kuhn (1971). Además, se planteará la necesidad de adherirse a un nuevo marco teórico y se defenderá que la teoría de la evolución por integración de sistemas complejos de Máximo Sandín es una candidata adecuada a cubrir ese espacio. Del mismo modo, se recalcará la importancia de desarrollar un nuevo enfoque teórico y experimental: la biología evolutiva de sistemas. En referencia a esto último, se planteará una serie de objetivos y líneas de actuación para remodelar la biología en lo que se considera como un salto conceptual importante y necesario.

En el **capítulo quinto** se planteará una propuesta personal que recoge los objetivos dispuestos en el capítulo anterior. Esta propuesta se enmarca, por tanto, dentro de la biología evolutiva de sistemas y su objetivo es integrar coherentemente la biología evolutiva

con el paradigma sistémico y las ciencias de la complejidad. Para ello se introducirá una serie categorías y herramientas conceptuales que se articulan de forma modular y se integran dentro de una dinámica evolutiva. Se tratará de argumentar que dicha dinámica es coherente tanto con las pruebas neontológicas como con las paleontológicas, que es compatible con la tendencia al incremento de complejidad y que resuelve buena parte de los rompecabezas macroevolutivos derivados de las grandes radiaciones de biodiversidad. Además, se defenderá que esta propuesta no sólo recoge las evidencias de los capítulos anteriores y resuelve importantes anomalías del paradigma darwinista, sino que integra los principales planteamientos heterodoxos de forma coherente y cohesionada en una síntesis evolutiva no darwinista con gran potencial.

Finalmente, en el **capítulo sexto** se presentará un modelo de simulación basado en las propuestas anteriores. Este tratará de reproducir la evolución de unos organismos virtuales, diseñados como una simplificación coherente de los sistemas biológicos que respeta los principios elementales de la organización e introduce la posibilidad de potenciación evolutiva. Se realizará un estudio preliminar del modelo, sometiéndolo a una batería de experimentos para, finalmente, analizar los resultados obtenidos de los diferentes experimentos y plantear paralelismos razonables con la naturaleza.

En lo que se refiere a la estructura dentro de los capítulos, se ha considerado oportuno que cada uno cuente con su propio apartado de conclusiones, si bien al final del texto se plantearán unas conclusiones generales, así como una última reflexión en referencia a la continuidad histórica de los planteamientos presentados y un espacio para establecer perspectivas futuras y nuevos escenarios.

Presentación de citas y referencias

Todas las citas están transcritas manteniendo el idioma del texto de consulta y aparecen en letra *cursiva*. Cuando parte del texto aparece resaltado en cursiva en la fuente aquí quedará escrito entre <cuñas> para evitar confusiones. Del mismo modo, todas las palabras en **negrita** han sido resaltadas de forma secundaria para incidir sobre parte del contenido cuando se ha considerado que es de especial relevancia para el desarrollo de la tesis. Los [corchetes cerrados] se corresponden con anotaciones fuera de la cita, mientras que los]corchetes abiertos[serán usados cuando aparecen textualmente en la fuente de referencia. Las citas más relevantes y de mayor extensión son sacadas del párrafo.

Las referencias dentro de cada capítulo obedecen fundamentalmente a la fórmula (autor año), aunque en las citas textuales de libros (nunca de artículos) se ha dispuesto además la página correspondiente del texto de consulta. Las citas cruzadas, es decir, textos que aparecen como citados dentro del texto de consulta, se han referenciado de acuerdo a la fórmula (autor año de la cita, citado en autor año del texto de consulta) siempre que ha sido posible. Finalmente, el término *ibídem* (Ibíd.) indica que la referencia es la misma que la inmediatamente anterior.

Parte I

INTRODUCCIÓN: FUNDAMENTOS TEÓRICOS

Capítulo 1

REVISIÓN HISTÓRICA Y FUNDAMENTOS FILOSÓFICOS DEL PENSAMIENTO EVOLUCIONISTA

“En lo pasado está la historia del futuro.”

José Donoso Cortés.

1.1. Introducción

La teoría de la evolución es, sin duda alguna, uno de los mayores logros de la ciencia, que dota de una dimensión temporal y dinámica al orden biológico que observamos en la naturaleza. La génesis y el desarrollo del pensamiento evolucionista constituye un tema fundamental para comprender el estado actual de la biología en general y de la biología evolutiva en particular, pero, además, se considera que puede ser una herramienta extremadamente útil para el planteamiento de nuevas propuestas e hipótesis, así como para la evaluación retrospectiva de las teorías vigentes.

Un rápido repaso a la bibliografía llevará con facilidad a la asunción de una historia lineal del evolucionismo, sencilla y mitificadora, que sitúa al darwinismo en el centro (si no como sinónimo) de la teoría de la evolución y a Charles Darwin como una figura del más alto genio científico que, yendo en contra su propio contexto histórico, elaboró de forma brillante esta teoría reveladora. Por ejemplo, Francisco Pelayo en su *“Charles Darwin. De la creación a la evolución”* (2008) afirma que, *“En su libro, Darwin proponía una solución a uno de los problemas científicos más debatidos de su época: cómo habían surgido y si seguían*

surgiendo, las especies en la naturaleza. Hasta entonces la respuesta a esta cuestión sólo se había encontrado en el relato bíblico de la creación del Génesis” (Pelayo 2008). Una idea que es repetida una y otra vez en la literatura divulgativa, en los textos elementales y en las presentaciones de las obras clásicas, que contienen otras fórmulas como: “*Antes de Darwin, los orígenes de la vida animal y vegetal se perdían en la oscuridad del mito y las leyendas*” (Contraportada de “*El Origen del Hombre*” de la editorial EDAF 2009). Por poner un último ejemplo, incluso es fácil encontrar afirmaciones rotundas sobre el mismo tema en libros de impacto. En lo que quizá sea una de las concesiones más ligeras de la biología moderna, Richard Dawkins afirma: “*Los organismos vivientes han existido sobre la Tierra, sin nunca saber por qué, durante más de tres mil millones de años, antes de que la verdad, al fin, fuese comprendida por uno de ellos. Por un hombre llamado Charles Darwin*” (Dawkins 1979). En consecuencia, salvo por las publicaciones especializadas, que rara vez captan la atención de los estudiantes e investigadores, y notables excepciones en el campo de la divulgación (Larson 2006, entre otros), la historia del evolucionismo está circunscrita a la historia supersimplificada del darwinismo. Y, como ya afirmaba Conrad Waddington para el centenario de “*El Origen de las Especies*”:

“... Para todos, quizá con la excepción de algunos historiadores pedantes, la <teoría de la evolución> significa <Darwin>, tan inconfundiblemente como <relatividad> significa <Einstein> [...] Es bastante sorprendente, porque los pedantes tienen de hecho más razón que de costumbre...” (Waddington 1962, en Barnett et al. 1971 p. 15).

En realidad, la historia del evolucionismo sería mucho más larga y compleja de lo pretendido por las simplificaciones anteriores, y, ni el concepto de evolución es producto de un sólo hombre, ni es homologable a un único cuerpo teórico. Porque, como defiende el historiador Andrés Galera:

“... la ecuación Darwin = evolución es errónea por excluir otros modelos biológicos que sustentan idéntico principio teórico [...] lejos de manifestarse como un elemento aislado, el concepto de variación específica cronológica es un argumento debatido por los naturalistas desde principios del siglo XIX para explicar el origen de los seres vivos...” (Galera 2002).

A lo largo de este capítulo se tratará de dar sentido y sustento a esta afirmación a través de un recorrido temporal. Comenzando por los esbozos de metamorfismo de las culturas

clásicas, que finalmente se consolidarán en las tesis transformistas, pasando por el auge de la diversidad teórica y terminando por la criba de la síntesis moderna de primera mitad del siglo XX y sus revisiones posteriores, se analizarán los orígenes y fundamentos de las principales corrientes evolucionistas, así como los motivos que han llevado a la mitificación histórica y a la homogeneidad ideológica que presenta la biología evolutiva actual bajo el manto del darwinismo. En ningún caso la intención de este capítulo es la de realizar una revisión exhaustiva de la historia del pensamiento evolucionista y sus protagonistas, lo que daría para una tesis en sí, sino realizar un recorrido representativo por las principales corrientes y modelos, con el fin de analizar el estado actual de la biología evolutiva desde una perspectiva ontológica.

1.2. Pensamiento preevolucionista: dinamismo, metamorfismo y primeros esbozos

“...l’hypothèse transformiste apparaît de très bonne heure dans l’esprit des hommes, sinon sous la forme de véritable théorie scientifique, au moins à l’état de conceptions philosophiques plus o mois vagues...” (Depéret 1922 p. 23).

De esta forma exponía Charles Depéret hace más de un siglo cómo el dinamismo de la naturaleza y la mutabilidad biológica son ideas tempranas de la mente humana, tanto que se pueden reconocer elementos clave del evolucionismo en los filósofos de la antigua Grecia como Anaximandro, Empédocles o Lucrecio (Depéret 1922, Templado 1974). De forma más explícita, en una revisión algo más moderna Joaquín Templado escribe:

“... Aunque el elemento primordial varíe en cada caso – en Tales es el agua, en Anaximandro, lo indefinido (<ápeiron>), en Anaxímenes, el aire – todos ellos [filósofos jónicos del s. VI a.C.] coincidieron en ver el cosmos en un incesante fluir; como un mundo cambiante, en <evolución> natural y continua. En sus concepciones cosmogónicas predominó la idea de continuidad de la naturaleza, de la cual tuvieron una visión dinámica [... Para Empédocles, por ejemplo,] Tanto el hombre como los animales habrían surgido de la tierra y se habrían originado de miembros y órganos unidos al azar, siendo sólo viables las uniones armónicas...” (Templado 1974 p. 2).

Por otra parte, esta visión dinámica del mundo fue compartida y ampliada por algunos

filósofos taoístas de la antigua China. El taoísmo se caracteriza por un profundo énfasis en la armonía universal, la dualidad de los opuestos y la fluidez energética, material y temporal del cosmos como un todo indivisible. Una fluidez que también quedaría implícita en su concepción de la naturaleza, dado que el historiador Joseph Needham considera:

“... más interesante desde el punto de vista científico es el que los [t]aoístas elaborasen algo muy próximo a un enunciado de la teoría de la evolución. Cuando menos, negaron firmemente la fijeza de las especies biológicas . . . Los observadores [t]aoístas conocían la metamorfosis de los insectos, y sin duda sacaron las mismas conclusiones erradas que los europeos de la aparición de los insectos en los cuerpos de animales y materia vegetal en descomposición [sobre la generación espontánea] [...] Una vez asentado ese conocimiento de la transformación radical, no había que ir muy lejos para creer en los cambios evolutivos lentos, en virtud de los cuales una especie de animal o planta surgieron de otra. Esta idea se desprende con total claridad del notable pasaje [de Zhuang Zi, analizado por el autor en dicho texto]” (Needham 1993).

En todo caso, esta visión dinámica del mundo orgánico, compartida por antiguos filósofos griegos y chinos, en ausencia de una correcta interpretación de los fósiles, adopta quizá un sentido de metamorfismo de estado presentista más que de sucesión temporal. Si bien el taoísmo se extendió por el continente asiático en los siglos sucesivos, parece que no desarrolló ninguna corriente más específica en torno a la idea de evolución, manteniendo su carácter difuso y holístico. Respecto a las ideas nacidas en Europa, estas se vieron ensombrecidas por la figura y la obra de Aristóteles, cuya concepción fijista de la naturaleza marcaría la tendencia a seguir en los siglos siguientes. De hecho, según el historiador Edward J. Larson:

“...Tras rechazar tanto la creación como la evolución, Aristóteles (que era ateo) postuló sencillamente la idea de que las especies son eternas. Integrandó el relato del génesis con las líneas generales de la ciencia aristotélica, los naturalistas cristianos premodernos consideraron que Dios en un principio había creado las especies y luego las había fijado para siempre en una creación perfecta...” (Larson 2006 p. 28).

No obstante, pese a su concepción fijista de la naturaleza, con Aristóteles el conocimiento de los seres vivos dio un avance inmenso al reconocer claramente los principales proble-

mas de la biología: sexualidad, herencia, nutrición, crecimiento, adaptación, y los abordó en sus obras. Su consideración de los animales, basada en los estudios de anatomía comparada, ha constituido el fundamento de los sistemas de clasificación (Templado 1974). En todo caso, la ciencia de los siglos posteriores, enmarcada y aprisionada dentro del Imperio Romano primero y del feudalismo de la Edad Media después, no manifestó (aparentemente) verdaderas ideas de carácter evolucionista. Harían falta una serie de detonantes que se fueron acumulando y que finalmente se manifestarían de forma más o menos crítica a lo largo del siglo XVIII, que pueden asociarse a tres revoluciones fundamentales en la forma de comprender la naturaleza: 1) la interpretación temporal del registro fósil; 2) el descubrimiento de nuevas especies fuera de Europa; y 3) el resurgimiento de la cultura científica durante la Ilustración francesa (Ibíd.).

En primer lugar, es necesario recordar que, aunque los fósiles eran conocidos desde tiempos antiguos, su interpretación ha ido variando a lo largo de los siglos. Así, aunque en la antigüedad algunos autores, como Jenófanes y Herodoto, los consideraron correctamente como restos petrificados de organismos de otras épocas, la opinión de Plinio de que eran sólo “*caprichos de la naturaleza*” era predominante, mientras que otros autores como San Isidoro los relacionaron con el diluvio universal (Ibíd.). Finalmente, como bien describe Charles Depéret:

“... A l'aurore du XIXe siècle, l'importance des fossiles était enfin appréciée partout à sa juste valeur, et leurs formes infiniment variées devenaient l'objet des études de nombreux savants, dont les descriptions avaient pris un caractère précis tout a fait nouveau, grâce à l'adoption définitive de la nomenclature linnéenne binomiale...” (Depéret 1922 p. 6).

Además, esta adopción general del sistema linneano en las ciencias naturales impulsó la aristotélica idea de una cadena de sucesión de complejidad, o “*Scala Naturae*”, que por primera vez exponía claramente las afinidades y diferencias entre los seres vivos en un esquema que influiría a fijistas y transformistas posteriores (Templado 1974). Es un hecho interesante que el propio Linneo ya considerase la mutabilidad de las especies como un fenómeno posible aunque subsidiario al orden ideal de la *Scala Naturae* (Galera 2009, Baack y Rieseberg 2007, Jablonka y Lamb 2005, Gilbert y Epel 2009). De hecho, según Galera:

“... Linneo no pone en duda la existencia de nuevas especies botánicas producto de la hibridación, ni la posibilidad de que este sea el mecanismo que con

el transcurso del tiempo origine la multitud de especies del mismo género: <al principio no fueron más que una sola planta surgiendo de ella a través de la generación híbrida> escribió...” (Galera 2009).

En cuanto al segundo punto, la documentación de nuevas especies procedentes de América, aparentemente, su exploración no sólo aportó una cantidad enorme de datos nuevos, sino que, en vistas a los primeros problemas de tipo biogeográfico, hizo considerar los hechos ya conocidos desde nuevos puntos de vista (Templado 1974 p. 11). Estos problemas implicarían una reconsideración general de la distribución de las especies afines, pero también instarían a encontrar un lugar taxonómico adecuado para las nuevas especies.

Finalmente, la fuerza racionalista de la Ilustración sirvió sin duda como el caldo de cultivo ideal para la emergencia de los primeros esbozos de transformismo. El desarrollo de una visión del mundo centrada en el conocimiento y la cultura permitió el desarrollo de elementos clave en la historia del evolucionismo, como el método científico, y la propia racionalidad de la Ilustración quedó reflejada en buena medida en la teoría de la evolución. Porque, según indica Joaquín Templado, “Entre las ideas características de la época, <Razón>, <Naturaleza>, <Humanidad>, <Ilustración>, hay que destacar la de <Progreso>, que más o menos explícitamente constituyó una especie de denominador común de los movimientos intelectuales de la época.” (Ibíd p.21). Esta idea de progreso aparece plasmada en las primeras teorías transformistas de forma evidente, pero, además, será un tema muy recurrente a lo largo de la historia posterior del evolucionismo, bajo su reformulación como “tendencia al incremento progresivo de complejidad”.

Una vez desarrollados los elementos anteriores, los primeros esbozos claros de transformismo pueden ser reconocidos en el pensamiento de importantes figuras del siglo XVIII como Maupertuis, De Maillet, Diderot, Goethe, Holbach, De la Mettrie, Bonnet, Erasmus Darwin y Buffon (Galera 2009, Deperét 1907, Larson 2006, Templado 1974, Wells 1976). Así, para Benoît De Maillet, los seres vivos tienen su origen “en las aguas del mar por una especie de pangénesis. Posteriormente los animales terrestres procederían de los marinos mediante una serie de transformaciones súbitas” (Templado 1974 p. 23). Denis Diderot defendió sucesivamente (a partir de 1749) una visión unitaria y dinámica de la naturaleza, en la que “no vio ni rastro de diseño o planificación divina. Cualquier forma de ser vivo podía generarse a sí mismo en un proceso estrictamente natural” siempre que ésta pudiese sobrevivir y reproducirse (Larson 2006 p. 33); si bien sus ideas transformistas (explícitamente citadas en su obra “Pensées sur l’Interpretation de la Nature” de 1753) son un reflejo de las de otros autores de la época, especialmente de Maupertuis (Templado 1974). Este último tiene una clara visión transformista basada en la aparición fortuita de cambios bruscos

originados en los gametos, aun “*sin excluir por completo la influencia que el clima y el alimento pueden tener en la producción de nuevas formas*”; y en su “*Systeme de la Naturae*” (1751) escribe sobre “*la multiplicación de las especies más dispares*”, considerando que:

“... *deberían su origen a algunas producciones fortuitas, cuyas partes elementales no habían retenido el orden que tenían en los animales padre y madre. Cada grado de error habría producido una nueva especie, y a fuerza de variaciones repetidas se habría originado la diversidad infinita de los animales que vemos hoy...*” (Maupertuis 1751, citado en *Ibíd.* p. 28).

En cierto sentido, la concepción transformista de Maupertuis resulta sorprendentemente cercana al mutacionismo que se desarrollará a principios del siglo XX de la mano de Hugo de Vries y Bateson (*Ibíd.*). Erasmus Darwin, abuelo del célebre Charles Darwin, aborda algunas cuestiones sobre la variación y la evolución en su libro “*Zoonomia, or the Laws of Organic Life*” (1794), en el que consideró (de acuerdo al conocimiento general de la época) como causas principales de variación de los seres vivos la domesticidad y las condiciones climáticas, admitiendo la herencia de caracteres adquiridos; además, “*tuvo también en cuenta los cambios que se producen en los híbridos interespecíficos y la posible influencia de las mutilaciones*” (*Ibíd.* p. 29). Para Goethe, la diversidad animal se corresponde con la existencia de unos planes de organización fundamentales e infranqueables, cuya diversificación es consecuente con los fenómenos secundarios de adaptación al medio externo. Según Goethe, “*The resultant animal form is, as it were, the innermost kernel modified in different ways as determined by the external element*” (Goethe 1970, citado en Wells 1967). Respecto al origen y naturaleza de la vida, el barón de Holbach (en 1770) se limitaba a afirmar “*que la materia inerte podía autoorganizarse en estructuras complejas; cuando llegaban a ser suficientemente complejas, estas estructuras materiales mostraban las propiedades de la vida*” (Larson 2006, p 33), una afirmación que, no obstante, se aleja mucho de la concepción fijista y creacionista asociada comúnmente al periodo preevolucionista. En una línea aparentemente similar, De la Mettrie “*describió la vida como un principio básico de la propia materia orgánica, y no como resultado de la actuación independiente o de un alma que residiera en dicha materia*” (*Ibíd.*, p 34). Como conclusión, todas estas citas y referencias muestran que ya existía un pensamiento preevolucionista en el siglo XVIII, del mismo modo que es posible reconocer una seria preocupación científica por los problemas vitales y el orden natural desde un plano evidentemente alejado de la mística y la tradición religiosa, que marcaría los precedentes adecuados para el desarrollo del transformismo

Finalmente, es interesante considerar tras un punto y aparte la contribución al pensamiento evolucionista del conde de Buffon, quien, “*además de un gran vulgarizador, fue un pensador original que mantuvo teorías que se adelantaron a su tiempo*” (Templado 1974 p. 26). A lo largo de su extensa obra (1749 - 1788), Buffon consideró explícitamente la transformación biológica, si bien “*tales ideas se hallan esparcidas a lo largo de los numerosos tomos de su <Histoire Naturelle> [... aunque fueron...] contradictorias a lo largo de su vida. Buffon parece haber sentido más que ninguno de sus contemporáneos el dilema planteado en torno al origen de las especies.*” (Ibíd.). Sin embargo, de lo que no cabe duda es que Buffon planteó la transformación de una forma explícita y hasta sus últimas consecuencias, dado que según considera en “*Les époques de la nature*” (1778):

“... [es posible pensar] *que cada familia, tanto en los animales como en los vegetales, ha tenido un solo origen, e incluso que todos los animales proceden de un único animal, que, a través de los tiempos, ha producido, perfeccionando y degenerándose, todas las razas de los otros animales...*” (Buffon 1778, citado en Galera 2009).

En general, el pensamiento de Buffon incluye varios aspectos, como son los cambios sobre las especies debidos a la influencia del clima, del alimento, de la domesticación e incluso del tamaño poblacional, acogiéndose además a la idea de “*moldes internos*” que acotan la “*degeneración*” de los organismos y la diversidad de la generación espontánea. Según Larson (2006): “*Buffon afirmaba que, en condiciones climáticas similares, se generarían de forma espontánea especies fundamentalmente similares, en cualquier parte del planeta. Para él, los moldes internos eran universales y eternos...*” (Larson 2006 p. 32). Aunque de la argumentación anterior se desprende claramente la idea de que el evolucionismo es una corriente de pensamiento con unas bases antiguas y bien fundamentadas, quizá de entre todos los pensadores citados sea Buffon quien tendrá mayor influencia en el desarrollo del transformismo y del candente debate evolucionista de principios de siglo XIX, a través de la influencia directa sobre su pupilo y protegido, Lamarck, pero también sobre el más fuerte opositor de éste, Cuvier, aunque sin duda con unos “*resultados muy dispares*” (Templado 1974 p. 26).

1.3. Lamarck y el transformismo como evolucionismo primigenio

Jean Baptiste de Monet, Chevelier de La Marck (1744–1829), conocido universalmente como Lamarck, es quizá uno de los personajes peor parados de la historia de la biolo-

gía. Primero, por el descorazonador desenlace de su vida (Gould 2004, Sandín 2002), y, segundo, por la fuerte tergiversación de sus ideas y la falta de reconocimiento de las mismas, tanto por figuras clásicas (Cuvier, Darwin, Weismann) como en tiempos recientes por parte de los defensores de la síntesis (Por 2006, Barnett et al. 1971, Løvtrup 1987). En palabras de Conrad Waddington:

“...Lamarck is the only major figure in the history of biology whose name has become, to all intents and purposes, a term of abuse. Most scientists’ contributions are fated to be outgrown, but very few authors have written works which centuries later, are still rejected with an indignation so intense that the skeptic may suspect something akin to an uneasy conscience...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 39).

Y de hecho, según Francis Dov Por:

*“... Lamarck died blind and destitute in 1829 at the respectable age of 85. Posterity has been unkind to Lamarck, to say the least. The anti-Lamarck sentiment started with a barbed eulogy speech delivered by Cuvier. Charles Darwin, who was always prudently pondering, often mixed criticism of Lamarck with praise [?]. Unlike Darwin himself, the champions of the emerging neo-Darwinist dogma did everything they could to stigmatize Lamarck. Weismann, in order to test his germ/soma dichotomy thesis, crudely cut the tail of hundreds of mice [...] Mendel was posthumously forgiven for skewing some experiments and De Vries for not dealing with rigorous mutations. However, no lenience was shown towards Lamarck. Respected authors of Lamarckian corollaries to Darwinism, such as Baldwin or Waddington, were shoved aside. Lamarck continued to be the straw man put up in order to be demolished. The neo-Darwinian ‘central dogma’, like every dogma, needed an **anathema**...”* (Por 2006).

Este último argumento ha sido considerado de forma recurrente por otros autores, como Gould (2004) y Goodwin (1998), y se volverá sobre el mismo en el capítulo cuarto. Con independencia (por el momento) de las posibles razones de esta situación, al igual que otros autores recientes (Jablonka y Lamb 2005, Gilbert y Epel 2009, Koonin y Wolf 2009, Gissis y Jablonka 2011, Sandín 1997-2006, etc.) en este trabajo se considera fundamental rehabilitar la figura de Lamarck y su enorme contribución a la biología en general y al evolucionismo en particular.

Lamarck tuvo ciertamente una vida compleja. Pasó su juventud en el seminario de los jesuitas de Amiens, se alistó en el ejército y lo abandonó posteriormente debido a una seria herida. Este incidente le llevaría a tomar contacto con las ciencias naturales. Comenzando como botánico, en 1778 culmina su *“Flore Française”*, que entusiasmó a Buffon y le abrió las puertas de la Academia de Ciencias. En esta obra, *“realizó su primera aportación destacada, de las muchas que haría, al desarrollo de las ciencias naturales: el método dicotómico”* (Casinos 1986 p. I¹). En 1788, a los 44 años y después de veinte años vinculado a esta institución, consigue finalmente una plaza de asistente de Botánica en el *“Jardin des Plantes”* de París. Cuando esta institución se reforma bajo el nombre de *“Muséum National d’Histoire Naturelle”* (a propuesta del propio Lamarck), en 1793, Lamarck es reconocido con una cátedra en zoología de animales inferiores (Gould 2004, Casinos 1986). A lo largo de su carrera, Lamarck realizó grandes contribuciones a la ciencia, además de la del método dicotómico, entre las que pueden destacarse la modernización de la taxonomía animal y vegetal, la descripción y caracterización de numerosas especies, la representación del primer filograma animal y el acuño de neologismos fundamentales como *“animales invertebrados”* y *“biología”* (Ibíd.). Sin embargo, quizá su aportación más grandiosa, y por la que no siempre es recordado en su justa medida, es la creación de la primer cuerpo teórico completo y consistente del cambio orgánico, al cual se referiría como transformismo. Si bien, como se ha expuesto previamente, *“muchas de sus ideas tienen antecedentes en los autores que expresan con anterioridad a él concepciones transformistas”*, éstas están dispersas en libros muy diversos y dedicados en ocasiones a *“materias que sólo incidentalmente tratan de temas biológicos”* (Templado 1974 p.40). Por el contrario, las teorías de Lamarck *“culminan y sobrepasan las doctrinas evolucionistas del siglo XVIII”* surgiendo como un cuerpo coherente de forma completa (Ibíd.), y, según Galera:

“... Lo hizo sin tapujos, poniendo negro sobre blanco un planteamiento inusual, incierto y atrevido, representativo de una manera distinta de ver la naturaleza, descatalogada como entidad superior y convertida en un conjunto de leyes físicas y objetos interrelacionados por un sinfín fenomenológico; lo hizo cambiando la escena analítica, penetrando en la forma para conocer, comprender y convertir la función en el genuino referente de la vida. Con él y desde entonces, el binomio constituido por la forma y la función diferencia una unidad vital directriz conforme al medio cuyo desarrollo temporal representa la historia orgánica terrestre, convertida en postulado fundamental de la biología...” (Galera 2009).

¹Prólogo de la edición en castellano de *“Filosofía Zoológica”*. Referenciado aquí como Lamarck 1986.

Porque Lamarck no sólo propuso una teoría (con unos mecanismos y leyes) para explicar la evolución, sino que planteó por primera vez el esquema fundamental del evolucionismo al considerar la adaptación, la continuidad filética y la variación temporal de las especies (o dicho de otro modo, la *realidad* del fenómeno evolutivo, la *historiografía* de la biodiversidad y los *mecanismos* evolutivos) como una solución material y universal para entender el orden natural (Galera 2009, Løvtrup 1987). En conclusión, parafraseando a Maurice Caullery, parece justo reconocer que Lamarck “*es el fundador indiscutible de las doctrinas transformistas*” (Caullery 1971).

La teoría de Lamarck fue presentada en su discurso preliminar de 1800, desarrollada en su “*Philosophie Zoologique*”, de 1809, y posteriormente revisada a lo largo de su copiosa “*Histoire des Animaux sans Vertèbres*”, entre 1815 y 1822 (Galera 2009, Por 2006, Gould 2004). En general, la idea directriz del pensamiento lamarckiano puede resumirse en que la naturaleza ha producido gradual y sucesivamente los diversos grupos de seres vivos, desde los más simples a los más complejos (Templado 1974). Para Lamarck, la transformación cronológica de los seres vivos es un proceso plenamente mecanicista, producto de la reacción activa de los organismos, que obedece a dos fuerzas confrontadas: 1) la tendencia general e inherente hacia la mayor complejidad; y 2) la adaptación al medio. Según resume el propio Lamarck:

“... *Es evidente, en efecto, que el estado en que vemos a todos los animales es, por un lado, el producto de la composición creciente de la organización que tiende a formar una gradación regular, y, por otro lado, es el de la influencia de una multitud de circunstancias muy diferentes que tienden continuamente a destruir la regularidad en la gradación creciente de la organización...*” (Lamarck 1986 p. 221).

Mientras que la tendencia hacia el progreso (hoy complejidad) es, para Lamarck, un fenómeno inherente a la dinámica de fuerzas internas (fluidos corporales), la adaptación al medio obedece fundamentalmente a la capacidad reactiva de los seres vivos ante las condiciones cambiantes del medio. La continuidad de las adaptaciones es posible gracias a la herencia de los caracteres adquiridos en respuesta a una estimulación prolongada a lo largo de generaciones. Esta última cuestión queda circunscrita a dos *leyes generales* que el propio Lamarck define de la siguiente manera:

“... *Primera ley: En todo animal que no ha traspasado el término de sus desarrollos, el uso frecuente y sostenido de un órgano cualquiera lo fortifica poco*

a poco, dándole una potencia proporcionada a la duración de este uso, mientras que el desuso de tal órgano le debilita y hasta le hace desaparecer.

Segunda ley: Todo lo que la naturaleza hizo adquirir o perder a los individuos por la influencia de las circunstancias en que su raza se ha encontrado colocada durante largo tiempo, y consecuentemente por la influencia del empleo predominante de tal órgano, o por la de su desuso, la Naturaleza lo conserva por la generación en los nuevos individuos, con tal de que los cambios adquiridos sean comunes a los dos sexos, o a los que han producido los nuevos individuos..." (Lamarck 1986 p. 175).

Bajo esta teoría, Lamarck considera que los seres vivos más sencillos (“*infusorios*”) se originan a diario por generación espontánea. Estos tienden, por medio de fuerzas físicas y el desarrollo de su naturaleza interna, a adoptar organizaciones más complejas a lo largo de sucesivas generaciones en una cadena ideal de complejidad creciente, en lo que se puede considerar como una inversión revolucionaria de la admitida *Scala Naturae* (Galera 2009). En contraste con la uniformidad esperable de una evolución meramente progresiva en base a la complejización de la vida, para Lamarck, las condiciones sostenidas del medio imponen necesidades (“*besoins*”) a los organismos, los cuales desarrollan respuestas mediante nuevos hábitos y el acondicionamiento fisiológico, produciendo una diversidad de formas bajo un patrón de ramificación lateral que desdibuja la *Scala Naturae* y concede a la biología la primera filogenia real. Es importante señalar que el sistema de Lamarck es estrictamente gradualista y se opone frontalmente al catastrofismo de Cuvier, a las revoluciones bióticas y a las extinciones. De hecho, como bien resume Maurice Caullery, “*du temps et des circonstances favorables suffisent à la Nature pour opérer, suivant Lamarck, toutes les transformations [...] Ainsi, peu à peu, les types se modifient, en harmonie avec les conditions ambiantes*” (Caullery 1971 p. 111–112). Por tanto, para el transformismo de Lamarck, el cambio es un fenómeno activo, no azaroso, de origen individual (la reacción del organismo) pero de dimensión poblacional (como conjunto sincronizado). Desde un punto de vista pragmático, quizá en lo que se podría denominar su esencia ideológica, “*el Lamarckismo, [...] ve en lo viviente un sistema que reacciona por sí mismo a las influencias del medio y que es capaz de poner sus funciones de acuerdo con éstas*” (Grassé 1977 p. 21). Esta idea o esencia, resulta intuitiva, elegante, atractiva. Incluso en un periodo en el que las tesis lamarckistas no son en absoluto el consenso y la hegemonía sintética deja poco espacio a otras corrientes, Robert Wesson no puede sino admitir que:

“... *Philosophically, the holistic approach – the notion of the organism adap-*

	Lamarckismo	Darwinismo	Ortogenetismo	Mutacionismo
Orden/Perturbación	Ambos	Perturbación	Orden	Perturbación
Progreso/Diversidad	Ambos	Diversidad	Progreso	Diversidad
Interno/Externo	Ambos	Externo	Interno	Interno
Inmanente/Impredible	Ambos	Impredicibilidad	Inmanencia	Impredicibilidad
Intemporal/Histórico	Ambos	Histórico	Intemporal	Histórico
Taxa Superior/Inferior	Ambos	Taxones inferiores	Taxones inferiores	Taxones superiores
Elusivo/Palpable	Ambos	Palpable	Elusivo	Palpable

► **Tabla 1.1:** tabla comparativa de las principales corrientes evolucionistas clásicas (columnas), basada en los criterios antinómicos (filas) de Gould (2004).

ting to its surrounding – is attractive. It seems natural. The body, we well know, has remarkable and poorly understood abilities to adapt itself to use and suffers from disuse. . . . That such responses can be programmed changing the expression of genes of the cells involved, suggest the possibility that organisms can be geared to respond genetically to external signals...” (Wesson 1991, 224-225).

Por otra parte, es posible reconocer implícita y explícitamente en el pensamiento transformista de Lamarck algunos elementos que empapan su teoría y la dotan de una gran riqueza analítica y epistemológica: la naturaleza antinómica de sus postulados y su innovador programa (filosofía) de investigación. En primer lugar, según propone Stephen Jay Gould en su monumental obra “*La estructura de la teoría de la evolución*” (2004), de la formulación de Lamarck se extraen una lista de antinomias, de puntos confrontados, que pueden reconocerse en el centro de los principales debates evolucionistas de las épocas siguientes: 1) orden ideal (real) frente a perturbación (disruptiva); 2) progreso frente a diversidad; 3) interno frente a externo; 4) inmanencia frente a impredecibilidad; 5) intemporal frente a histórico; 6) taxones superiores frente a especies y géneros; 7) elusivo frente a palpable (Gould 2004). De esta forma, Lamarck no sólo incluye las principales antinomias y se convierte en un razonable precursor de las diferentes escuelas de pensamiento evolutivo posteriores, sino que es capaz de integrar sus contradicciones de una forma coherente, a través de sus dos mecanismos (progreso inherente y adaptación al medio). En contraste, las corrientes posteriores sólo se acogen a una de las dos posibles posturas para cada punto, como queda expuesto en la tabla 1.1. Por ejemplo, aquí se considera que el ortogenetismo (ver más adelante) recoge el carácter interno (intrínseco) e intemporal (series ahistóricas), ideal, progresivo, elusivo, etc.; mientras que en el darwinismo predomina el carácter externo e histórico, la perturbación, la diversidad y la impredecibilidad. Por el contrario, en el lamarckismo original los opuestos se complementan y confrontan en un sistema completo que recoge y sintetiza buena parte de la diversidad del pensamiento evolucionista. Por otra parte, en la obra de Lamarck se puede

reconocer explícitamente una contribución personal a la epistemología de la ciencia, bajo la forma de una filosofía (programa) de estudio que él mismo consideraba de capital importancia para un desarrollo acertado de la zoología en general y de su doctrina en particular:

“... La experiencia en la enseñanza me hizo sentir de qué modo una <filosofía zoológica>, es decir, un cuerpo de preceptos y de principios relativo a los animales y hasta aplicables a las otras partes de las ciencias naturales, nos sería útil en la actualidad, dados los progresos que se han realizado en estos últimos años en nuestros conocimientos de los hechos zoológicos...” (Lamarck 1986 p. XIII).

Dicho programa emerge de una idea innovadora, que Galera enuncia de la siguiente manera:

“... El naturalista debe ambicionar, no puede ser timorato y limitarse a consumir su esfuerzo describiendo y clasificando la serie infinita de especies, órdenes y clases de ambos reinos habitantes del globo. Identificar el objeto vivo no basta con reconstruir el sistema biológico natural, completar la tarea requiere descubrir cómo la naturaleza <pudo dar existencia a sus producciones, y cómo consigue renovarlas sin cesar>. Consecuentemente, la prioridad será analizar el conjunto de relaciones que condicionan al sujeto para expresarse en un modelo anatómico-funcional; objetivo que metodológicamente se traduce en conocer la organización de los seres vivos estudiando los fenómenos que acontecen durante la reproducción y el desarrollo, relacionando los efectos que las condiciones del medio y la manera de vivir ejercen sobre los cuerpos...” (Galera 2009).

Además, Lamarck plantea abiertamente cuál sería la metodología adecuada para tener un conocimiento completo los organismos, una metodología que recuerda poderosamente a la que Von Bertalanffy desarrollaría mucho después en su *“Teoría general de sistemas”* (1968), sobre la que versará el segundo capítulo:

“... El verdadero medio, en efecto, de llegar a conocer bien un objeto, hasta sus más mínimos detalles, consiste en comenzar por considerarlo en

su totalidad, examinando, por de pronto, ya su masa, ya su extensión, ya en conjunto de las partes que lo componen; por indagar cuál es su naturaleza y origen, cuáles son sus relaciones con los objetos conocidos; en una palabra por considerarle desde todos los puntos de vista que puedan ilustrarnos sobre las generalidades que lo conciernen..." (Lamarck 1986 p. XX).

En consecuencia, las aportaciones de la teoría de Lamarck al evolucionismo no sólo se refieren al primer cuerpo teórico coherente para explicar la evolución, sino que incluyen la fundación de la biología evolutiva en última instancia, el establecimiento de las principales antinomias del debate evolucionista y el planteamiento de un programa metodológico y epistemológico de investigación.

En base a lo expuesto anteriormente, resulta no menos que sorprendente el limitado alcance que tuvo su obra en la ciencia contemporánea, en comparación con las ideas fijistas que dominaron el panorama científico durante las siguientes décadas. Limitado no quiere decir nulo, ni irrelevante, dado que la mayor parte de los naturalistas decimonónicos conocía su obra. Según indica Søren Løvtrup:

"... Lamarck was neither neglected nor forgotten, he was famous all over Europe, for his work on the invertebrates and his views on evolution; in fact, these both two aspects are inseparable [...] This does not mean that both theories were generally accepted, but they were <known>..." (Løvtrup 1987 p. 61).

No obstante, aunque la limitación de su éxito en general puede atribuirse a varias causas (entre las que se suelen incluir el estilo literario del autor, la incapacidad de valoración de sus contemporáneos o sus escasas evidencias citadas), parece que influyó de una forma decisiva en su estatus científico la confrontación con poderosos intereses políticos e ideológicos. Porque, como explica Adrià Casinos:

"... la obra de Lamarck no está exenta de ideologismo. La influencia de Rosseau y su <Contrato social>, el ateísmo solapado de Buffon, debieron marcarle profundamente, y no es nada extraño que se entusiasmara con la revolución. No hay razones para pensar que su actitud no era sincera, que se tratara de un simple servilismo hacia el gobierno que le había encumbrado. De ser así, quizá hubiera podido repetir la maniobra. El 18 de Brumario

del general Bonaparte [9 de noviembre de 1799] marca el fin de sus buenas relaciones con el poder...” (Casinos 1984 p. VII).

De hecho, como apunta el historiador Harry Gershenowitz, Napoleón “*viewed the class of intellectuals as tools to serve him and further the growth of the Empire. Like other dictators, Napoleon could not tolerate dissent in the arts, science and politics*” (Gershenowitz 1979). Dada su patente vinculación con las ideas de la revolución francesa y con el gobierno que le promocionó como científico, “*Napoleon must regarded Lamarck as a potentially dangerous deviant thinker of dubious revolutionary background*”, así como una amenaza a sus negociaciones con el Vaticano, que requerían evitar la confrontación con la Iglesia y cualquier vinculación al ateísmo, incluyendo la generación espontánea y el transformismo (Ibíd.). El desdén del gobernante sobre el naturalista fue patente. Como es sabido, Lamarck trató de entregar a Napoleón una copia de su “*Filosofía Zoológica*”, siendo rechazado públicamente en un colosal acto de desprestigio (Gershenowitz 1979, Gould 2004), que, según Gershenowitz, pudo tener severas consecuencias añadidas para la carrera de Lamarck: “*This expression of disdain by Napoleon gave Cuvier the signal to terminate Lamarck’s career by mocking him in the lecture room before the student body*” (Gershenowitz 1979).

Georges Cuvier era un científico meticuloso, de una generación más joven que Lamarck, que se ganó un gran prestigio con sus trabajos paleontológicos y de anatomía comparada. Pero también era un hombre muy hábil en lo referente a la política (en verdad, en sacar provecho de ella) y, a diferencia de Lamarck, contaba con la gracia del gobernante, dado que “*Napoleon felt comfortable with Georges Cuvier’s catastrophic theory as well as his administrative ability and appointed him czar of the science and education ministries*” (Gershenowitz 1979). De hecho, esta escalada de poder es comentada por Larson, quien afirma que:

“... mientras ascendía en la escala profesional dentro del Museo de Historia Natural, Cuvier consiguió también ocupar puestos de liderazgo en el Instituto Nacional y en la Universidad de Francia [sic.], lo cual le dio la posibilidad de ejercer con una insólita influencia sobre el mecenazgo de la clase científica dirigente, que estaba altamente centralizada...” (Larson 2006 p. 22).

Su firme y agresivo rechazo al transformismo en todas sus formas convirtieron a Cuvier en la figura histórica central de las ideas fijistas del siglo XIX, dado que aprovechaba hasta la más mínima oportunidad para criticar las tesis transformistas, desde Buffon hasta sus

últimos y acalorados debates públicos con Geoffroy Saint-Hilaire (Larson 2006, Geoffroy Saint-Hilaire 2009). Sin embargo, su actitud hacia Lamarck fue especialmente deplorable, hasta el punto de preparar un desdeñoso discurso funerario a la muerte de éste, que Stephen Jay Gould califica como “*un panfleto tan magistral como repugnante*” (Olarieta 2009, Gould 2004 p. 197). Aunque, finalmente, la lectura del discurso fue suprimida por mediación de Geoffroy Saint-Hilaire, su colega y principal defensor en el Museo, eso no impidió que la vida de Lamarck tuviera un desenlace trágico (Gould 2004). En cualquier caso, la oposición de Cuvier (con su estilo moderno, su agresiva réplica y su justa reputación) fue un importante obstáculo para la aceptación del transformismo de Lamarck.

No obstante, cabe aclarar que la actitud de Cuvier respecto a las tesis transformistas no carecía de fundamento, ni reposaba sobre estamentos religiosos (Larson 2006, Galera 2002, 2009). Por el contrario, tenía importantes razones para rechazar la evolución orgánica desde un balance puramente científico y esencialmente empirista: por un lado, el delicado equilibrio anatómico que se daba en la organización animal parecía incapaz de asimilar cambios sin comprometer la viabilidad del conjunto (Larson 2006); por otro, el registro fósil, y teniendo en cuenta que “*en aquellos tiempos nadie conocía el registro fósil mejor que Cuvier*” (Larson 2006 p. 38), ofrecía un evidente patrón de remplazo faunístico brusco, marcado por la extinción de algunos grupos y la rápida aparición de nuevas especies (Galera 2009). Cuvier exponía la cuestión en su “*Discours sur les révolutions du globe*” de 1812, argumentando que la historia la vida en la Tierra podía ser explicada, sin necesidad de la hipótesis transformista, mediante eventos de extinción debidos a accidentes geológicos locales que dejarían un territorio despoblado y rápidamente colonizado por la migración de especies de otras regiones geográficas (Galera 2002, 2009, Depéret 1922, Larson 2006). El discurso tuvo un enorme éxito y difusión, traducándose rápidamente al inglés y alcanzando en 1817 la tercera edición, cuyo prólogo estaba escrito por Robert Jameson, y ofrecía un análisis del debate evolucionista como un tema propio de los naturalistas de la época (Galera 2009).

En resumen, Lamarck elaboró el primer cuerpo teórico coherente y completo sobre la evolución, bajo la forma de una teoría bilateral de progreso y divergencia, que sitúa a los organismos como sujetos activos de su propia adaptación. Con esto, Lamarck se convierte por derecho propio en el fundador del evolucionismo real. Además de ofrecer una doble mecánica de cambio, Lamarck introduce buena parte (tal vez todas, salvo la fundamental dualidad entre gradualismo y saltacionismo) de las confrontaciones del debate evolucionista de épocas posteriores, al tiempo que plantea un programa (una *filosofía zoológica*) para el estudio y la investigación biológica, que tomaba como base la teoría de la evolu-

ción. La difusión de las ideas de Lamarck fue notable, pero su aceptación se vio restringida a un papel secundario frente a la oposición fijista de Cuvier, el cual tomaría el desdén y la humillación pública de Napoleón como una “carta blanca” para dilapidar el prestigio de Lamarck a partir de ese momento. En todo caso, aunque la aceptación del transformismo no fue general ni mucho menos, tal como afirma Galera, en última instancia:

“... [Lamarck] tuvo éxito y su idea fue debatida, rechazada, compartida y modificada, por la comunidad científica décadas antes de que Darwin lanzase su mensaje evolucionista encerrado en la poliédrica botella del <Origen de las especies>, allá por 1859...” (Galera 2009).

1.4. La estela de Lamarck: transformismo en la primera mitad del s. XIX

Pese a que la visión fijista de Cuvier se convirtió en la más popular entre los naturalistas de la primera mitad del siglo XIX, el transformismo sería considerado a partir de las publicaciones de Lamarck como una tesis alternativa, generando un debate científico dentro de las instituciones académicas. De esta forma, la estela de Lamarck es seguida y amplificada por algunos científicos alemanes, ingleses y especialmente franceses, en el periodo comprendido entre la “*Filosofía Zoológica*” de Lamarck y “*El Origen de las Especies*” de Darwin: Grant, Jameson, Chambers, D’Alton y Pander, Bronn, Gerard, Geoffroy Saint-Hilaire, y de forma más puntual, Owen y Von Baer (Darwin 1977, Secord 1991, Larson 2006, Wells 1967, Galera 2002, Duhamel 1972, Løvtrup 1987).

En Inglaterra, tanto Robert Grant como Robert Jameson, ambos profesores de Darwin en la Universidad de Edimburgo durante su efímera formación en Medicina, fueron reconocidos lamarckistas. Según relata el propio Darwin en su autobiografía, Grant sentía “una gran admiración por Lamarck y sus opiniones sobre la evolución”, admiración que no transmitió a su ilustre pupilo, quien reconoce que decía escucharle “con silencioso estupor, y, por lo que recuerdo, sin que produjera ningún efecto sobre mis ideas” (Darwin 1977 p. 50). Grant, quien era “a leading figure in Edimburgh zoological circles” (Secord 1991), dejó constancia de sus inclinaciones transformistas en su “*Outline Comparative Anatomy*” (1841) que no pasaron inadvertidas para sus colegas (Larson 2006). Respecto a Jameson, según James A. Secord, éste sería el autor en un ensayo anónimo titulado “*Observations on the Nature and Importance of Geology*” (1826), en el que se argumenta abiertamente en

favor del transformismo de Lamarck y la generación espontánea (Secord 1991). Secord además ofrece una imagen interesante del escenario histórico al afirmar:

“... *Far more than most english-speaking men of science, Jameson kept abreast of natural history on the continent, and he recognises that his colleagues were actively interested in Lamarck, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, and other authors who offered alternatives to Cuvier...*” (Ibíd).

Por otra parte, también en Inglaterra, Robert Chambers desarrolló argumentos lamarckistas en sus “*Vestiges of Natural History of Creation*” (1844), escritos de forma anónima (Løvtrup 1987, Gould 2004). Según el bosquejo histórico que Darwin añadió a “*El Origen de las Especies*” (a partir de la tercera edición), Chambers aboga por un mecanismo bidireccional en el que se reconoce fácilmente la huella de Lamarck. Éste consistiría, por un lado, en un impulso con el que “*han sido dotados*” los seres orgánicos que les lleva a ascender progresivamente en su grado complejidad; y por otro, por un impulso relacionado con “*las fuerzas vitales*” en “*correspondencia con las circunstancias externas, como la comida, la naturaleza de la región donde vive el animal o la planta*” (Darwin 2008 p. 46). Sin embargo, Søren Løvtrup afirma no haber encontrado esta idea claramente dispuesta en ninguna de las ediciones consultadas y, aunque es plausible que Lamarck influenciase a Chambers, la propuesta del autor de “*Vestiges*” es más bien cercana a los trabajos de Geoffroy Saint-Hilaire y Von Baer al incorporar una suerte de saltacionismo embriológico (Løvtrup 1987). La única coincidencia clara de Chambers con Lamarck se encontraría, según Løvtrup, en la concesión de una “*ley generativa superior*” (*high generative law*) responsable de la complejización progresiva de los seres vivos (Ibíd.). En cualquier caso, cabe decir que, aunque Chambers no fuese totalmente original (al estar influido por Lamarck, Saint-Hilaire, Von Baer y otros biólogos) los “*Vestiges*” fue un éxito en lo que se refiere a su popularidad, algo que ayudaría a la difusión del evolucionismo en Inglaterra y allanaría el camino para el triunfo editorial de Darwin (Ibíd.).

En Alemania, el evolucionismo se plasmó esencialmente en las tesis de Edward D’Alton, quien, fuertemente influido por Goethe, rechazaba la idea de las creaciones sucesivas y abogaba por la evolución de las especies, entendiendo que el registro fósil “*argues for the assumption of an unbroken sequence of evolution (Abstammung), a continual transformation of animals according to the varying environment*” (Wells 1967). En 1821, D’Alton escribe junto con Christian Pander “*Vergleichende Osteologie der Säugethiere*” (1821-1831) donde declaran, por ejemplo, “*that all animals are descended from marine forms, and that the only factor to limit the principle of transmutation of species is that the forms so produced*

must be viable” (Ibíd.). Esta obra no sólo fue bien recibida y reconocida durante el siglo XIX, además, se ganó el beneplácito del maestro Goethe, quien afirmaba “*we share the authors convictions that there is a general type... And we also believe in the external plasticity of all phenomenal forms*” (Goethe 1822 citado en Ibíd.). También Enrich Von Baer, quien destaca por su influyente trabajo en el campo de la embriología, habría presentado (aunque sólo puntualmente) ideas evolucionistas de carácter ontogenético. En un manuscrito de 1833 (reimpreso en 1864), Von Baer afirma:

“... all modifications caused by <chance> or by some sudden external influence, cannot in slightest way change the body type in the offspring. Only deviation occurring in the autogenesis of an organism affects the reproduction, and we see here the most remarkable confirmation of the statement made previously, that the ontogenesis is nothing by a continuation of the autogenesis or the growth...”

Aunque este fenómeno de continuidad y cambio tendría un límite, ya que Von Baer continúa:

“... it might seem permitted to imagine that antelope, sheep and goat, have evolved from a common ancestor; but on the other hand I cannot see any probability supporting that all animals have evolved from each other through transmutation [...] a transformation of certain original forms of animals in the successive series of generations has very probably occurred, but only to a limited extent, the complete extinction of many types is certain and the gradual, rather than simultaneous appearance of others is equally certain...” (Løvtrup 1987 p. 74-75).

Por otra parte, el paleontólogo y profesor de la Universidad de Heilderberg Heinrich-Georg Bronn, representa quizá el ejemplo más esclarecedor de la continuidad del transformismo en el frecuentemente obviado periodo comprendido entre la “*Filosofía Zoológica*” de Lamarck y “*El Origen de las Especies*” de Darwin. Como prueba del interés hacia las tesis evolucionistas de la época, cabe destacar que Bronn fue premiado por la Academia de Ciencias de París, en 1856, por su memoria “*Reserches sur les lois d’évolution du monde organique pendant la formation de la crôte terrestre*”, en la segunda edición de un concurso temático sobre el significado biológico del registro fósil (Galera 2002). Para

Bronn, según afirma Andrés Galera, “los datos del registro fósil demostraban el cambio orgánico, pero éste no se producía siguiendo una serie gradual” sino de forma saltacionista, o en palabras del propio Bronn, “sin que haya habido jamás un paso gradual de una especie a otra” (Ibíd.). Centrado en su disciplina eminentemente descriptiva, Bronn nunca especuló sobre mecanismos evolutivos, y aunque rechazó abiertamente la selección natural de Darwin, su compromiso con el evolucionismo era tal que fue el encargado de la traducción al alemán de “El Origen” (Ibíd.).

Finalmente, es en Francia (en la misma tierra en que se forjó el pensamiento evolucionista) donde aparecen quizá las ideas transformistas más relevantes, profundas y con mayor influencia de este periodo de la mano de Frédéric Gérard y de Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (Galera 2002, Løvtrup 1987, Duhamel 1972). Frédéric Gérard expone sus ideas transformistas a partir de 1841 en forma de su “*théorie de l'évolution des formes organiques*”, incidiendo sobre el origen de la vida y su desarrollo posterior en la diversificación de las especies desde un plano puramente mecanicista y materialista. Según Galera, para Gérard:

“... la vida surge mediante la acción de agentes físicos <Calor, luz, electricidad y nada más> sobre <un líquido proveniente sea del agua pluvial sea de una infusión>. Desde entonces los seres vivos se habrían desarrollado en múltiples direcciones morfológicas sucediéndose en el espacio y en el tiempo...” (Galera 2002).

Al igual que Bronn, Gérard no se inclina sobre un mecanismo evolutivo específico, el cual o los cuales no son conocidos. Para éste, lo cierto es que “ha habido un movimiento evolutivo”, y éste sigue una “*secuencia continua de complejidad ascendente*” tal y como defendía Lamarck (Ibíd.). Además, Gérard plantea una dualidad entre “la sustitución de especies del mismo tipo” y “la aparición de nuevos tipos” en un lo que quizás es un acertado vaticinio de lo que se convertirá posteriormente en la distinción entre micro y macroevolución (Ibíd.).

Respecto a Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, decir que es probablemente el transformista más ilustre de este periodo sería quizá una escueta aunque justa presentación. Embriólogo observador, teórico innovador y empirista adelantado son algunas de las facetas de Geoffroy que le llevarían a desarrollar sus tesis transformistas. Colega y contemporáneo de Lamarck, Saint-Hilaire desarrolló su propia visión de la evolución a partir de las influencias de éste. Entre sus hipótesis se encuentra la unidad del plan de organización común, la incidencia directa del medio para generar el cambio orgánico y su vinculación

a los “*arrestos del desarrollo*”, que producirían modificaciones bruscas sobre dicho plan en patrón evolutivo de tipo saltacionista (Depéret 1922, Duhamel 1972, Galera 2002, Saint-Hilaire 2009). Todo ello, articulado coherentemente, se traduce en una poderosa concepción evolutiva basada en el desarrollo embrionario como fase operativa (Galera 2002), donde las desviaciones teratológicas (*monstruosités*) son vistas como una prueba de la plasticidad animal y del cambio orgánico. Según Duhamel, para Geoffroy Saint-Hilaire:

“... *la monstruosité n'était pas un désordre aveugle, la négation de tout loi, mais bien au contraire un ordre différent de l'ordre habituel, un ordre nouveau obéissant cependant à des règles identiques...*” (Duhamel 1972).

Para Geoffroy, la forma y el grado de cambio orgánico obedecen a razones no estocásticas, dadas por la existencia de un “*plan commun de composition organique*”² y su modificación en nuevos fenotipos mediante “*l'arret de developpement*”, producido bajo influencias específicas de un medio inmediato alterado, en una modificación de las interacciones entre el embrión y su “*nisus formativus*” (Galera 2002, Duhamel 1972). Así, tal y como apunta Depéret, “*les changements rapides du milieu ambiant agiraient de préférence sur l'embryon et détermineraient la production assez brusques de formes nouvelles*” (Depéret 1922 p. 34). En consecuencia, al igual que ocurría con la tesis de Lamarck, los cambios, al ser promovidos por el ambiente (recordando que para Geoffroy la perturbación del medio es directa, y que para Lamarck es el organismo el que responde activamente) tienen un origen individual pero una dimensión poblacional sincronizada, o lo que es lo mismo, ante un cambio ambiental significativo se produciría un remplazo generacional entre las formas orgánicas inadaptadas (los parentales) y las adaptadas en coherencia con el ambiente (los descendientes). Este profundo cuerpo teórico fue considerado, además, desde un punto de vista experimental, siendo Saint-Hilaire el primer empirista de la biología evolutiva. Además de sus célebres análisis químicos sobre la composición de los esqueletos orgánicos (en prueba de su idea de plan común), Galera explica:

“... *su investigación se centró en estudiar la embriogénesis de aves, y consistía en observar el desarrollo del huevo sometido a distintas modificaciones durante las diferentes etapas de la incubación: agitando, perforando, manteniendo en posición vertical, impermeabilizando la cáscara, etc. [...] Los cambios eran resulta-*

²Visión generalizada de la homología animal que desafiaba la división en planes independientes de Cuvier, y que sería el objeto de una acalorada discusión pública entre ambos.

do de una perturbación de los embriones en principio perfectamente regulares..."
(Galera 2002).

Y según el propio Saint-Hilaire:

"... the animals living today descend, through a succession of generations and without interruptions, from the extinct animals from the antediluvian world [...] It is evidently not through an insensible change that the lower oviparous animals have given rise to the higher degree of organization represented by the birds. A possible incident, quite slight as regards its initial extent, but immeasurable importance as to its effects (this incident which I shall not ever attempt to characterise, has happened in one of the reptiles), has sufficed for the evolution of all the parts of the body constituting the avian type..." (Geoffroy Saint-Hilaire 1833, citado en Løvtrup 1987 p. 71).

En todo caso, parece que los trabajos de Saint-Hilaire vinculados al transformismo y su "oscura escuela", como la denominó Adam Sedwick, fueron reconocidos por los principales evolucionistas de la época (Larson 2006) y sentaron los comienzos de la historia de amor-odio entre la biología evolutiva y la embriología.

Según lo expuesto anteriormente, parece bastante evidente que la historia de las teorías evolucionistas se remonta en casi cien años a las reconocidas tesis de Darwin. Además, se considera que es posible afirmar, en vistas a este escenario, que las ideas transformistas no sólo estaban en el aire de forma previa a la publicación de "El Origen" sino que formaban ya parte sustancial de la ciencia y la filosofía del siglo XVIII y de la primera mitad del siglo XIX (Galera 2002, 2009). Aunque con diferencias y excepciones, en general todos los autores citados encontraron cierto consenso en la diferenciación entre un fenómeno de carácter adaptativo y gradual en interacción con el medio ambiente, frente a una idea de marcados planes de organización y de complejidad creciente que difícilmente eran explicables en los mismos términos que se conferían a la adaptación. Esta distinción entre pautas y direcciones llevará a la concepción de tendencias internas opuestas (Lamarck y Chambers), de planes de organización de algún modo preexistentes (Goethe, D'Alton, Pander y, en cierto modo, Saint-Hilaire) o, quizá más humildemente, al reconocimiento de una absoluta ignorancia sobre el mecanismo evolutivo frente a la evidencia del suceso (Bronn, Gérard). Se plantean además las primeras cuestiones referentes al tiempo y al modo de la evolución, apareciendo las semillas del gradualismo y del saltacionismo, de las diferencias entre macroevolución y microevolución, y de la biología evolutiva del

desarrollo. La evolución, por lo tanto, estaba ya en este periodo en la mesa de debate, pero esencialmente dentro de los círculos académicos y profesionales de la ciencia, sin alcanzar la dimensión popular hasta el punto de desencadenar la controversia pública, algo que cambiaría para siempre en 1859 con la irrupción de la principal obra de Darwin.

1.5. Darwin, darwinismo y el evolucionismo maltusiano

Darwin se ha convertido, a día de hoy, en un icono no sólo de la biología, sino de la ciencia en general. A diferencia de Lamarck, la vida y la obra de Darwin han pasado a la cultura popular con unas dimensiones inusitadas y son muchos los que le proclaman un genio iluminado y el padre de la teoría de la evolución. A estas alturas, en vista a todo lo expuesto anteriormente, no parece necesario insistir en que esta afirmación es poco más que una falacia. Según Waddington:

“... La razón por la que asociamos el nombre de Darwin con la idea de la evolución y no con la de Lamarck o con otro publicista anterior se debe al hecho de que su aportación al tema fue sumamente destacada y estuvo sometida a una comprobación extensa y detenida...”

Sin embargo, ni para el propio Waddington (con su habitual espíritu crítico) esta explicación es suficiente, y considera:

“... Intervinieron otros factores, tal vez más importantes. En particular, Darwin escribió en un momento en el que el mundo intelectual comenzaba a considerar y a admitir el cambio revolucionario en la consideración filosófica que implica la creencia en la evolución en vez de en una creación especial...” (Barnett et al. 1971 p. 16).

Dado que, como se ha presentado anteriormente, la evolución era ya un tema debatido en las instituciones científicas antes de 1859, parece adecuado tratar de matizar a quién se refiere Waddington con el mundo intelectual y considerar los factores que intervinieron en la popularidad de Darwin. Aunque antes, es absolutamente necesario presentar correctamente a esta figura histórica, exponer las líneas maestras de su pensamiento y analizar la influencia general de su obra sobre la aceptación de la teoría de la evolución.

Charles Robert Darwin (1809 – 1882) nació en Shewsbury (Inglaterra) dentro de una familia acomodada. Hijo y nieto de médicos, comenzó sus estudios de Medicina en la Universidad de Edimburgo. Estudios que no llegaría a terminar y que supondrían, en cierto modo, un lastre para un joven Darwin que parecía no destacar ni disfrutar de la educación que se le brindaba. Según reconoce él mismo en su autobiografía: *“como no hacía nada útil en la escuela mi padre, inteligentemente, me sacó a una edad bastante más temprana de lo habitual, y me envió (octubre de 1825) con mi hermano a la Universidad de Edimburgo, donde permanecí dos años o cursos”,* y cuyas lecciones le *“resultaban intolerablemente aburridas”* (Darwin 1977 p. 48). Allí entró en contacto directo con el evolucionismo de Grant y Jameson *“sin que produjese ningún efecto sobre mis ideas”* (Ibíd. p.48), salvo *“la determinación de no leer nunca más un libro de geología ni estudiar esta ciencia en modo alguno”* (Ibíd. p. 52). Una decisión que infringiría posteriormente, durante su célebre travesía marina, con la lectura de los *“Principios de Geología”* (1830-1833) de Charles Lyell (Løvtrup 1987). Un Darwin sin interés por sus estudios en las ciencias académicas (más allá de su pasión por el coleccionismo de insectos), y sin ninguna verdadera presión económica por acabarlos, abandonaría finalmente la medicina: *“Poco después [de comenzar mis estudios] me convencí, por diversas circunstancias, de que mi padre me dejaría herencia suficiente para subsistir con cierto confort, si bien nunca imaginé que sería tan rico como soy [riqueza “que le libraba de la necesidad de ganarse la vida”, producto de su fortuna familiar; la generosa dote del matrimonio con su adinerada prima Emma Wedgwood y su actividad como prestamista (Larson 2006)], sin embargo mi convicción fue suficiente para frenar cualquier esfuerzo por aprender medicina”* (Darwin 1977. p. 48). En 1828, Darwin comenzó sus estudios en Cambridge, los cuales culminarían con un título de subgraduado en Teología (Sandín 2006, Darwin 1977). Sin embargo, parece que de nuevo la formación académica no fue de gran provecho para Darwin, afirmando: *“durante los tres años que pasé en Cambridge desperdicié el tiempo tan absolutamente como en Edimburgo y en la escuela, en lo que a los estudios académicos se refiere”* (Darwin 1977 p. 56). Aunque de aquí se desprende que Darwin estaba lejos de ser un buen estudiante, su etapa universitaria le sirvió para ganarse la amistad de algunas personalidades influyentes, de las muchas que conocería a lo largo de su vida, como Galton, Hooker, Lyell, Brown, Henslow y Asa Gray (Ibíd., Løvtrup 1987). De hecho, fue gracias a la recomendación de Henslow, en 1831, que Darwin se enroló en el navío *H.M.S. Beagle*, en un célebre viaje de reconocimiento que recorrería la costa suramericana. Así, Henslow, amigo y conocedor de las capacidades de éste, escribe una carta a Darwin en 1831, en la que reza:

“... El Capitán Fitz-Roy necesita un hombre (así lo entiendo yo) que sea más acompañante que un mero coleccionista, y no aceptaría a nadie, por buen naturalista, que no le sea recomendado además como un caballero [...] cuando digo

esto, no es que suponga que usted sea un naturalista cumplido, sino que está ampliamente cualificado para recoger, observar y anotar cuanto sea útil para la historia natural...” (Darwin 1977 p. 186).

Una vez conseguida la aprobación y la financiación de su escéptico padre (quien “veía en aquel viaje nada más que otra frivolidad de su caprichoso hijo”) y acompañado por su criado, Syms Covington, Darwin se enroló en el *Beagle* (Larson 2006 p. 83), según las narraciones convencionales, en calidad de naturalista. Pero si, como el propio Henslow consideraba, Darwin no era un “*naturalista cumplido*”, ¿por qué apostar por él en un viaje de tal magnitud y no en hombre con mayor formación y cargos reconocidos? En realidad, según relata Burstyn:

“... Darwin was not the original naturalist of the H.M.S. Beagle’s second voyage to survey the coasts of South America. The evidence, clearly marshaled by Gruber, shows that Robert McCormick, a Royal Navy surgeon, was appointed to the Beagle for the express purpose of making natural history collections, in addition to his primary duty as Ships Surgeon...” (Burstyn 1975).

De hecho, para Gruber, Darwin sería “*a kind of functional supercargo*” cuya función principal consistiría (como bien le comunicó Henslow) en servir de compañía al capitán Fitz-Roy, dado que la clasista sociedad victoriana imponía la necesidad de relacionarse con individuos de la misma categoría social (Gruber 1969). Sólo cuando McCormick abandonó el barco, debido a una trifulca con el peculiar capitán Fitz-Roy, Darwin asumió realmente el papel de naturalista “*suplente*” en el célebre viaje con escala en Galápagos, que más tarde sería rememorado en un relato épico de iluminación científica. Un relato repetido una y otra vez en los textos sobre biología, que queda bien plasmado en el siguiente ejemplo:

“... Cuando Darwin abandonó Inglaterra estaba convencido, como la mayoría de los naturalistas de su tiempo, de la invariabilidad de las especies, y no había pensado nunca en la idea de evolución. Esta creencia cambió al visitar en septiembre de 1835 el archipiélago de los Galápagos...” (Querner et al. 1971 p.58).

Sin embargo, como indica Stephen Jay Gould, esta narración carece de fundamento, afirmando:

“... En la oleada de ortodoxia darwiniana desencadenada tras el centenario de 1959 y aun vigente en la actualidad, no se me ocurre una reforma más importante que el derrumbamiento del mito romántico de que Darwin sólo en el mar, separado de las constricciones de su cultura, aprehendió la evolución como una verdad natural desnuda y objetiva. El mito de las Galápagos, anidado en tortugas y pinzones, es demostrablemente falso en el caso particular de Darwin y, seguramente, insolvente como enunciado general sobre la psicología humana y la sociología del conocimiento...” (Gould 2004 p. 219).

Del mismo modo, la imagen de un Charles Darwin aislado de la sociedad científica y confrontado a la misma por sus ideas revolucionarias entraría, quizá, dentro del mismo mito romántico, dado que tal como indica Strater:

“... Gracias a sus abundantes recursos económicos, Darwin se pudo permitir enviar a su mentor, el reverendo Henslow, una gran cantidad de especímenes recolectados por sus asalariados. Éste, entusiasmado, pronunció varias conferencias sobre ellos en la Geological Society de Londres. Estas provocaron el suficiente revuelo como para hacer de Darwin una pequeña celebridad en los círculos científicos [...] Al llegar a Londres, Darwin descubrió que se había convertido en una especie de celebridad [...] Le nombraron miembro de la Geological Society y le ascendieron de inmediato a su consejo rector. Un año más tarde fue aceptado en el Ateneo, el club para caballeros más exclusivo de Londres y al año siguiente le nombraron miembro de la Royal Society. El regreso de Darwin no fue precisamente discreto...” (Strater 1999, citado en Sandín 2002).

Por lo tanto, aunque en frecuentes ocasiones se describe el viaje del Beagle como la revelación evolutiva *in situ* de Darwin, no cabe duda de que serían sus reflexiones y la lectura de algunas obras determinantes en su pensamiento lo que le llevaría, años más tarde, a abrazar el evolucionismo, el cual había rechazado e ignorado previamente pese a su contacto directo con Grant y Jameson, con la obra de Lamarck y de su propio abuelo. En 1844, Darwin confesaba finalmente esta conversión a su amigo y colega el botánico Joseph Dalton Hooker, al tiempo que renegaba de su más importante predecesor:

“... Finalmente, algunos rayos de luz me han iluminado y estoy casi totalmente convencido (en contraste con mi punto de vista inicial) de que las especies no

son (es como confesar un asesinato) inmutables. El cielo me proteja del contrasentido de Lamarck de <una tendencia al progreso> o de <adaptaciones debido al tenue deseo de las especies>, etc.! Aunque las conclusiones a que he llegado no son muy diferentes de las suyas, los mecanismos por los que las especies cambian son totalmente distintos. Creo que he encontrado (¡qué presunción!) el sencillo mecanismo por el cual las especies adquieren exquisitas adaptaciones para varios fines...” (Darwin 1844, citado en Gould 2004 p. 201).

Este sencillo “mecanismo” al que Darwin se refería, era, evidentemente, el principio de *selección natural*, el cual es ampliamente desarrollado en su archiconocido libro “*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*”, acortado en ediciones posteriores como “*El Origen de las Especies*” (1859). Darwin presenta su “mecanismo” de la siguiente forma:

“... como de cada especie nacen muchos más individuos de los que pueden sobrevivir y como, en consecuencia a la lucha por la vida, que se repite frecuentemente, se sigue que todo ser, si varía, por débilmente que sea, de algún modo provechoso para él bajo las complejas y a veces variables condiciones de la vida tendrá mayor posibilidad de sobrevivir y de ser naturalmente seleccionado. Según el poderoso principio de la herencia, toda variedad seleccionada tenderá a propagar su nueva y modificada forma...” (Darwin 2008 p. 56).

A lo largo de “El Origen”, Darwin incide numerosas veces sobre este principio, más quizá como un recalco continuo de la idea que como una aclaración o expansión de la misma, adoptando (bajo la insistencia de sus colegas más cercanos) la “*supervivencia del más adecuado*” de Herbert Spencer como una expresión sinónima, aunque quizá más ilustrativa y consistente (Løvtrup 1987). En general, la visión evolutiva de Darwin se podría resumir como un proceso gradual de adaptación continua, sin más leyes ni tendencias que la mayor supervivencia y reproducción de los organismos mejor adaptados en una continua competición. De ello se desprende, primero, la necesidad de una constante variabilidad individual y, segundo, el efecto de la supervivencia diferencial mediada por competencia, que desemboca en el remplazo específico y la extinción de fondo. De hecho, para el pensamiento darwiniano, las especies sólo son una instantánea de un proceso de cambio continuo. Además de la selección natural, otras ideas fundamentales en el pensamiento darwiniano son uniformismo y el gradualismo, dado que el propio Darwin afirma que “*si mi teoría es correcta, tienen que haber existido innumerables variedades intermedias que enlacen estrechamente todas las especies del mismo grupo*” (Darwin 1859 p. 224), e incluso,

“si se pudiese demostrar que existió un órgano complejo que no pudo haberse formado por modificaciones pequeñas, numerosas y sucesivas, mi teoría quedaría destruida por completo” (p. 256). Respecto a la cuestión del aumento de complejidad en la evolución, o progreso, Darwin niega en principio cualquier tendencia o ley accesoria (al menos en su edición inicial) a la mera adaptación al medio circunstancial por selección natural, y considera que “todo ser tiende a perfeccionarse más y más, en relación con las condiciones [de su entorno]” (Ibíd p. 187) y “las formas de vida nuevas y perfeccionadas tienden a suplantar a las no perfeccionadas y viejas” (Ibíd p. 415). De este modo, la hipótesis de Darwin se opone, por un lado, a la hipótesis bidireccional Lamarck y su aumento de complejidad, y, por otro, al saltacionismo que se desprende de las ideas de Bronn, Saint-Hilaire y Gérard.

En lo que se refiere a sus contenidos teóricos, Ernst Mayr (1988, 1991) plantea que “*El Origen de las Especies*” contiene cinco conceptos separados: 1) la evolución como tal; 2) la teoría de la descendencia común; 3) el gradualismo; 4) la multiplicación (diversificación) de las especies; y 5) la selección natural (Kutschera y Nicklas 2004). No deja de ser una puntualización interesante el hecho de que, en contra de los propios contenidos del libro (según Mayr), Darwin no introdujese el término evolución en su obra hasta las últimas ediciones de la misma (Kutschera y Nicklas 2004, Løvtrup 1987). Por otro lado, desde el punto de vista de la estructura, Stephen Jay Gould considera:

“... Darwin estructuró el *Origen* como una trilogía. Los primeros cinco capítulos exponen los argumentos básicos en favor de la selección natural. Los cinco capítulos intermedios tratan de dificultades teóricas u cuestiones secundarias que deben incorporarse o justificarse (reglas de variación, naturaleza de la evidencia geológica, instintos, hibridismo y objeciones generales). Los cinco capítulos finales presentan la gran consiliencia [sic.] a base de resumir la evidencia de la evolución misma [incluyendo los trabajos de Saint-Hilaire, Von Baer y otros] (más que de la selección natural como mecanismo) procedente de una amplia variedad de campos: geología, biogeografía, morfología, embriología y demás...” (Gould 2004 p. 136).

Aunque, en vistas a lo anterior, “El Origen” contiene más elementos implícitos que la selección natural como “*mecanismo*” evolutivo, su énfasis sobre la misma representa la principal aportación de Darwin. La aproximación de Darwin a la selección natural puede encontrarse en su reflexión sobre dos elementos principales: el estudio de las variedades domésticas y la influencia del pensamiento socioeconómico de Malthus (Darwin 2008, Løvtrup 1987, Gould 2004). Así, el propio Darwin afirma:

“... la variación en estado doméstico proporciona la guía mejor y más segura. Puedo aventurarme a manifestar mi convicción sobre el gran valor de estos estudios, aunque han sido muy comúnmente descuidados por los naturalistas...” (Darwin 2008 p. 56).

Igualmente, para Darwin:

“... la selección era la clave del éxito del hombre cuando conseguía razas útiles de animales y plantas. Pero durante algún tiempo continuó siendo un misterio para mí la forma en la que podía aplicarse la selección a los organismos en estado natural...” (Ibíd. p.86).

Al parecer, la inspiración le llegaría de la mano de la sociología de Thomas Malthus y su *“An Essay on the Principle of Population”* (1798), dado que, según relata el propio Darwin en su autobiografía:

“... En octubre de 1838; esto es quince meses después de haber empezado mi estudio sistemático, se me ocurrió leer por placer el ensayo de Malthus sobre la población y, como estaba bien preparado para apreciar la lucha por la existencia que por doquier se deduce de una observación larga y constante de los hábitos de animales y plantas, descubrí enseguida que bajo estas condiciones, las variaciones favorables tenderían a preservarse, y las desfavorables a ser destruidas. El resultado sería la formación de especies nuevas. Aquí había conseguido por fin una teoría sobre la que trabajar...” (Ibíd p. 86–87).

No en vano, posteriormente se referiría a su propia teoría de la selección como *“la doctrina de Malthus aplicada al conjunto de los reinos animal y vegetal”* (Darwin 2008 p. 56). Lo cual sugiere (como un gran número de historiadores han destacado) que, si bien Lamarck estaba influenciado por los pensadores de la revolución francesa (Rosseau, Diderot, etc.), la obra de Darwin está profundamente impregnada de la ideología liberal e introduce en su núcleo fundamental algunos conceptos extraídos directamente desde las ciencias sociales (Larson 2006, Gilbert y Epel 2009, Gould 2004, Løvtrup 1987, Sandín 2002, Galera 2009). Porque la asimilación filosófica y sociológica de Darwin no se limita exclusivamente a Malthus, sino que es posible identificar la influencia de otras figuras destacadas. Según indica Jaume Josa en su presentación a la edición en castellano de *“El Origen”*:

“... Darwin proyectó en la naturaleza los esquemas imperantes de la sociedad burguesa victoriana de la época y especialmente el concepto de <lucha por la existencia> ampliamente desarrollado por Malthus. Las ideas sobre la libre competencia, la lucha por la existencia, la superpoblación, la supervivencia de los más aptos y la desaparición de los que no lo son, ya habían sido sugeridos con anteriormente, pero volvieron a ser utilizados con fines ideológicos en la primera mitad del siglo XIX en Inglaterra, casi siempre para justificar las consecuencias sociales del desarrollo del capitalismo que llevo a un empobrecimiento de las clases obreras. Thomas Hobbes (1588 – 1679) defendía la tesis de que el estado primitivo de los seres humanos se caracterizó por <la guerra de todos contra todos>. Adam Smith (1723 – 1790) consideraba que la sociedad humana [estaba] asentada en la libre competencia de un conjunto de <individualidades egoístas>. Es en este contexto histórico en el que Thomas Malthus publicó el “Ensayo sobre el principio de población” (1798) en la que dio a conocer su idea sobre la superpoblación como <ley natural>: la población aumenta en progresión geométrica mientras que los medios de subsistencia lo hacen en progresión aritmética. Malthus justificaba la miseria de los obreros y les hacía a ellos mismos responsables por tener un elevado número de hijos...” (Josa 1988³).

En la misma línea, Larson comenta que “en el pensamiento de Darwin era esencial una visión moderna del mundo influida por las ideas del utilitarismo, del imperialismo y del capitalismo del *laissez-faire*” (Larson 2006 p. 99). Para Andrés Galera, la “Triangulación ideológica, lucha « demografía « selección (Candolle « Malthus « Darwin), [es] significativamente evidente ya en el borrador del <Origen> redactado en 1842” (Galera 2010); mientras que Gould considera que “si Darwin se sirvió de Malthus para captar el papel central de la continua y dura lucha por la existencia, luego necesitó de la escuela afín de los economistas escoceses (los teóricos del *laissez-faire*, capitaneados por Adam Smith y su *Investigación sobre la naturaleza y causas de la riqueza de las naciones*, cuya primera edición se publicó en el auspicioso y revolucionario año de 1776) para formular el principio aún más fundamental de la selección natural misma. [...Yo] diría que la selección natural es, en esencia, la economía de Adam Smith transferida a la naturaleza.” (Gould 2004 p. 147). Finalmente, de forma interesante, Joaquín Templado invierte la relación y afirma:

“... desde el principio el darwinismo fue un aliado del liberalismo, se consideró como un medio de elevar la doctrina de la libre competencia hasta el grado de ley natural y proporcionar de este modo una base científica al progresismo

³Prefacio de la edición en castellano de “*El Origen de las Especies*”. Aquí referenciado como Darwin 2008.

liberal [...] esta coincidencia doctrinal explicaría la rápida difusión que tuvieron las ideas darwinistas en los medios liberales de entonces, y la enemistad que despertaron en los elementos sociales conservadores...” (Templado 1974 p. 92).

Teniendo en consideración estas afirmaciones, es posible plantear que la teoría de Darwin representa la expresión más moderna de una línea de pensamiento filosófico-sociológico de largo recorrido, que, finalmente, es elevada (a conveniencia) al estatus deificado de ley natural por medio de la teoría de la selección. En cualquier caso, siguiendo la argumentación de los autores anteriores, buena parte del éxito editorial de Darwin se podría encontrar tanto en la importante colección de datos en favor del fenómeno evolutivo (*per se*) como en la presentación de un mecanismo concordante con la corriente socioeconómica en expansión, o lo que es lo mismo, en plantear la evolución en unos términos asequibles para el orden de poder emergente (Larson 2006, Sandín 2002). Como bien resume Janet Browne:

“... de manera intuitiva parecía que la selección natural era la respuesta correcta para cualquier hombre totalmente inmerso en el mundo productivo y competitivo de los primeros tiempos de la Inglaterra Victoriana... En la época de 1850, la opinión pública británica aceptó con entusiasmo la idea de la evolución [darwiniana]...” (Citada en Larson 2006, p. 99, 101).

Además, es lícito reconocer que Darwin pudo encontrar una fuente de inspiración en la lectura de otros autores con ideas similares (y previas) a las suyas propias acerca de la selección natural, como Patrick Mathew, William Lawrence, William Charles Wells, James Cowles Prichard, Edward Blyth y Herbert Spencer (Løvtrup 1987), lo que en todo caso viene a sugerir que la concepción de Darwin (aunque expuesta con mayor profundidad) no era puramente singular y sus bases eran esencialmente emergentes en la racionalidad de la época victoriana y las décadas inmediatamente anteriores a la misma. Algo que, por otra parte, confirma la conocida coincidencia entre el trabajo de Alfred Russel Wallace y la obra de Darwin. Una coincidencia que puso en peligro la prioridad de Darwin (tras años de maduración de sus ideas, nunca publicadas) y merece la pena ser examinada con un poco más de detalle, dado que puede ser ilustrativa para entender las circunstancias que rodean a los primeros pasos en la difusión, la protección y el enaltecimiento de las ideas y la figura de Darwin.

Wallace, que ya había escrito en 1855 algunas ideas sobre el origen de las especies (Løvtrup 1987), envió en 1858 una copia de su artículo sin publicar “*On the Tendency of*

Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type” a Darwin, en el que llegaba a conclusiones similares y prácticamente a las mismas ideas que este último de una forma aparentemente paralela (Løvtrup 1987, Gould 2004, Kutschera y Nicklas 2004). En respuesta, y bajo el evidente temor de que Wallace se llevase la prioridad sobre el trabajo que llevaba años preparando, Darwin remitió el asunto a sus bien posicionados colegas Hooker y Lyell. Según Løvtrup:

“... Being familiar with the behaviour befitting an English gentleman, and realising that Wallace clearly wanted to have his work published, Darwin have not choice: he had to waive his claim to priority. Of course, the situation would change completely if it was not himself, but his friends who decided that he could go to press together with Wallace...” (Løvtrup 1987 p. 219).

La resolución final del asunto, aunque pueda parecer pragmática si no se entra en detalles, dudosamente podría calificarse de imparcial y elegante:

“... Darwin proposed the material which might save his priority, an extract of an essay never meant for publication plus abstracts of a letter. But such material is not normally published in scientific periodicals, and certainly it would not do to have a paper called <On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type> by Alfred Russel Wallace, followed by <Excerpts Proving that the Priority to The Theory of Natural Selection belongs to Charles Darwin> by Charles Darwin. So the friend struck a questionable compromise, they made a join paper: <On the Tendency of Species to form Varieties; and on the perpetuation of Varieties and Species by means of Natural Means of Selection.> By Charles Darwin, Esq., FRS, FLS, y FGS, and Alfred Russel Wallace, Esq. Communicated by Sir Charles Lyell, FRS, FLS, and J. D. Hooker, Esq., MD, VPRS, FLS, &c⁴...” (Ibíd.).

Además del cuestionable orden de los autores (dado que la contribución de Darwin al artículo era en todos los sentidos accesoria), no deja de ser sorprendente que la decisión editorial se realizara a espaldas de Wallace y, de hecho, Løvtrup informa que:

⁴Los acrónimos indican la membresía en sociedades científicas: *Royal Society* (FRS), *Geological Society* (FGS), *Linnaean Society* (FLS), etc.

“... Wallace was not consulted on the matter and was presented with a <fait accompli> with no real opportunity to protest – he never saw page proofs nor heard of the resolutions of the matter until his paper was in print, nor was his original paper returned – is a black mark on the characters of Darwin, Hooker and Lyell. Darwin’s halfhearted pleas that he would take a back seat to Wallace cannot be taken seriously...” (Ibíd p. 220).

Desde luego, con esta maniobra la prioridad de Darwin se mantuvo, aunque no por los medios más limpios. Sin embargo, esta no sería la última vez que los colegas más cercanos de Darwin (especialmente Lyell, Huxley, Hooker) intervendrían de forma dudosamente imparcial en la protección de sus intereses, en la defensa de su teoría y en la promoción de su figura. De hecho, la posición de Darwin dentro de los círculos científicos (ganada en buena parte por su contribución a las colecciones zoológicas) y su asociación a los intereses de algunos de sus personajes más influyentes, habrían jugado un papel esencial su aceptación y recorrido. A modo de pregunta retórica, Løvtrup considera una cuestión muy interesante:

“... What would have happened if Wallace had had his paper published without the interference of Darwin and his friends? Presumably, it would have been neglected as much as his 1855 paper, because it would have been backed up by the pillars of the scientific Establishment. Butler wrote: ‘No one who has not a strong social position should ever advance a new theory, unless a life of hard fighting is part of what he lays himself out for’. And Wallace lacked a strong social position as much as fighting spirit...” (Ibíd. p. 228).

Ciertamente, partiendo de este incidente, a Darwin no le faltaron importantes apoyos que le catapultaron dentro y fuera de los círculos académicos. Por ejemplo, en 1859, cuando el libro de Darwin estaba en la oficina de prensa, Lyell era presidente de la Sección Geológica de la “*British Association for Advancement of Science*”, y en su discurso presidencial aprovechó para elogiar por adelantado el libro con una crítica absolutamente positiva, aun en contraste con sus opiniones personales (Løvtrup 1987). Del mismo modo, justo tras su publicación, el influyente diario londinense “*The Times*” publicó una “*crítica extraordinariamente favorable del último libro de Charles Darwin, El Origen de las Especies*” (Larson 2006 p. 107) con alcance nacional. El autor de dicha crítica no era otro que Thomas Henry Huxley, quien se convertiría en un ferviente seguidor del darwinismo y le apoyaría públicamente en sus conocidos debates académicos. Sin embargo, esta relación de proteccionismo no se quedaría aquí. Huxley, junto a media docena de influyentes

científicos de corte liberal (Lubbock, Hooker, Spencer, Tyndall, Frankland, Busk, Hirst) y algunos invitados eventuales (como Galton) fundarían una poderosa sociedad científica que tendría mucho peso en el inmediato desarrollo del darwinismo: *el X-Club* (Larson 2006, MacLeod 1970, Barton 1998).

Según John Fiske, coetáneo historiador americano, el X-Club fue en su tiempo “*the most powerful and influential scientific coterie in England*” (MacLeod 1970). Una percepción que coincide con la de historiadores más modernos, como James Moore, quien lo describe como “*the most powerful coterie in late-Victorian science*” (Barton 1998). Esta sociedad fue constituida en 1864 por los científicos antes citados, que precisamente coincidían en estar “*closely associated with the defense of evolutionary theory [de Darwin]*” (Barton 1998), y que ocuparon sistemáticamente algunos de los cargos más altos de la sociedad inglesa (incluyendo la presidencia de la de la Royal Society y otras instituciones científicas), lo que convertiría al X-Club en “*a powerful instrument for wielding scientific opinion and winning political battles*” (McLeod 1970). En palabras de Larson:

“... trabajando en un grupo reducido y estrechamente unido de intelectuales con ideologías afines, conocido como el X-Club, Huxley y sus amigos se las arreglaron para asumir funciones de liderazgo en muchas de las sociedades científicas británicas de más alto nivel, colocaron a personas que les apoyaban en altos cargos de las universidades y museos, e influyeron en la política editorial de las revistas científicas. En 1869 fundaron la revista <Nature> como portavoz del naturalismo científico y desde sus páginas promocionaron sin reparos el darwinismo...” (Larson 2006 p. 141).

Del mismo modo, la historiadora Ruth Barton reconoce como algunos de los objetivos fundamentales del X-Club:

“... spreading for liberal opinion through <The Reader>, seeking Darwinian and liberal hegemony over anthropological science [se entiende que en la línea eugenésica de Darwin, Spencer y Galton] through the Ethnological Society, pushing the Royal Society to honor Darwin and his <Origin of the Species>, promoting serious research through the Linnean Society...” (Barton 1998).

De nuevo, se pone de manifiesto que lejos de la romántica visión de un genio solitario enfrentado al ostracismo, tanto Darwin como su obra fueron defendidos y promocionados

por los poderosos círculos del X-Club, hasta el punto que “*en la década de 1880, los que se oponían a ellos afirmaban que el darwinismo se había convertido en un dogma aceptado a ciegas y muy bien blindado frente a cualquier ataque serio*” (Larson 2006 p. 142). De hecho, bajo este blindaje es posible citar algún ejemplo representativo que hace que el abuso sobre la prioridad de Wallace parezca poco más que una broma pesada: cuando Saint George Mivart esgrimió su aguda crítica contra la obra de Darwin (1871), las reacciones no se hicieron esperar.

Además de las críticas científicas a la teoría de la selección, Mivart reivindicaba la coautoría de su amigo Wallace a la misma (algo que Huxley vería como un “*oblique and enterely unjustified attempt to deppreciatte Mr. Darwin*”, Løvtrup 1987 p. 262), e incidía sobre los errores metodológicos, factuales y filosóficos del libro (lo que recibiría el dudoso calificativo “*insolent*” y “*unjust as unbecoming*”, *Ibíd.*). Según Løvtrup, con el fin de reafirmar su postura frente a la crítica de Mivart, Darwin no tuvo reparos en promover y financiar la reimpresión de una reciente crítica favorable de Chauncey Whight sobre su teoría y, de hecho, Løvtrup afirma que “*Darwin vindictiveness was stronger than his thriftiness; the pamphlet was published that year [1971] under the name <Darwinism: Being an Examination of Mr. St. George Mivart’s Genesis of the species>*” (*Ibíd.* 260). Sin embargo, la respuesta dada por sus colegas fue mucho más contundente y, según el mismo autor, estos “*acted with ’religious fervor’ as guardians of the infalible truth. However this may be, Mivart had gone to far – the friends decided that he had to be punished. And Huxley voluntarily offered to be the hangman.*” (*Ibíd.* p.263). En respuesta a la crítica de Mivart, Huxley (quien por entonces ya ostentaba una posición de poder e influencia académica) escribió un “*review*” titulado “*Mr. Darwin’s critics*”, en la que básicamente encapsula las críticas de Mivart y las limita, las convierte en una “*teología*” que mina cualquier credibilidad posible y futura bajo la burlona y primigenia etiqueta del creacionismo (*Ibíd.*). Esta crítica se ganó la satisfacción de Darwin y destruyó las expectativas de Mivart. En la réplica pública del mismo se puede leer:

“... *I felt, as a subaltern in science, I was being severely reprimanded by my superior officer; that I might apprehend a sentence of degradation to the ranks, if not actual expulsion from the service...*” (Citado en *Ibíd.* p. 266).

Además de esta reprimenda pública y académica, “*several times, the last in 1888, they [Huxley and Hooker] succeeded in preventing his election to the prestigious Athenaeum Club, so desired by Mivart*” (*Ibíd.* p. 268). Pero las consecuencias finales de su atrevimiento llegarían, años más tarde, al no aprender de su falta y escribir una revisión crítica

sobre un trabajo de antropología en particular, el artículo sobre eugenesia publicado por un joven George Darwin, hijo de Charles (Ibíd p. 266). Como consecuencia, Mivart fue expulsado definitivamente del “*scientific Establishment*” y, posteriormente, de la iglesia católica (Ibíd.). En cualquier caso, aunque la represalia hacia Mivart es quizá un ejemplo esclarecedor de las maniobras académicas que los componentes del X-Club (y del propio Darwin) estaban dispuestos a llevar a cabo para proteger la figura y la obra de Darwin, la teoría de la selección se vio sometida desde sus inicios a un criticismo académico que acabaría por alterar sustancialmente el contenido de “*El Origen de las Especies*” y vitalizaría un intenso debate en torno a los mecanismos evolutivos.

Es interesante recordar en este punto que, en “*El Origen*”, Darwin argumentaba sobre de dos cuestiones bien diferentes. Por un lado, aportaba un gran volumen de evidencias de diversos campos y trabajos de otros autores en favor de la teoría sobre realidad de la evolución (de Lamarck en última instancia). Por otro, proponía un cuerpo teórico para explicar dicho fenómeno, basado en un “*mecanismo*” de lenta sustitución gradual de las formas mejor adaptadas por selección natural. Esta distinción es importante porque, tras la divulgación de Darwin, “*la idea de evolución fue progresivamente aceptada por los biólogos, pero la teoría de la selección natural fue discutida desde el principio*” (Larson 2006 p.71), en una controversia nada despreciable. Del lado darwinista, los influyentes componentes del X-Club como Hooker, Spencer y sobre todo Huxley, además de otros como Bates y Russel Wallace. Al otro, las críticas de Bronn, Agassiz, Woodwang, Sedwick, Pictet (todos ellos paleontólogos), además de Owen, Von Baer, Wigland, Quatrefages, Bernard, Jenkin, Houghton, Hopkins y, especialmente, Mivart (Darwin 2008, Mivart 1871, Larson 2006, Sandín 2002). Aunque la naturaleza de estas críticas es variopinta, como se expondrá en el capítulo cuarto, cabe destacar la cuestión sobre el origen de la variabilidad y de las novedades biológicas. La teoría de Darwin, basada en una concepción individualista y competitiva, aboga por la expansión de los rasgos favorecedores en la lucha por la existencia, pero no contempla el origen último de esta variación. A diferencia de sus predecesores, la preocupación de Darwin se enfoca en la demografía, en la expansión de las adaptaciones, no en su origen, del cual simplemente se admite que existe una amplia variabilidad innata y heredable. En respuesta a las múltiples críticas a las que fue sometida su teoría con respecto a este punto, Darwin amplió y modificó su obra, hasta que en la sexta edición de 1872 ésta incluía toda una plétora de réplicas a sus objetores, especialmente a Mivart (Darwin 2008). Uno de los efectos más evidentes del criticismo sobre la teoría darwinista es la progresiva concesión de Darwin a lo que él consideraba *leyes complementarias* a su (cada vez más accesorio) principio de selección natural. En la sexta y última edición de “*El Origen de las Especies*”, Darwin enumera la siguiente serie de “*leyes*” que se encontrarían detrás de la adaptación de las razas a su entorno y su variación circunstancial:

“... la de crecimiento con reproducción; la de herencia, que casi está comprendida en la reproducción; la de variación por acción directa e indirecta de las condiciones de vida y por el uso y desuso; una razón del aumento tan elevada, tan grande, que conduce a una lucha por la vida y como consecuencia a la selección natural, que determina la divergencia de caracteres y la extinción de las formas menos perfeccionadas...” (Darwin 2008 p. 632).

Por tanto, Darwin abrazaría finalmente (por lo menos añadiría a su obra) las tesis transformistas basadas en la herencia de caracteres adquiridos, la incidencia directa del medio de Saint-Hilaire y la reacción activa del organismo de Lamarck; desarrollando en 1868 su poco celebrada teoría hereditaria de la *pangénesis* (un especulativo y complejo mecanismo de la herencia de caracteres adquiridos) y confesando en una carta a Moritz Wagner casi en el final de su vida:

“... In my opinion, the greatest error I have committed, has not been allowing sufficient weight to the direct action of the environment, i.e. food, climate, etc., independtly of natural selection...” (Citado en Gilbert y Epel 2009 p. 369).

Sin embargo, esta imagen de un Darwin lamarckista no fue promovida como lo fue su bienvenida selección natural, en parte quizá por la falta de correspondencia ideológica con los mismos poderosos intereses que tanto le favorecieron con anterioridad, y, plausiblemente, por la incoherencia de defender al mismo tiempo un mecanismo de selección sobre las diferencias individuales (basado en la variabilidad) junto con fenómenos de cambio inducido que conducen a la homogeneidad de la población. En cualquier caso, parece que, pese a los evidentes esfuerzos por promocionar al darwinismo y por asociar inseparablemente la figura de Darwin con la evolución, la decadencia del darwinismo se sucedió rápidamente ante las críticas y las nuevas propuestas de la renovada biología evolutiva postdarwiniana. En palabras de Larson:

“... durante las décadas de 1860 y 1870, mientras los científicos planteaban cada vez más dudas sobre la suficiencia de la teoría de la selección, Darwin se puso a revisar <El Origen de la especie> para añadirle cada vez más dosis de la idea de caracteres adquiridos de Lamarck ... La teoría de la selección continuó perdiendo terreno en las décadas inmediatamente posteriores al fallecimiento de Darwin, acaecido en 1883, hasta el punto que, hacia el cambio de siglo, los biólogos hablaban con desprecio del eclipse de su teoría. Sin embargo, la teoría de la

evolución nunca perdió fuerza, sino que encontró una aceptación más amplia..."
(Larson 2006 p. 139–140).

Con el origen de las especies siendo un asunto no resuelto y con la creciente aceptación del fenómeno evolutivo entre los científicos, quedaba abierto el camino a la disparidad de interpretaciones y al auge de las hipótesis evolucionistas en las décadas sucesivas, que terminará con la implantación de la síntesis moderna.

1.6. Las principales escuelas evolucionistas del periodo presintético

Al igual que ocurría con el periodo comprendido entre las publicaciones de Lamarck y Darwin, el lapso temporal entre esta última y la implantación de la síntesis moderna no es contemplado (en general) con su merecida importancia, pasando frecuentemente desapercibido tras la fugaz cita de algunos autores de relevancia para las tesis darwinistas y neodarwinistas. Sin embargo, durante este largo periodo aparecieron las principales corrientes modernas del pensamiento evolucionista, así como interesantes planteamientos bajo una gran diversidad de hipótesis. Probablemente más que en ningún otro momento, las cuestiones teóricas sobre el ritmo, las direcciones y tendencias, los mecanismos de variación y las fuerzas que dirigen el fenómeno evolutivo se plantean y discuten abiertamente. Aunque sin duda se trata de una distinción forzada (dada la diversidad de planteamientos), las corrientes más importantes de este periodo pueden agruparse en cinco líneas (Larson 2006, Gould 2004): evolución teísta, neolamarckismo, ortogenetismo, mutacionismo y neodarwinismo.

En primer lugar, dentro de la evolución teísta es posible incluir a Asa Gray, el Duque de Argyll, Saint George Mivart, y, más recientemente, a Teilhard de Chardin (Larson 2006, De Chardin 1965). Esta corriente se caracteriza por buscar una integración (o, al menos, una comfortable compatibilidad) entre la evolución como fenómeno natural y la tradición religiosa. Aunque ésta quedaría prácticamente desestimada con la aceptación de la evolución como un fenómeno plenamente científico hacia 1900, algunas de sus críticas y planteamientos (fuera de la mística) son justamente coherentes. En este punto se considera relevante resaltar la principal aportación de Mivart al estudio de la evolución, ya que contiene elementos especialmente interesantes. En su "*Genesis of Species*" (1871), Mivart plantea tres cuestiones: 1) critica "*El Origen de las Especies*" y al darwinismo, 2) ofrece una teoría materialista alternativa para explicar la evolución, y 3) argumenta que los principales hechos evolutivos no son incompatibles con la fe del cristianismo (Mivart 1871).

De los tres puntos, evidentemente, son destacables en este contexto los dos primeros. La crítica pormenorizada de Mivart a Darwin tuvo un fuerte impacto y, de hecho, según un estudio de 1958 sobre las publicaciones de la época: “[D]uring 1870-1872[the number of adherents to [natural selection] seen to have declined. This was probably <chiefly due to the influence> of Mivart’s <Genesis of Species>, where the arguments against Natural Selection were put forth ably and effectively” (Løvtrup 1987 p. 257). Respecto a su propuesta evolutiva, Mivart defendía una evolución de carácter saltacionista, en la que (como Gérard y Bronn) apostaba por la existencia de leyes naturales “aún desconocidas” que actuarían simultáneamente sobre varios individuos bajo condiciones específicas, modificándolos, y tenderían a complejizar las formas orgánicas:

“... it is probable that new species have appeared from time to time with comparative suddenness, and they still continue to arise if all the conditions necessary for specific evolution now obtain [. . .] Moreover, as the same causes produces the same effects, several individual parent-forms must often been similarly and simultaneously affected. That they should be so affected – at least that several similarly-modified individuals should simultaneously arise – has been to be a generally circumstance for the permanent duration of such new modifications... ” (Mivart 1871 p. 251–252).

Cabe aclarar que, si bien Mivart afirmaba no encontrar una confrontación real con sus creencias religiosas, estas leyes internas que invocaba eran puramente materiales y mecánicas, es decir, no se correspondían a cuestiones vitalistas ni a ningún tipo de intervención divina. Por el contrario, consideraba que, en cierto modo, estas leyes debían ser isomorfas a los procesos químicos y físicos que se dan en la cristalización y las reacciones químicas, que estarían detrás de la aparición de ciertas variaciones bruscas observadas y de organización en los patrones de simetría y modularidad que dominan la naturaleza (Mivart 1871). En el mejor de los casos, se sugiere que estas leyes pueden entenderse como una analogía a los actuales principios de autoorganización. Con este planteamiento, Mivart ofrece una alternativa al darwinismo, que toma algunos elementos del modelo poliédrico de Galton y en la cual las organizaciones de los seres vivos reposan en “*intermittig conditions of stable equilibrium*” (Ibíd p. 127). Por lo tanto, Mivart presenta la evolución como un fenómeno de cambio esencialmente coordinado, abrupto e inducido por las condiciones del medio a modo de disparador (en contraste con las señales instructivas que mantiene el lamarckismo) que se centra en la autoorganización y no en la selección (puramente accesoria para Mivart). Algo que Darwin resume adecuadamente en su réplica añadida a “*El Origen de las Especies*”:

“... Mr. Mivart, además, se inclina a pensar, y algunos naturalistas están de acuerdo con él, que las nuevas especies se manifiestan < súbitamente y por modificaciones que aparecen de una vez > [...] [con lo que sería] casi necesario creer, en oposición a toda analogía [de acuerdo a Darwin], que en el mismo territorio aparecieron muchos individuos portentosamente modificados...” (Darwin 2008 p. 327 – 328).

Quizá sea interesante recordar en este punto, que, pese al contenido total de la obra de Mivart, la réplica de Huxley se concentró únicamente en el aspecto (aparentemente) menos dañino y más común (dado que incluso algunos colegas, como Lyell y Wallace, también mantenían reservas similares, Løvtrup 1987) de sus planteamientos.

Por otra parte, la pérdida de credibilidad de la selección natural y la justa reivindicación de la prioridad de Lamarck sobre la teoría de la evolución por parte de aquellos que conocían con anterioridad las tesis transformistas (Lyell, Von Baer, Spencer, Haeckel, etc.), el lamarckismo tomó un renovado y potente impulso bajo la forma del neolamarckismo. De hecho, las tesis neolamarckistas se volvieron muy populares entre la comunidad científica previa al cambio de siglo (Depéret 1922, Løvtrup 1987). En general, el neolamarckismo recoge parte de las propuestas de Lamarck (herencia de caracteres adquiridos bajo el uso y el desuso) y de Saint-Hilaire (incidencia directa de los factores del medio externo), y las complementa con una serie variable de leyes y tendencias generales (ley de Dollo, ley de Cope, etc.). Como ocurría con Mivart, los neolamarckistas no negaban completamente la selección natural, pero la reducían, en el mejor de los casos, a un papel secundario y accesorio (Depéret 1922, Cope 1887). Entre los autores de corte neolamarckista se puede citar a Buttler, Romanes, Giard, Delage, Le Dantec, Hyatt, Cope, Osborn, y ya a principios del siglo XX, Jennings, Pavlov, McDougall, Sladder, Tower o Depéret (Larson 2006, Templado 1974, Depéret 1922). Por usar un ejemplo representativo, Edward D. Cope presenta la evolución como un proceso direccional, sometido a tendencias progresivas y regresivas dadas por la adición y sustracción de órganos y sus partes, por la aceleración y el retardo de las fases de desarrollo del embrión, por el uso y el desuso que lo desencadenan, y, finalmente por la acción de la selección natural, la cual no puede explicar por sí misma “*the origin of the fittest*” (Depéret 1922, Cope 1887). Además, Cope distingue entre mecanismos macro y microevolutivos al considerar que “*the processes of development of specific and generic characters have not proceeded <pari passu>*” (Cope 1887 p. 123), y la aparición de nuevos taxones por encima del nivel de género no se corresponden con los fenómenos de adaptación gradual sino con “*successional metamorphoses [that] will be expressed in geologic history by more or less abrupt transitions or expression–points rather than by uniformly gradual successions*” (Ibíd p. 123).

En una línea similar y en cierto modo influido por el anterior, Charles Depéret reconoce igualmente los mecanismos lamarckianos sobre el desarrollo embrionario, así como las tendencias internas al aumento del tamaño y la especialización (Depéret 1922). Sin embargo, quizá su aportación más interesante sea su clara argumentación en favor de una evolución de velocidad variable, que responde a carácter discontinuo del registro fósil y recuerda en sus conceptos y argumentos a la propuesta posterior del *equilibrio puntado* de Eldredge y Gould (1972). Según Depéret:

“... *l'évolution des être fossiles présenterait deux mécanismes distincts: l'un continu, et pour ainsi dire normal, par lequel les rameaux phylétiques une fois formés se développent lentement et par mutations graduelles, suivant certaines lois qui les conduisent fatalement a la sénilité et à l'extinction; l'autre intermittent, et par lequel des rameaux nouveaux prennent naissance en divergeant des rameaux plus anciens et déjà plus o moins évolués...*” (Depéret 1922 p. 286).

Un aspecto interesante, poco reconocido en la actualidad, de los neolamarckistas de este periodo y hasta la instauración definitiva de la síntesis, es su desarrollo experimental de la tesis de la herencia de caracteres adquiridos en adaptación al medio externo. Por ejemplo, según recogen Henri Piéron en su “*Psicología zoológica*” de 1941 y otros autores más recientes, Picet (1905) indujo albinismo en las mariposas de la especie *Ocneria dispar*, alimentando a las orugas con hojas de nogal en vez de roble, y observó la transmisión de dicho carácter entre una y cuatro generaciones; Schröder (1903) crió orugas enrolladoras (*Gracilaria stigmatella*) sobre hojas con la punta recortada y observó que algunas de las orugas cambiaban su comportamiento (patrón de replegamiento) y éste se heredaba en al menos tres generaciones; McDougall (1920-1938) adiestró ratas para escapar de un recipiente inundado mediante condicionamiento negativo (descargas eléctricas) y este adiestramiento parecía mejorar la respuesta anticipada en las 38 siguientes generaciones; y finalmente, Kammerer (1924) realizó experimentos de acondicionamiento al medio acuático del sapo partero (*Alytes obstetricans*) que derivaban en la aparición de almohadillas nupciales en los machos que se heredaban en las siguientes generaciones (Piéron 1951, Vargas 2009, Gilbert y Epel 2009). Aunque el prestigio de los experimentos lamarckistas caería en picado con el auge del mutacionismo y, posteriormente, de la síntesis, no deja de ser sorprendente que, ya en 1941, Henri Piéron anotase esta interesante reflexión:

“... *Aun hoy, negar toda posibilidad de una transmisión favorable de adaptaciones adquiridas en los comportamientos es dar prueba de una opinión pre-*

concebida, contraria al espíritu de la ciencia experimental, como lo sería negar el papel de variaciones bruscas no adaptativas, de mutaciones, concernientes tanto a las formas como a las tendencias y los instintos, en los procesos generales de la evolución...” (Piéron 1951 p. 284).

Una tercera corriente evolucionista puede reconocerse en el ortogenetismo, la cual reconoce la ortogénesis como el principal mecanismo evolutivo. Como bien explica Gould:

“... La ortogénesis se refiere a la idea de que la evolución sigue trayectorias definidas y restringidas, porque factores internos limitan y conducen la variación por canales específicos. En este sentido clave, la ortogénesis debe contemplarse como una teoría formalista que se opone frontalmente al principio darwinista central de que la selección natural imparte dirección al modelar la variación isotrópica (y no se limita al papel negativo y subsidiario de eliminar al más apto mientras algún otro proceso crea al apto)...” (Gould 2004 p. 380).

Entre los defensores de la ortogénesis destacan Eimer, Hyatt y Whitman (Ibíd.) Según Gould (en el mismo texto), Eimer rechazó el darwinismo porque entendía que la canalización robusta y limitante de la variación asestaba un duro golpe a las esperanzas darwinianas de conceder una frecuencia relativa y dominante a la selección natural en el proceso de cambio (Ibíd p. 292). Por otra parte, Whitman consideraba que intentar explicar toda la evolución como la obra de la selección natural llevaría a una “*interminable maraña de conjeturas que dejarían incluso los hechos más simples como misterios inabordable*” (Ibíd. 419), y, por contra, defendía que “*el proceso ortogenético es el primario y fundamental*” (Ibíd. p. 419). Este proceso, para Whitman, se desarrolla como un flujo evolutivo inevitable:

“... Los pasos están seriados en un orden genético⁵ causal, un orden que no admite transposiciones, ni inversiones, ni saltos mutacionales, ni intrusiones aleatorias impredecible. Es concebible que esta serie pueda acortarse, fortalecerse o debilitarse. De hecho, podemos multiplicar el número de pasos a voluntad, esto es podemos intercalar uno o más pasos entre dos pasos normales cualesquiera; pero en tal caso los nuevos pasos se medirán conforme al tiempo y lugar de su introducción, y su dirección coincidirá invariablemente con la serie entera, de

⁵Entiéndase en el sentido clásico de génesis y desarrollo ontogenético, no bajo su acepción molecular moderna.

manera que si se registran el tiempo y lugar de origen puede predecirse aproximadamente la naturaleza y la extensión de las zancadas...” (Whitman 1919, en *Ibíd* p. 419).

En general y de acuerdo con la descripción anterior, el ortogenetismo defiende una evolución seriada, gradual e intrínseca, en la que las especies evolucionan de acuerdo a unos programas filogenéticos concretos (análogos e imbricados a los programas ontogenéticos) y a la existencia de unos límites de variación que canalizan la diversidad hacia rutas concretas.

Saltando a la siguiente corriente, a comienzos de siglo XX, la genética naciente influiría enormemente en el desarrollo inmediatamente posterior de la biología en general (Olarrieta 2009), y de la biología evolutiva en particular, a través de la llamada teoría de la mutación o mutacionismo. En 1894, William Bateson publicó su libro *“Materials for the Study of Variation, Treated with Especial Regard to the Discontinuity in the Origin of the Species”*, que, pese a no tener un enorme impacto, fue bien acogido por aquellos que renegaban tanto del gradualismo como del neolamarckismo, incluyendo a Galton y Huxley, que no se sentían demasiado cómodos con la incondicional adhesión de Darwin al *“Natura non facit saltum”* (Løvtrup 1987). Según Gould:

“... La tesis central de <Materials for the study of variation> pueden enunciarse de manera positiva y sucinta: buena parte de la variación (o al menos la fracción evolutivamente significativa) es discontinua, se constituye mecánicamente y químicamente a través de la herencia y a menudo está bien formada (lo que la hace potencialmente útil) por construcción intrínseca. Por lo tanto, la causa primaria de la evolución, un proceso que también tiende a ser discontinuo, debe localizarse directamente en las reglas, patrones y direcciones de la variación [en palabras de Bateson (1894)]: <¿No es entonces posible que la distribución de las especies pueda ser consecuencia y expresión de la discontinuidad de la variación?>...” (Gould 2004 p. 434).

No obstante, la posición restringida de la teoría de Bateson cambiaría radicalmente en 1900, gracias a la al *“redescubrimiento de las leyes de Mendel”* y a la publicación del libro de Hugo de Vries *“Die Mutations theorie”*, que tendría un gran impacto en los biólogos de la época (*Ibíd*). A partir de sus trabajos sobre las mutaciones en la onagra (*Oenothera lamarckiana*), de Vries exponía una hipótesis evolutiva en la que los nuevos rasgos

aparecían debido a mutaciones discretas con efecto evidente (no necesariamente adaptativas), y las nuevas especies se formaban mediante de la reproducción entre individuos mutantes, siempre que estos fuesen viables y compatibles. Como resume Larson, de Vries “*planteaba que en ciertas condiciones difíciles pueden aparecer en una sola generación un número de mutantes que es suficiente para crear una población reproductora sostenible*” (Larson 2006, p. 200). De hecho, según escribe el propio Hugo de Vries:

“... Las especies han surgido unas de otras por un proceso discontinuo y no continuo. Cada unidad recién formada constituye un nuevo paso en este proceso que separa de manera clara y completa la nueva forma de aquella de la que surgió. La nueva especie aparece de una vez; se deriva de la especie ancestral sin ninguna preparación visible y sin ninguna sucesión obvia de formas transicionales...” (De Vries 1909, citado en Gould 2004 p. 456).

Por tanto, para los mutacionistas, el propio salto mutacional es el responsable del origen de las especies, negando la herencia lamarckiana, pero también reduciendo a un papel secundario la influencia de la selección. Según de Vries, “*la selección natural es un cedazo*” (Ibíd p. 457) que “*no puede crear nada, solo puede cribar lo creado*” (de Vries 1909, citado en Templado 1974 p. 111). Por otra parte, respecto a la consideración de Hugo de Vries sobre la naturaleza mendeliana de las mutaciones, Larson comenta:

“... de Vries pronto se desmarcó de este grupo [los mendelistas] – cuando llegó a la conclusión de que las mutaciones causantes de la evolución a una nueva especie no seguían las leyes de Mendel –, [aunque] Bateson, Johansenn y muchos otros que proponían sus teorías de evolución discontinua no tuvieron inconveniente en tensar la cuerda y llegar incluso más allá [defendiendo la mera suficiencia del Mendelismo]...” (Larson 2006 p. 203).

Con el auge del mutacionismo y de la genética mendeliana, la selección natural y el gradualismo eran, a principios de siglo, cada vez más rechazados y el principal mecanismo darwiniano quedaba, en el mejor de los casos, relegado a un segundo término. Así, Bateson afirmaba en una crítica al darwinismo:

“... la transformación de las masas de población por grados insensibles guiados por selección es – según consideramos actualmente la mayor parte de nosotros

– tan inaplicable a los hechos de variación y de especificidad que no podemos sino asombrarnos, tanto de la falta de penetración mostrada por los defensores de tal proposición, como de la habilidad oratoria, mediante la cual se hizo que pareciese admisible siquiera por algún tiempo...” (Bateson 1913, citado en Templado 1974 p. 113).

Finalmente, pese a los esfuerzos de promoción y protección del X-Club y a través de sus publicaciones afines, el darwinismo, con la teoría de la selección y el gradualismo por bandera, fue perdiendo fuerza progresivamente entre los científicos evolucionistas presintéticos (Larson 2006, Løvtrup 1987, Templado 1974, entre otros). Sin embargo, entre las filas darwinistas anteriores a la síntesis es posible encontrar a algunas figuras destacadas y cercanas al propio Darwin como Wallace, Huxley, Hooker, Galton, Haeckel, Baldwin y Weismann. Es interesante el hecho de que, finalmente, ninguno de ellos abrazaría por completo el contenido de la obra de Darwin (Løvtrup 1987), pero su adhesión al darwinismo está justificada en términos de su aceptación de la selección natural como principal principio director de la evolución. Por ejemplo, es posible encontrar algunas diferencias menores entre el pensamiento de Wallace y el de Darwin (Kutschera y Nicklas 2004, Løvtrup 1987), y según Larson:

“... examinando los textos más detalladamente se veía que Darwin, por ejemplo, ponía el acento en el papel que desempeñaba la competencia entre individuos dentro del proceso de selección natural, mientras que Wallace destacaba el papel selectivo de los factores ecológicos que influían en las distintas variedades...” (Larson 2006 p. 106).

Además, Wallace, mucho más inclinado hacia el trabajo de campo que su homólogo londinense, estaba en absoluto desacuerdo con Darwin en cuanto a gran parte de su argumentación, ya que, en sus propias palabras:

“... no se puede deducir ninguna consecuencia aplicable a las variaciones del estado natural de la observación de aquellas que se producen entre los animales domésticos [...] los cuales son anormales, irregulares, artificiales; están sujetos a variaciones que nunca se dan y jamás se pueden dar en estado natural: su existencia depende solo de los cuidados del estado del hombre...” (Citado en Templado 1974 p. 85).

Del mismo modo, Wallace tenía importantes reservas sobre la universalidad de la evolución por selección natural, ya que consideraba que el origen de la humanidad se encontraba en poderes místicos y fuerzas teológicas (Løvtrup 1987). Por otra parte, Thomas Henry Huxley, pese a ser defensor a ultranza de la figura de Darwin y de su causa, se desmarcaba del mismo al considerar la evolución en términos saltacionistas:

“...we greatly suspect that she (i.e., Nature) does make considerable jumps in the way of variation now and then, and these saltations give raise to some of the gaps wich appears to exists in the series of known forms...” (Citado en Mivart 1871 p. 119).

Como se ha expuesto en apartados anteriores, la misma noción era evidente para muchos científicos de la época y, de hecho, no tardó mucho tiempo en aparecer una teoría saltacionista de la mano de Galton, primo hermano de Darwin. Según resume Mivart:

“... The organic world consists, according to Mr. Galton’s before mentioned conception, of many faceted spheroids, each of one can repose upon any one facet, but, when too much disturbed, rolls over till it find repose in stable equilibrium upon another facet...” (Mivart 1881 p. 127).

Y, de hecho, según el propio Francis Galton:

“... The ultimate point to be illustrated is this. Though a long established race habitually breeds true its kind, subject to small unstable deviations, yet every now and day the offspring of these deviations do not tend to revert, but process some small stability of their own. They therefore have the character of sub-types, always, however, with a reserved tendency under strained conditions, to revert to the earlier type. The model further illustrate the fact that sometimes a sport⁶ may occur of such marked peculiarity and stability as to rank a new type, capable to becoming the origin of a new race with very little assistance on the part of natural selection. Also, that new type may be reached without any large single stride, but through a fortunate and rapid succession of many small ones...” (Galton 1889 p. 27).

⁶En la bibliografía y referencias de la época, el término “sport” es usado con frecuencia y toma el sentido actual de macromutación.

Es un detalle notorio el que Galton, cuyo su compromiso con la teoría de su primo era lo suficientemente sólido como para llevar a la práctica social su enunciado (como se expondrá en el próximo apartado), considerase que la selección natural tuviera un papel secundario en la génesis de las especies.

En el extremo contrario, August Weismann es conocido por su teoría neodarwinista de la evolución. En su neodarwinismo, Weismann conserva las nociones más integrales de la obra original de Darwin (la selección natural y el gradualismo) al tiempo que rechaza frontalmente las incorporaciones posteriores del mismo (uso y desuso, influencia del medio, pangénesis) y de sus colegas cercanos (saltacionismo). Introdujo (en 1883) la idea de una separación material entre la línea somática y la germinal que debía impedir la herencia de los caracteres adquiridos en vida a modo de barrera (Koonin y Wolf 2009, Larson 2006). Con el fin de probar esta teoría y de falsar las tesis lamarckianas, Weismann publicó en 1881 una serie de experimentos en los que amputaba la cola a ratas y las reproducía entre sí, observando que sus descendientes nacían sin un acortamiento evidente de la misma (Koonin y Wolf 2009). No deja de ser llamativo que estos experimentos se hayan vuelto célebres, en una narración sobre la derrota de las ideas lamarckistas, cuando el impacto real de los mismos fue más bien limitado. Como resume Larson:

“... en aquella época, los lamarckianos descartaron este experimento, considerándolo irrelevante porque no tenía relación alguna con las características adquiridas de forma natural, pero llegó a ser legendario después de que el lamarckismo cayese en desgracia...” (Larson 2006 p. 161).

Finalmente, en 1896, Weismann extendería la idea de selección al interior del cuerpo, donde la competencia comenzaría en la misma fecundación, según su hipótesis de la “selección germinal”. No en vano, Weismann es visto por algunos autores como la figura que llevó al darwinismo hasta su máxima expresión. Así, Løvtrup afirma que Weismann era “*more Darwinian than Darwin himself*” (Løvtrup 1987 p. 286), mientras que para Templado (1974), “*el darwinismo de Weismann, exageradamente especulativo, se convirtió en una especie de ultradarwinismo*” (Templado 1974 p.102).

Por último, cabe destacar que algunos darwinistas de la época concedieron un peso importante a la figura de Lamarck y a la herencia de caracteres adquiridos, como Herbert Spencer y Ernst Haeckel (Løvtrup 1987). Sin embargo, las concesiones a las tesis lamarckianas y a la figura de Lamarck no deben ser entendidas a modo de reservas hacia el núcleo del darwinismo. Por el contrario, Haeckel fue uno de los más importantes impul-

sores de las ideas darwinistas, hasta el punto de que Templado (1974) le describe como “*un fanático del darwinismo*” e incluso afirma que “*fue más darwinista que Darwin*” (Templado 1974 p. 95). Entre sus aportaciones, Haeckel dio un enfoque embriológico general al darwinismo y propuso la teoría de la gástrica, sugiriendo que el origen de los animales debía encontrarse en organismos microscópicos similares a los embriones de las formas adultas actuales (Kutschera y Nicklas 2004). Esta sugerencia se enmarca dentro de su “*ley de biogenética*” (una reformulación de la antigua “*ley de Meckel-Serres*”, Løvtrup 1987) que afirma que “*la ontogenia recapitula la filogenia*”, o lo que es lo mismo, que los estadios evolutivos de una especie se esbozan durante el desarrollo embrionario de los individuos. En cualquier caso, parece que las aportaciones de Haeckel al darwinismo fueron más allá del bagaje teórico-científico, ya que, como ha subrayado Emanuel Radl:

“... ni Darwin ni Huxley solos hubieran logrado convertir la teoría evolucionista [darwiniana] en poder mundial, pues Darwin no era polemista [...casi nunca formó parte en esta tarea de divulgación, le molestaban bastante las controversias públicas...] y Huxley no era suficientemente dogmático para influir sobre las masas. Haeckel en cambio poseía ambas cualidades en muy alto grado...” (Radl 1930, citado en Templado 1974 p. 95).

De hecho, según Templado, con Haeckel y Weismann “*el darwinismo, nacido en Inglaterra, encontró en Alemania su hogar espiritual, [...] dándole una forma lógica y dogmática*” (Radl 1930, citado en Templado 1974 p.95, 97). Una forma que tendría grandes repercusiones en la ciencia y la sociedad de las décadas posteriores.

En resumen, en el periodo comprendido entre “*El Origen de las Especies*” y la formulación de la síntesis moderna coexistieron diferentes escuelas de pensamiento evolucionista y una formidable variedad de planteamientos heterogéneos. Los diferentes modelos ofrecían visiones alternativas (a veces confrontadas, a veces complementarias) sobre el ritmo, las tendencias y los mecanismos detrás del fenómeno evolutivo. Un resumen sintético es presentado en la tabla 1.2. Sorprendentemente, esa diversidad de tiempos pasados contrastará enormemente con el panorama (casi) uniforme de la segunda mitad del siglo XX. Ciertamente, buena parte del éxito final de los modelos anteriores se basaba en su adhesión a unos principios concretos de la herencia y, sin duda, la incursión de la genética debió tener un papel relevante, como ciencia novedosa y prometedora, en el abandono de las tesis decimonónicas. Esto podría ser esgrimido como argumento suficiente para explicar el éxito final del neodarwinismo tras su acoplamiento a la genética mendeliana. Sin embargo, del mismo modo que Waddington consideraba que “*intervinieron otros fac-*

	Lamarck	Geoffroy	Chambers	Darwin	Wallace	Galton	Bateson
Reactividad/HCA.	+	-	-	+	-	-	-
Acción del medio	-	+	+	+	-	-	-
Tendencias int.*	+	-	+	-	-	-	-
Selec. natural**	-	-	-	+	+	+	-
Tempo gradual	+	-	-	+	+	-	-
Tempo abrupto	-	+	+	-	-	+	+
Sujeto de cambio	colectivo	colectivo	colectivo	individuo	individuo	individuo	colectiva

	Cope	Weismann	Haeckel	Whitman	Mivart	Depéret	De Vries
Reactividad/HCA	+	-	+	-	-	+	-
Acción del medio	-	-	-	-	+	-	+
Tendencias int.*	+	-	-	+	-	+	-
Selec. natural**	+	+	+	-	-	+	-
Tempo gradual	+	+	+	+	-	+	-
Tempo abrupto	+	-	-	-	+	+	+
Sujeto de cambio	colectivo	individuo	individuo	colectivo	colectivo	individuo	individuo

► **Tabla 1.2:** tabla analítica comparativa de los modelos clásicos más relevantes descritos en el texto (columnas), en función de sus propiedades nucleares (filas). HCA: Herencia de caracteres adquiridos.

* Tendencias internas, incluyendo la tendencia al progreso o complejidad creciente.

** Como agente creativo y primordial, no como agente subsidiario.

tores, tal vez más importantes” (Barnett 1962 p. 16) en el éxito inicial del darwinismo, en la última parte de este capítulo se planteará la posibilidad de un escenario más complejo, en el que buena parte del éxito del neodarwinismo bajo la forma de la síntesis moderna podría encontrarse factores históricos, económicos y sociales esencialmente contextuales.

1.7. Eugenesia: la amarga victoria del darwinismo social

Como se expuso previamente, el darwinismo incorpora desde su base conceptos importados de las ciencias sociales, concretamente, elementos del pensamiento de Malthus, Spencer, Adam Smith y Hobbes, y de la filosofía natural de De Candolle. En cierto modo, el darwinismo consolida en forma de ley natural los elementos clave de una línea de pensamiento elemental, antigua y recurrente. No es de sorprender, dada esta relación, que el darwinismo brinde a su vez una justificación científica a las mismas filosofías humanistas sobre las que está edificado. La asociación de las ideas de Darwin a políticas sociales recibe el nombre de “*darwinismo social*”, y sus comienzos (y a veces la prácti-

ca totalidad de sus planteamientos) se remiten frecuentemente a Herbert Spencer, quien fue, en distintos momentos, fuente de influencia y seguidor de Darwin (Sandín 2000, Moreno 2008). Sin embargo, se sospecha que la asociación de la figura a Spencer con el darwinismo social, sin que sea falsa, tiende a proteger la figura histórica de Darwin al retirarle la principal autoría de unas envenenadas bases teóricas que, en última instancia, se encuentran de forma implícita y explícita en el pensamiento darwiniano. Porque estas bases teóricas soportan la justificación científica de algunos de los prejuicios sociales más básicos y universales: la superioridad entre las razas, entre las clases, entre los individuos y entre los sexos. De forma implícita, la aceptación de un proceso continuo y universal de evolución por selección natural conduce a la conclusión inevitable de que el hombre seguiría, como el resto de formas orgánicas, evolucionando a través de la supervivencia y la reproducción de los “individuos virtuosos” y de las “razas favorecidas en la lucha por la existencia”. De forma explícita, el propio Darwin expone a lo largo de su menos reconocida obra “*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*” (1871), traducida al castellano como “*El Origen del Hombre*”, todo un conjunto de ideas en torno a esta cuestión que son un testimonio inmortal de que su pensamiento biológico y social constituyen un único bloque teórico. Por ejemplo, en referencia a las causas y razones de la invasión colonial, entonces en auge, Darwin no duda en justificar el exterminio de los nativos en términos de selección:

“... llegará algún día, por cierto no muy distante, que de aquí para allá se cuenten por miles los años en que las razas humanas civilizadas habrán exterminado y remplazado a todas las salvajes por el mundo esparcidas. Para ese mismo día habrán dejado ya de existir, según observa el profesor Schaffhauser, los monos antropomorfos y entonces la laguna será aun más considerable, porque no existirán eslabones intermedios entre la raza humana que prepondera en la civilización, a saber: la raza caucásica y una especie de mono inferior, por ejemplo el papión, en tanto que en la actualidad la laguna solo existe entre el negro y el gorila...” (Darwin 2009 p. 156).

En contraste con la extendida opinión de que esta concepción es producto insalvable de una sociedad como la de Darwin, es posible referirse a las afirmaciones de su coetáneo Mivart (en 1871) para ver que este pensamiento no es universal entre los victorianos, sino que responde a las consideraciones de un individuo con una historia y una posición social determinada (como previamente ha señalado Sandín, 2002):

“... *Nasty and incomplete observations and inductions are prejudicial enough*

to physical science, but when their effect is to degrade untruthfully our common humanity, there is an additional motive to regret them. A hurried visit to a tribe, whose language, traditions and customs are unknown, is sometimes deemed sufficient for <smart> remarks as to <ape characters>, etc., which are as untrue as irrelevant...” (Mivart 1871 p. 213).

En otro pasaje del mismo texto, Darwin da una particular visión de su propia sociedad que no hace sino representar el pensamiento de Malthus bajo un dudoso velo de naturalismo:

“... Los salvajes suelen eliminar muy pronto a los individuos débiles de espíritu o de cuerpo, haciendo que cuantos les sobrevivan presenten, de ordinario, una salud fuerte y vigorosa. A realizar el plan opuesto, e impedir en lo posible la eliminación, se encaminan los esfuerzos de las naciones civilizadas; a esto tienden la construcción de asilos para imbeciles, heridos y enfermos, las leyes sobre mendicidad y los desvelos y trabajos que nuestros facultativos afrontan por prolongar la vida de cada uno hasta el último momento. Aquí debemos consignar que la vacuna ha debido preservar también a millares de personas que por su constitución débil hubieran sucumbido en otro tiempo víctimas de la viruela. De esta suerte, los miembros débiles de las naciones civilizadas van propagando su naturaleza, con grave detrimento de la especie humana, como fácilmente comprenderán los que se dedican a la cría de animales domésticos. Es incalculable la prontitud con la que las razas domésticas degeneran cuando no se las cuida o se las cuida mal; y a excepción hecha del hombre, ninguno es tan ignorante que permita sacar crías a sus peores animales...” (Darwin 2009 p. 135).

Del mismo modo, Darwin analiza las diferencias sociales de su entorno en función a criterios selectivos y alerta del peligro de la proliferación descontrolada de los individuos “poco virtuosos”:

“... Los holgazanes, los degradados y con frecuencia viciosos tienden a multiplicarse en una proporción más rápida que los pródigos y en general virtuosos [...] Si los distintos obstáculos que hemos señalado [...] no impiden que los holgazanes, los viciosos y otros miembros inferiores de la sociedad aumenten en mayor proporción que los hombres de clase superior, la nación atrasará en vez de adelantar, como es fácil probarlo, por abundar los ejemplos en la historia del mundo...” (Ibíd p. 139-141).

Finalmente, literalmente al final de su obra, Darwin nos ofrece una valoración “científica” de las diferencias entre las aptitudes mentales del hombre y la mujer:

“... La principal distinción en las facultades intelectuales de los dos sexos se manifiesta en que el hombre llega en todo lo que acomete a punto más alto que la mujer, así se trate de cosas en las que se requiera un pensamiento profundo, o razón, imaginación o simplemente el uso de los sentidos y de las manos. Si se hicieran dos listas de los hombres y mujeres más eminentes en poesía, pintura, escultura, música (comprendiendo composición y ejecución), historia, ciencia y filosofía, y se pusiera media docena de nombres en cada ramo, toda comparación entre las dos listas sería imposible. Por consiguiente, podemos inferir de la ley de desviación de los tipos medios – tan bien expuesta por Galton en su obra sobre el <Genio hereditario> – que si los hombres están en decidida superioridad sobre las mujeres en muchos aspectos, el término medio de sus facultades estará por encima del de la mujer...” (Ibíd p. 473).

Por supuesto, cualquier comparación de este tipo debería tener en consideración el acceso de las mujeres a posiciones de educación y desarrollo del talento en comparación sus compañeros masculinos durante dicho periodo histórico, algo que sorprendentemente parece haber escapado a la observación de Darwin. En todo caso, parece evidente que el darwinismo social no es un bochornoso derivado del darwinismo original, sino un componente inseparable de sus postulados que se encuentra en su misma base ideológica a través de las tesis de Malthus, Spencer y Adam Smith, así como de un conjunto de prejuicios y *clichés* de la alta sociedad.

Aunque es posible reconocer en Darwin los fundamentos teóricos del darwinismo social, ciertamente la aplicación práctica de sus ideas llegaría de la mano de su primo Galton (1865 – 1909), bajo el nombre de una nueva ciencia antropológica que designaría (1883) bajo el neologismo “*eugenesia*” (del latín *eugenēs*, “buena raza”), cuyo objetivo último sería la dirección premeditada de la evolución humana (Soutullo 2006, Larson 2006, Galton 1909, 1889, Sandín 2000, 2002). Según Edward Larson:

“ [...] Galton, al igual Darwin], creía que algunas personas nacían inteligentes y otras estúpidas, y que las raíces de todos aquellos rasgos hereditarios llegaban hasta muy atrás en la serie de antepasados. Adquirió estas creencias a través de su experiencia personal, sus prejuicios clasistas y raciales, la inspira-

ción de las teorías evolucionistas de su primo hermano Charles Darwin y lo que él consideró su propia genialidad hereditaria...” (Larson 2006 p.192).

De hecho, el mismo Galton relata la profunda influencia que la obra de Darwin tuvo sobre sus propias ideas:

“... La publicación en 1859 del Origen de las especies, de Charles Darwin, marcó un periodo de mi propio desarrollo mental, tal como lo hizo en el pensamiento humano en general [...] Tuve poca dificultad con relación al Origen de las especies, ya que devoré su contenido y lo asimilé tan rápidamente como lo devoré, un hecho que quizás debe atribuirse a una unión hereditaria de la mente que ambos, su ilustre autor y yo, hemos heredado de nuestro abuelo común, [el] doctor Erasmus Darwin...” (Galton 1865, citado en Soutullo 2006).

En todo caso, la idea fundamental de Galton era tan sencilla como escalofriante, aseguraba que *“lo que la naturaleza hace a ciegas, lentamente y sin piedad, el hombre puede hacerlo según sus previsiones, con rapidez y de manera amable”* (Larson 2006 p. 224), a través de políticas de control demográfico que incluían desde el fomento para la procreación de las élites de la sociedad (clases altas e ilustradas), hasta las medidas para impedir la reproducción de los individuos y *“grupos inferiores”* (clases bajas, delincuentes, marginados y deficientes mentales) (Soutullo 2006). El primer grupo de medidas cae dentro de la llamada *eugenesia positiva* (uniones concertadas y políticas de estimulación para la procreación), mientras que el segundo constituye la denominada *eugenesia negativa* (aislamiento, esterilización y exterminio). Según indica Daniel Soutullo:

“... Galton hizo hincapié sobre todo en la eugenesia positiva, es decir, estimular la procreación de las élites de la sociedad. La eugenesia negativa, aunque no la descartó, incluso mediante medidas coercitivas, jugó un papel subordinado en el conjunto de su obra [...] Sin embargo, sus ideas tuvieron repercusiones profundas tanto en sus contemporáneos británicos como en científicos, legisladores y gobernantes posteriores de diversos países de Europa y América. Es una historia bien conocida, que durante la primera mitad del siglo XX fueron promulgadas leyes eugenésicas en Estados Unidos y en varios países europeos, que llevaron a la esterilización forzosa de miles de personas...” (Ibíd.).

En 1907 Galton fundó el “*Galton Laboratory for National Eugenics*” (bajo la dirección de Pearson) como brazo investigador de la “*Eugenics Education Society*”, cuyo presidente entre 1911 y 1925 no fue otro que Leonard Darwin, sobrino de Francis Galton e hijo de Charles Darwin (Larson 2006).

Sin embargo, Galton no sería ni mucho menos el único científico en promulgar las aplicaciones sociales del darwinismo. Por ejemplo, una figura tan determinante como la de Haeckel era bien explícita en sus argumentos y, según Larson, éste afirmaba que “*la totalidad de la historia de las naciones [...] ha de ser explicada mediante la selección natural. La pasión y el egoísmo, conscientes o inconscientes, son por doquier la fuerza motriz de la vida*” (Larson 2006 p. 239). En una línea similar lo describe Joaquín Templado, quien escribe:

“... En un congreso científico que se celebró en 1863, Haeckel expuso la teoría darwinista de un modo que acrecentó su éxito en Alemania. En esencia los argumentos eran los mismos que los de Darwin, pero expuestos de un modo radical, sobre todo en lo referente al origen del hombre, es obvio señalar que inmediatamente causó una gran sensación...” (Templado 1974 p. 96).

De hecho, de nuevo Larson apunta:

“... la forma de evolucionismo propugnada por Haeckel fue aprovechada como base científica para el racismo particularmente violento que infectó algunos sectores del pensamiento alemán a finales del siglo XIX y principios del XX, para culminar más adelante en la teoría nazi de la raza...” (Larson 2006 p. 161).

Una consideración que parece estar amparada por las declaraciones de otros biólogos alemanes que iban madurando lo que acabaría siendo una terrorífica idea. Por ejemplo, Erwin Baur, considerado el padre de la virología vegetal, fue un destacado darwinista alemán de principios de siglo XX, que, de acuerdo a Larson, abogaba sin tapujos por la eugenesia negativa afirmando:

“... Debemos hacer que estos seres inferiores no procreen. Nadie aprueba estas nuevas leyes de esterilización más decididamente que yo, pero debo decir una y otra vez <solo son un comienzo>...” (Ibíd. p. 234).

Aunque, al parecer, esta clase de declaraciones no eran precisamente “*un caso aislado entre los biólogos alemanes*” (Ibíd.). Y el resultado histórico, desgraciadamente, lo confirma.

Por otra parte, la naciente genética pronto proveería de unas causas materiales para el movimiento eugenésico, en una asociación recíprocamente fructuosa para ambas partes. De hecho, según Larson, en la primera mitad del siglo XX “*la competencia nacionalista, como la racial, se ensambló con el movimiento eugenésico, que se aceleró tras el redescubrimiento de las leyes de Mendel en 1900*” (Ibíd.) La descripción de caracteres discretos, heredados y sin un origen adquirido en el sentido más clásico, rápidamente se asoció a ideas de pedigrí, de diferenciación individual y racial. Según Diane Paul “*la genética, que tenía la consideración de una ciencia de gran relevancia ideológica, militar y económica para el régimen, tuvo su mayor auge durante el Tercer Reich*”; no en vano, muchos biólogos alemanes se unieron con entusiasmo al partido, a las S.S. y a las S.A., que les brindaban el apoyo y el reconocimiento que ellos creían merecer (Ibíd.). Al otro lado del Atlántico, en Estados Unidos, la genética sería promovida mediante la investigación privada, especialmente bajo el mecenazgo de David Rockefeller, quien no tenía reparos en justificar “*públicamente sus prácticas comerciales monopolistas en términos de supervivencia de los más aptos*” (Ibíd. p. 234), “*aprobaba la competencia impecable en los negocios y despreciaba los esfuerzos del gobierno por ayudar a los necesitados*” (Ibíd. p. 236). Según Juan Manuel Olarieta:

“... la genética fue seriamente sacudida por la crisis capitalista de 1929. A partir de aquel momento, la Fundación Rockefeller inició un gran giro en su política de subvenciones favorable a la nueva ciencia y en detrimento de otras, como la matemática o la física. Entre 1932 y 1945 dicha Fundación contribuyó con aproximadamente 25 millones de dólares de la época para financiar la nueva genética sintética o <formalista>... El destino favorito de las subvenciones de Rockefeller fue el laboratorio de Thomas H. Morgan en Pasadena (California), que se hizo famoso por sus moscas. El centro de gravedad de la nueva genética se trasladó hasta la orilla del Pacífico y la biología dejó de ser aquella vieja ciencia descriptiva, adquiriendo ya un tono claramente experimental. Generosamente becados por Rockefeller y Weaver [éste último nombrado (1932) director de la División de Ciencias del Instituto Rockefeller], numerosos genetistas de todo el mundo pasaron por los laboratorios de Morgan en Pasadena [incluyendo a Theodosius Dobzhansky] para aprender las maravillas de la teoría mendelista...” (Olarieta 2009).

En cualquier caso, con el apoyo de los gobiernos e institutos y la justificación de la genética, finalmente las aplicaciones prácticas de la eugenesia y del darwinismo social se materializaron en la primera mitad del siglo XX. Sólo en E.E.U.U., las leyes de esterilización obligatoria se aplicaron en treinta y dos estados, sobre aquellas personas que, bajo el criterio de los eugenistas, “*padecían incapacidades hereditarias*”. Entre 1900 y 1933 “*más de sesenta mil individuos fueron esterilizados en Estados Unidos en cumplimiento de estas leyes, incluidas más de veinte mil personas solo en California*” (Ibíd. 2006 p. 243). De hecho, según Ruse:

“... *En Estados Unidos durante la primera mitad del siglo XX, la eugenesia alcanzó un alto grado de influencia entre científicos y administradores gubernamentales en el mundo angloparlante. Un moderado número de leyes y directivas burocráticas [que no de víctimas] tomaron un sesgo eugenésico, si no una razón explícitamente eugénica...*” (Ruse 1999, citado en Sandín 2002).

Pero este giro no estuvo ni mucho menos delimitado al mundo anglosajón, pues, según Larson, “*Empezando por Alemania, con la aprobación en 1933 de la ley para la Prevención de la Progenie Genéticamente Enferma, todas las naciones nórdicas adoptaron algún tipo de medida legislativa para la esterilización eugenésica*” (Larson 2006 p. 243). Incluso en nuestro país, algunos autores abogaban por la eugenesia durante la Segunda República y el franquismo, en pos de la recuperación de la “*raza hispánica forjadora del Imperio del siglo XVI*”, siendo una idea mucho más popular y conocida en los años veinte y treinta de lo que puede suponerse (Álvarez 1997). Además, los crímenes derivados de la higiene racial y de la eugenesia no se limitaron a las políticas estatales de gran alcance, sino que algunos médicos e investigadores se dedicaron a la experimentación *in vivo* de métodos prácticos para afinar el proceso de rectificación y mejora de la raza humana. Por ejemplo, se encuentran casos tan extravagantes (y escatológicos) como el del Dr. Leo Stanley, cirujano de la prisión de San Quintín en E.E.U.U. Según informa Ethan Blue:

“... *Dr. Leo Stanley served as San Quentin’s chief surgeon for nearly four decades. Between 1913 and 1951, he oversaw the modernization of its medical regime, shifting from Lombrosian eugenic criminology through biomedical explanations for crime, and finally into psychological treatments in the postwar period. Throughout, Stanley fixated on curing various crises of manhood. Under Stanley’s scalpel, prisoners became subjects in a series of eugenic treatments ranging from sterilization to implanting ‘testicular substances’ from executed prisoners—and also goats—into San Quentin inmates. Stanley was convinced that*

his research would rejuvenate aged men, control crime, and limit the reproduction of the unfit. His medical practice revealed an underside to social hygiene in the modern state, where the lines between punishment, treatment, and research were blurred...” (Blue 2009).

Pero, por supuesto, fue en la Alemania nazi en donde el impacto sería más demoledor. Las políticas eugénicas desembocarían finalmente en el holocausto de la Segunda Guerra Mundial, donde la “*eugenesis negativa*” acabaría con millones de personas, víctimas del racismo y el antisemitismo, pero también discapacitados y homosexuales. En este oscuro episodio de la historia, parece que la influencia del darwinismo sobre el nazismo fue explícita. Según Michael Ruse:

“... la edición de 1937 del manual del joven Hitler estaba llena de teoría darwinista y genética, y como tal ciencia fue tomada como justificación para el exterminio de los judíos [...] Esto no niega la antigua existencia de elementos racistas en la cultura alemana. El darwinismo no los llevó a esa condición. Pero fue el combustible para ese particular fuego demoníaco...” (Ruse 1999 citado en Sandín 2000).

La eugenesia y la genética, unidas bajo una misma poderosa bandera, marcaron buena parte del desarrollo de la ciencia moderna. Bajo este contexto histórico, social y económico, favorecedor de la concepción social de la teoría darwinista, así como en la promoción activa y financiación de la genética mendeliana (con el consecuente desprestigio de la herencia de caracteres adquiridos), se desarrollarían las bases de la síntesis neodarwinista. En el siguiente y último apartado se revisarán los postulados generales de la síntesis, sus más importantes contribuyentes y los factores externos que acabarían por elevar al neodarwinismo por encima del resto de las corrientes clásicas.

1.8. La síntesis moderna y la hegemonía del paradigma darwinista

La síntesis moderna, síntesis neodarwinista o teoría sintética, es el producto de la fusión de varias teorías en un único cuerpo teórico unificado durante las décadas de 1930 y 1940. A modo de resumen introductorio pueden servir las declaraciones de Ernst Mayr:

“... Los proponentes de la teoría sintética mantienen que toda evolución se debe a la acumulación de pequeños cambios genéticos, guiada por la selección natural, y que la evolución transespecífica no es más de lo que ocurre dentro de las poblaciones y las especies...” (Mayr 1963 citado en Gould 2004 p. 587).

De acuerdo a Gould, en la forja de la síntesis pueden distinguirse dos etapas: la primera (1930'), con la fusión entre el mendelismo y el neodarwinismo, que estaría caracterizada por un énfasis en el reduccionismo, el abrazo del seleccionismo y el desbancamiento de las demás corrientes (lamarckismo, ortogenetismo y mutacionismo); y la segunda (1940'), con la que la incorporación de las ciencias taxonómicas al armazón anterior, caracterizada por un progresivo endurecimiento, una confianza absoluta en el “*panseleccionismo*” y en la suficiencia del nuevo modelo (Gould 2004). De acuerdo a esta división, la autoría de la síntesis será dividida entre los autores de la primera etapa y los de la segunda.

En la primera etapa de la síntesis es lícito colocar las contribuciones decisivas del genetista Morgan y de los biometristas Haldane, Fisher y Wright, cuyos trabajos llevarían a la fusión inicial del mendelismo y el neodarwinismo bajo la forma de la genética de poblaciones. En primer lugar, Thomas Hunt Morgan es con frecuencia reconocido como el padre de la genética clásica, en gran parte por sus trabajos influyentes sobre la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*. Aunque mucho menos conocido es su determinante papel en la reformulación moderna de los resultados de Mendel, que bajo su puño y letra se convirtieron en las “*leyes*” que todavía hoy se presentan en los manuales y libros de texto como una formulación original del monje de Brno (Marks 2008). Además de sus contribuciones a la genética mendeliana, su visión reduccionista y “*genocéntrica*” de la biología quedaría patente en su “*The Scientific Basis of Evolution*” (1932), donde desestima la embriología como ciencia en general y como aproximación evolutiva en particular (Gilbert y Epel 2009). Según estos últimos autores, para Morgan “*genetics, and only genetics, he wrote, constituted the <scientific basis of evolution>. Embryology was one of the <metaphysical> and unscientific approaches that led nowhere*” (Ibíd. p. 305). Por otra parte Ronald A. Fisher, publicó en 1929 “*The Genetical Theory of Natural Selection*” como culminación de sus trabajos de la década anterior, texto en el que defendía, mediante argumentos matemáticos, cómo en una situación ideal la selección darwinista favorecería la difusión de aquellos genes que aportaban rasgos beneficiosos a sus portadores. Además, según indican Gilbert y Epel:

“... Fisher not only added genetics to evolutionary theory, he also extended the economic metaphor that Darwin (and Wallace) had originally obtained from

Malthus's economic competition for scarce resources. For instance, Fisher explained the 1:1 sex ratio in terms of the <biological capital> that each offspring inherits from its parents..." (Gilbert y Epel 2009 p. 308).

En paralelo, J.B.S. Haldane escribió entre 1924 y 1934 una serie de trabajos matemáticos sobre el tema, incluyendo el libro *"The Causes of Evolution"* (1932), en los que, según Larson, *"pretendía demostrar que la selección natural de las variaciones genéticas transmitidas en proporciones mendelianas podía ocasionar en las poblaciones un cambio en el sentido de la adaptación"* (Larson 2006 p. 287). La selección natural sería, para Haldane, la única fuerza que dirige el cambio, pero es la mutación la que aporta el material sobre el que seleccionar. Por último, Sewall Wright incidiría sobre la variabilidad de los caracteres genéticos y en la selección natural como mecanismo capaz de sesgarla. Wright establecería el concepto de paisaje adaptativo (según el cual las poblaciones deberían desplazarse hacia picos de máxima adaptación de una representación en relieve) y consideraría una dinámica en *"equilibrio fluctuante"* en el que los procesos de ramificación conllevarían que las poblaciones pasasen por valles de una relativa falta de aptitud (Larson 2006, Gould 2004). Como resumen de esta primera etapa, se pueden citar las palabras de Templado:

"... en contra de las ideas de De Vries y de los mutacionistas, los biólogos matemáticos no concedieron a la mutación un papel primordial en el proceso evolutivo; volvieron a considerar la selección natural como el principal factor determinante de la evolución..." (Templado 1974 p. 114).

El papel de la mutación consistía en proporcionar la fuente de variación fortuita, de origen aislado e individual, que era necesaria para devolver a la selección natural a un papel principal en escenario evolutivo.

A continuación de los trabajos estadísticos de Fisher, Wright y Haldane, y a partir de sus premisas, aparecerían las obras de Dobzhansky, Mayr, Simpson y Huxley, destinadas a culminar y reforzar la síntesis en una segunda etapa. En primer lugar, Theodosius Dobzhansky, genetista y alumno de Morgan, escribió *"Genetics and the Origin of the Species"* (1937) en la que analizaría los teoremas abstractos de la genética de poblaciones para darles un formato más asequible. Para Dobzhansky, la macroevolución (es decir, la aparición de taxones superiores a la especie) puede ser explicada por la extrapolación de la microevolución (cambios a nivel poblacional). Simplemente, *"la evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones, los mecanismos de la evolución constituyen*

problemas de la genética de poblaciones” (Eldredge 1997 p. 27). El zoólogo Ernst Mayr, publicó “*Systematics and the Origin of the Species*” (1942) y “*Animal Species and Evolution*” (1963), estableciendo las teorías sobre la especiación geográfica y el concepto de radiación adaptativa. George Gaylord Simpson, paleontólogo de especialidad, escribió “*Tempo and Mode in Evolution*” (1944) y “*The Meaning of Evolution*” (1949), en los que reinterpreta el registro fósil en base a la nueva síntesis y la corriente neodarwinista. Según Larson, buena parte de la argumentación de Simpson estaba destinada a quitar importancia a los “*parones, arranques y callejones sin salida*” del registro fósil, y, de hecho, “*aunque el registro fósil no podía demostrar la autenticidad de la síntesis moderna, Simpson argumentó que era plenamente coherente con el concepto*” (Larson 2006 p. 258). Finalmente, Julian Huxley, nieto de Thomas Henry Huxley, sería el responsable de introducir el término “*síntesis moderna*” en su obra de 1942, “*Evolution, the Modern Synthesis*”. Según Ernst Mayr, este texto:

“... [designaría] *la aceptación general de dos conclusiones: la evolución gradual puede ser explicada sobre la base de pequeños cambios genéticos (<mutaciones>) y recombinaciones, y el orden de estas variaciones mediante selección natural; y los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos y la especiación, pueden ser explicados de una manera que es compatible con los mecanismos genéticos conocidos...*” (Citado en Eldredge 1997 p.13).

Evidentemente, las líneas anteriores son el escueto resumen de un periodo de veinte años y no incluye la totalidad de las obras ni de las propuestas particulares de cada autor. Pero el objetivo de este apartado no es hacer una revisión equitativa y pormenorizada de la síntesis moderna, sino esbozar las líneas maestras de su pensamiento y presentar a sus principales artífices. Se considera que estas líneas maestras epistemológicas de la síntesis pueden resumirse en una combinación de estamentos reduccionistas y causalistas que se encuadran dentro del paradigma cartesiano y lo elevan a un nivel universal. Una idea que será expandida y argumentada a lo largo de los capítulos siguientes.

Mecánicamente, se plantea en base a lo expuesto que la síntesis ofrece un modelo basado en tres elementos linealmente secuenciales: mutación al azar, supervivencia diferencial y alteración de las frecuencias genéticas. Dado que las macromutaciones y los saltos morfológicos quedan totalmente excluidos, y la naturaleza de las mutaciones es copiosa y fortuita (*isotrópica*, en la terminología de Gould, 2004), la selección natural se convierte en la principal fuerza directriz de las trayectorias evolutivas que, por definición, son con-

tinuas y graduales. La separación de especies, y la aparición de nuevos *taxa* en general, ocurre mediante el aislamiento genético (ya sea anagénético o cladogenético, alopátrico o simpátrico) de las poblaciones sometidas a las fuerzas convencionales de selección, mutación y deriva genética (cambios fortuitos en la composición genética de las poblaciones), en una extrapolación temporal de los procesos microevolutivos. Por lo tanto, las categorías taxonómicas no son categorías naturales y deben de ser contempladas como sistemas de ordenamiento temporal entre organismos bajo el criterio de ascendencia más o menos cercana, del mismo modo que las especies no son más que instantáneas de un proceso de cambio poblacional continuo y extremadamente lento de adaptación al medio. Finalmente, cabe destacar la obviedad de que en la síntesis no hay sitio para tendencias internas (ortogénesis), saltos morfológicos (mutacionismo), ni respuestas activas o pasivas a las condiciones del medio (lamarckismo). El medio desempeña un papel crucial, pero esencialmente mecánico y automático, bajo la polifacética forma de las presiones selectivas.

Con el endurecimiento de la segunda etapa tampoco quedaría espacio para aquellas propuestas que, aun enmarcándose dentro del darwinismo, no armonizaban con las nueva *“teoría genocéntrica de la evolución”* (Olarieta 2009), dejando de lado las interesantes contribuciones de Waddington o Baldwin (Por 2006, Waddington 1975), pero también atacando duramente las tesis de Goldschmidt (Gould 2004, 2006, Dietrich 2003, Goldschmidt 1982). En consecuencia, la síntesis no debería entenderse sencillamente como una simple y positiva fusión de campos bajo un eje teórico unificado, sino también como una importante criba teórica y un fortalecimiento no equitativo de algunas áreas y metodologías usadas en biología.

En cualquier caso, no cabe duda de que el ascenso de la síntesis hacia su actual situación hegemónica fue tan rápido como contundente. En 1959, Julian Huxley proclamaba:

“... Ya no tenemos que preocuparnos de establecer el hecho de la evolución, y sabemos que la selección natural es el principal causante de cambio evolutivo. Nuestros problemas ahora tienen que ver con los detalles de cómo opera la selección, y la definición de lo que entendemos por <incremento de organización>, el trazado de las tendencias que aparecen el curso de la evolución⁷, etc...” (Huxley 1959 citado en Gould 2004 p. 602).

⁷Huxley encuadra estas tendencias dentro de las presiones selectivas externas, es decir, no de la ortogénesis sino de la ortoselección.

En resonancia con esta declaración particular, Larson describe el panorama general del mismo año:

“... en 1959, al llegar el ampliamente celebrado centenario de <El Origen de las Especies> de Darwin, la síntesis moderna ya se había convertido en un auténtico dogma dentro de la biología y sus ponentes más destacados estaban en la cima de la profesión, ocupando cátedras en las universidades de élite y similares en las juntas directivas de todas las sociedades científicas importantes...” (Larson 2006 p. 296).

Aunque sin duda esta sorprendente remontada del darwinismo debe obedecer a diversos factores, incluyendo la propia dinámica de las revoluciones científicas (como se analizará en el capítulo cuarto), el auge de la genética como una ciencia que prometía desvelar finalmente los secretos de la herencia y el impacto general de las anteriores publicaciones, se considera que estas causas carecen de fundamento si no son encuadradas correctamente dentro del contexto social, económico e histórico correspondiente, esbozado en el apartado anterior. De hecho, en vistas a la argumentación desarrollada a lo largo del capítulo, quizá resulte poco sorprendente el que los principales autores de la síntesis, como muchos de sus predecesores darwinistas, eran fervientes eugenistas, y estos se encontraron en una situación potencialmente favorecedora para el desarrollo de sus tesis y para el ascenso de su carrera científica. Algo que, en última instancia, habría facilitado académica y económicamente la forja de la síntesis. De hecho, la promoción de la eugenesia bajo los “modernos” conceptos de la genética parece ser una característica común de los principales artífices de la síntesis, como Haldane, Fisher, Wright, Dobzhansky y Huxley, aunque también de otros darwinistas muy influyentes como Darlington o Müller (Larson 2006, Soutullo 2009, Dobzhansky 1969).

Por ejemplo, según Larson, Haldane “creía en la eugenesia y sugería en <The Causes of evolution> que solo <la mejor milésima parte de la raza humana actual> debería reproducirse” (Larson 2006 p. 280); mientras que Fisher fue nombrado en 1933 profesor de Eugenesia en la Universidad de Londres (diez años más tarde le darían la cátedra de Genética en Cambridge), y la eugenesia, de hecho, era un tema que “le consumió totalmente”. Al parecer no dejaba de “insistir en las aplicaciones eugenésicas de sus ideas teóricas” (Ibíd p. 281), e incluso podría encontrarse en la motivación última de su trabajo dado que “Fisher emprendió la tarea de salvar de sí mismos a los ingleses calculando los datos matemáticos del seleccionismo para demostrar que la eugenesia funcionaba” (Ibíd p. 283). Por otra parte, Wright, en 1960, le daría a la eugenesia una estructura formal recupe-

rando las ideas originales de Galton (Galton 1909, 1889) estableciendo trece niveles de aptitud para los grupos humanos, en función del beneficio y el coste social de su mantenimiento (Dobzhansky 1969). Esta clasificación incluía a las masas trabajadoras, la elite intelectual y los aristócratas, frente a delincuentes, idiotas, disminuidos físicos y psíquicos (Ibíd.) Del mismo modo, Wright consideraba como un “*lastre genético*”⁸ todas las características “*hereditarias*” que suponían una pérdida del rendimiento beneficio–coste para el estado (Soutullo 2009, Dobzhansky 1969). Según Wright, estos caracteres deberían ser eliminadas del acervo genético de la humanidad progresivamente y mediante prácticas eugénicas (Ibíd.). Theodosius Dobzhansky también era igualmente eugenista y afirmaba en su “*Mankind Evolving*” de 1962:

“... Entre los problemas biológicos con que la humanidad tiene que enfrentarse, después del terrible problema de la superpoblación, el más importante es el del encauzamiento y dirección de la evolución biológica de nuestra especie. Este problema posee dos aspectos claramente distintos: el alegado al fracaso o debilitamiento de la selección normalizadora, y la mejora de la dotación genética actual por medio de la selección direccional⁹...” (Dobzhansky 1969 p. 349).

Siguiendo los pasos de Wright, Dobzhansky también abogaba por el criterio del coste-beneficio social de los grupos humanos, y por que esta valoración “*objetiva*” debía dirigir las decisiones eugénicas. En lo que parece un ejemplo significativo de este tipo de valoraciones, Dobzhansky estima:

“... El esfuerzo que se precisaría para erradicar o reducir la frecuencia de la miopía sería muy superior al que se necesita para corregir el defecto ambientalmente [...] [mediante] un cambio ambiental relativamente económico...”

Pero, debido a tal balance, Dobzhansky (por fortuna para los miopes) considera:

“... solo a un fanático se le ocurriría proponer la esterilización de los miopes u otras medidas radicales para evitar la difusión de este gene [sic.]” (Ibíd. p. 349).

⁸Concepto introducido por Müller para designar a aquellos caracteres de origen genético que son contra-productos para la humanidad y deben de ser eliminados del acervo mediante prácticas eugénicas (Soutullo 2009).

⁹En la jerga neodarwinista, esta “*selección direccional*” hace referencia a un desplazamiento de la media poblacional hacia uno de los extremos (frente a la “*selección normalizadora*” que mantiene la media preexistente) a través de la reproducción y la supervivencia diferencial de grupos favorecidos por la selección.

No obstante, para Dobzhansky y otros de sus colegas eugenistas, no todos los “*lastres genéticos*” tenían la suerte de ser tan baratos y sencillos de corregir como la miopía, es decir, de resultar “*más rentable*” mantenerlos que erradicarlos:

“... *Las personas que saben son portadoras defectos hereditarios graves*¹⁰ *deben ser educadas para que comprendan la importancia de este hecho, de tal modo que se convenzan de que no pueden reproducirse. O si no tienen suficiente preparación intelectual para tomar una decisión, está justificada su separación de la sociedad o su esterilización...*” (Ibíd. p. 350).

Finalmente, Julian Huxley no sólo prestó su imagen en una campaña audiovisual para la promoción del movimiento eugenésico de los años 1950¹¹, sino que, además, según informa Larson:

“... [Huxley] *ocupó una serie de cargos administrativos muy visibles que culminarían en su papel como fundador y director general de la UNESCO, una vez terminada la Segunda Guerra Mundial. Huxley utilizó estos puestos como púlpito para predicar su evangelio darwinista de progreso...*” (Larson 2009 p. 307).

En virtud de esta asociación con el poderoso movimiento eugenista, se entiende que la síntesis moderna proveía del aparato científico adecuado para justificar y potenciar las políticas encaminadas a la higiene racial bajo el manto del darwinismo social y la mano firme de los gobiernos occidentales. Llegado a este punto, es posible comprender las declaraciones de Michael Ruse al considerar que “*la mayoría de los biólogos evolucionistas [darwinistas] no quiere ni pensar sobre el grado en el que el Darwinismo contribuyó al desarrollo de las ideología racistas en el mundo moderno*” (Ruse 1999 citado en Sandín 2000). Sin embargo, se considera, en vista a las cátedras y la financiación, tanto pública como privada, que los artífices de la síntesis fueron recibiendo a lo largo de su carrera, esta relación habría sido recíproca: el darwinismo ciertamente contribuyó al cruel desarrollo histórico de la primera mitad del siglo XX, pero, del mismo modo, el contexto social, político y económico recompensó a los científicos neodarwinistas, favoreciendo el ascenso de la síntesis moderna hacia la hegemonía en las ciencias biológicas.

¹⁰Entiéndase la relatividad de ambos conceptos.

¹¹Como referencia gráfica, puede referirse al reportaje audiovisual “El legado de Darwin”, BBC 1998.

En consecuencia a la asimilación de la genética y su asociación a la racionalidad dominante, el marco de la síntesis fue desbancando a las corrientes anteriormente populares del mutacionismo y del ortogenetismo. La primera sería reconducida bajo la nueva genética de Morgan y los cálculos matemáticos de los biometristas, mientras que, aparentemente, la segunda no habría sido capaz de ofrecer una alternativa coherente al mecanismo hereditario de los mendelistas que, *a priori*, parecían contradecir los elaborados modelos ortogenéticos. Por tanto, el neolamarckismo puede ser considerado como la última escuela de pensamiento que se oponía a la síntesis, a través de un marco teórico esencialmente válido e incompatible con el neodarwinismo. Sin embargo, el prestigio del neolamarckismo (que pese a su popularidad inicial, tampoco fue capaz de afrontar el maremoto de la genética) pronto se vería atacado fieramente por los neodarwinistas, según Dov Por, a modo de conveniente anatema (Por 2006). Finalmente, según reconocen Gilbert y Epel, el desprestigio lamarckiano se desbordaría con las polémicas de dos figuras que han pasado a formar parte esencial de la particular hoguera histórica del neodarwinismo: Kammerer y Lysenko (Gilbert y Epel 2009).

En primer lugar, el neolamarckista Paul Kammerer realizó durante la primera década del siglo XX una serie de experimentos a largo plazo sobre la herencia de caracteres adquiridos en el sapo partero (*Alytes obstetricans*). Los resultados de Kammerer, publicados en varios artículos y en su libro *“The Inheritance of Acquired Traits”* (1924), indicaban que, bajo las condiciones ambientales adecuadas (reproducción forzada en entorno acuático o terrestre), se podía inducir el desarrollo de unas almohadillas nupciales previamente inexistentes en la especie y este carácter se volvía hereditario (Ibíd., Vargas 2009, Por 2006). Pese a que numerosos científicos tuvieron la oportunidad de ver los especímenes y confirmaron la presencia de las almohadillas, Kammerer fue acusado públicamente de fraude en 1926 por G. K. Noble, quien denunciaba que el único ejemplar que sobrevivió a la Primera Guerra Mundial tenía inyectada tinta china donde debían estar las almohadillas (Vargas 2009). Kammerer negó haber cometido fraude, pero se suicidaría a las pocas semanas por causas todavía desconocidas (plausiblemente personales), alimentando la sombra de la sospecha, nunca confirmada (Vargas 2009, Gilbert y Epel 2009). Como afirma Alexander Vargas (2009), *“His entire scientific legacy nowadays is thus nonexistent, and Kammerer is more often cited as a historic example of Lamarckian scientific fraud”* (Vargas 2009). Sin embargo, no deja de ser interesante e irónico que algunas revisiones recientes concedan a Kammerer, finalmente, no sólo el beneficio de la duda de la mano de los fenómenos epigenéticos sino que incluso le lleguen a considerar como un precursor de dicha disciplina (Vargas 2009, Gilbert y Epel 2009).

Por otra parte, el neolamarckismo encontraría refugio en la Unión Soviética, donde la genética mendeliana era rechazada, en gran medida como reflejo del rechazo a las causas sociopolíticas que la financiaban (Olarieta 2009, Gilbert y Epel 2009, Por 2006). Según Gilbert y Epel:

“... as a social movement that had a great deal of popular support in the West, eugenics had become increasingly tied to conservative even fascist politics. As such, the value of genetics in the Soviet Union demised, especially in the botanical community, which did not see the gene as a particular valid explanation for variation...” (Gilbert y Epel 2009 p.422).

De hecho, la genética mendeliana era rechazada en favor de los postulados del botánico K. A. Timiriázev, quien consideraba varios tipos de herencia en una teoría más compleja que incluía, por ejemplo, la expresión diferencial entre la herencia paterna y materna, la emergencia de nuevos caracteres, la herencia intermedia mezclada y, de forma aislada, las segregaciones mendelianas (Olarieta 2009). Sin embargo, es concretamente en la figura de Trofim Lysenko donde se concentran los más serios ataques al neolamarckismo, y con quien su defensa quedaría tachada de herramienta política. Lysenko fue el principal responsable de la política agraria soviética entre 1930 - 1960. De la mano de su técnica de vernalización, pretendía conseguir variedades de trigo más eficientes donde la selección había fallado (Gilbert y Epel 2009). Lysenko, con el completo beneplácito de Stalin, consiguió situarse a la cabeza de la ciencia en la U.R.S.S., desde la cual, según Gilbert y Epel, *“he and his followers removed the remaining genetics from their positions, imprisoning some and causing others to flee”*, así como *“he cast his agricultural argument against genetics as a struggle of true, useful, Sovietic science against false, racist, capitalist metaphysics”* (Gilbert y Epel 2009 p. 422). La figura de Lysenko, sus tesis, así como su política de manipulación y censura científica, han sido repetidamente criticadas por historiadores occidentales, contribuyendo de sobremanera a dar un golpe de gracia a la credibilidad de la herencia de caracteres adquiridos. Juan Manuel Olarieta, no obstante, discrepa sobre la objetividad de esta narración y considera que existen importantes argumentos que sugieren una manipulación política del asunto desde los gobiernos occidentales, con el fin de demonizar a la ciencia soviética bajo la figura de Lysenko (Olarieta 2009). Según el mismo autor:

“... Sucedió que Lysenko fue extraído de un contexto científico en el que había surgido de manera polémica para sentarlo junto al Plan Marshall, Bretton Woods, la OTAN y la bomba atómica [...] Lysenko no era conocido fuera de la

URSS hasta que la guerra psicológica desató una leyenda fantástica que aún no ha terminado y que se alimenta a sí misma . . . La manipulación del <asunto Lysenko> se utilizó entonces como un ejemplo del atraso de las ciencias en la U.R.S.S., contundentemente desmentido – por si hacía falta – al año siguiente con el lanzamiento de la primera bomba atómica, lo cual dio una vuelta de tuerca al significado último de la propaganda: a partir de entonces había que hablar de cómo los comunistas imponen un modo de pensar incluso a los mismos científicos con teorías supuestamente aberrantes...” (Olarieta 2009).

En cualquier caso, el “linchamiento de Lysenko” habría obtenido sus frutos, y esto en ningún caso habría perjudicado al reforzamiento de la síntesis como bastión de la ciencia occidental, sino todo lo contrario.

Con el neolamarckismo demonizado, el ortogenetismo muerto por senescencia, el mutacionismo de los genetistas convenientemente reconducido y los “insurgentes” darwinistas olvidados o atacados explícitamente, la síntesis moderna acabaría por convertirse en sinónimo de “la teoría de la evolución” y Darwin en el padre de la misma. Hasta finales del siglo XX, el núcleo de la síntesis ha permanecido esencialmente sin cambios, y las discrepancias (salvo notables excepciones) de años posteriores han quedado enmarcadas dentro de sus principales premisas. Por supuesto, el neodarwinismo ha incorporado nuevos conceptos y nuevas teorías, pero siempre respetando el lugar de las premisas de la genética de poblaciones. Por ejemplo, en una acentuación del reduccionismo genético de la síntesis, Richard Dawkins popularizaría las ideas de Hamilton sobre los genes como unidad de selección en su “*The Selfish Gene*” (1976), describiendo a los organismos como “máquinas de supervivencia, vehículos autómatas programados a ciegas con el fin de preservar las egoístas moléculas conocidas con el nombre de genes” (Dawkins 1979 p. 3). Edward Osborne Wilson, por su parte, llevaría el reduccionismo sintético al campo del comportamiento con “*Sociobiology: the New Synthesis*” (1975), en donde establece que la conducta es un carácter de origen genético que puede explicarse en términos de la selección natural (Blanc 1982). En este sentido, todos los comportamientos, incluyendo el altruismo, estarían destinados a maximizar la eficiencia de los organismos en su reproducción y/o supervivencia (Ibíd.).

Mucho más críticas serían las propuestas de Niles Eldredge y Stephen Jay Gould que, con su “*Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism*” (1972), pondrían de nuevo en entredicho el patrón gradual de la macroevolución (Eldredge y Gould 1972, Gould 2004). Otro trabajo crítico y relevante vendría de la mano de Lynn Margulis, quien publicó su artículo “*On the origin of mitosing cells*” (1967) en el que retomaba la hipótesis de

Konstantin Merezhkovsky y defendía consistentemente el papel de la simbiosis en la evolución de la organización celular eucariota (Sagan 1976). Por supuesto, los abundantes y trascendentes avances en la genética (caracterización de intrones, elementos móviles, transferencia horizontal, etc.), y en otros campos como la paleontología, la embriología o la ecología, se fueron sucediendo a lo largo del lustro, pero no es el objetivo de este capítulo hacer una revisión de los mismos. Porque, en todo caso, el núcleo conceptual del neodarwinismo no habría sido puesto seriamente en duda por las teorías y los descubrimientos posteriores del siglo XX. Como se argumentará en el capítulo cuarto, la síntesis ha ido incorporando desde su forja aquellas evidencias explicables bajo su marco teórico, pero también a acumulado anomalías y excepciones que no han sido convenientemente resueltas y que, paradójicamente, son contempladas como elementos no contradictorios con las bases generales de la teoría.

1.9. Corolario y conclusiones del capítulo primero

Como corolario, se quieren destacar las siguientes conclusiones que desmitifican las narrativas simplistas en favor del darwinismo, que todavía hoy son mayoritarias tanto en la formación como en la divulgación científica: 1) la biología evolutiva tiene una larga y compleja trayectoria, que parte de las culturas clásicas y se remonta de forma clara hasta la Ilustración francesa; 2) el concepto de evolución orgánica no es homologable a un único cuerpo teórico, y su frecuente asociación al darwinismo es sencillamente errónea; y como consecuencia a lo anterior 3) no se puede adjudicar su completa autoría a una sola persona, pero sería, en todo caso, justo reconocer a Lamarck (no a Darwin) como el fundador legítimo del evolucionismo en términos plenos y bajo fundamentos estrictamente científicos. Se considera que esta supersimplificación está en resonancia con otras narrativas que tienden a desdibujar la historia en favor de un relato mítico que engrandece la figura de Darwin, y establece un desarrollo progresivo, positivo y lineal desde la publicación de *“El Origen de las Especies”* hasta la forja de la síntesis moderna. En vistas a lo expuesto, este relato no es consistente con la compleja realidad histórica.

Por otra parte, según se ha expuesto, tanto el desarrollo y como la aceptación del paradigma darwinista ha venido inseparablemente de la mano del darwinismo social. La concepción social y natural del mundo son un único bloque en el pensamiento darwinista, bloque que aparece de forma indivisible en los planteamientos de sus principales figuras históricas. Esta relación tiene una doble lectura. Primero, la influencia recíproca entre la línea de pensamiento Hobbes-Smith-Malthus-Spencer y el darwinismo es altamente plausible, dado que Darwin usó explícitamente conceptos de estos autores y los

sintetizó en una teoría que, en retorno, los elevaba al estatus de “*ley natural*”. Y segundo, la interpretación social del darwinismo ha permitido justificar una visión del mundo en la que existen grados y superioridades biológicas. El éxito de estas ideas habría sido un importante condicionante en la promoción del darwinismo, bajo la financiación y el reconocimiento de los institutos, sociedades y gobiernos proeugenistas.

Finalmente, se ha remarcado que la situación actual de la biología evolutiva es sorprendentemente homogénea frente a la disparidad de planteamientos de tiempos pretéritos. Esto es razonablemente cierto hasta el cambio de siglo, aunque matizable en lo que respecta a la situación actual de la ciencia. Como se argumentará en los próximos capítulos, comienza a surgir un sentimiento reformista entre buena parte del colectivo de los biólogos. Ciertamente, este sentimiento está limitado por la adhesión incondicional al paradigma darwinista (lo cual no desmiente en última instancia el hecho de una homogeneidad frente al evolucionismo de finales del siglo XIX y principios del XX) y se debe en gran medida a la insólita aceleración de los conocimientos biológicos en la primera década del nuevo siglo, especialmente a través de un nuevo enfoque teórico a tratar en el segundo capítulo: la biología de sistemas.

Capítulo 2

PAUTAS Y PRINCIPIOS DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA

“We love chaos because we love to produce order.”

Maurits Cornelis Escher.

2.1. Introducción

La vida como fenómeno ha tratado de ser definida desde la antigüedad de acuerdo a sus propiedades únicas, como son el crecimiento, la reproducción y la nutrición, o, de forma más reciente, mediante otros conceptos como la compartimentación, la adaptabilidad, la programación, etc. (Koshland 2002), y bajo nuevos términos como la autopoyesis de Maturana y Varela (Maturana y Mpodozis 1992, Goodwin 1998, Capra 2009). Aunque definir sus características distintivas pueda resultar un verdadero reto y un quebradero de cabeza milenario, parece evidente y es aceptado que la vida es un fenómeno complejo, genuino y peculiar, separable cualitativamente de lo inerte. Y, sin embargo, no existe una definición absoluta de la vida. Pese a los esfuerzos del hombre por establecer límites y diferencias que ayuden a comprender el fenómeno vital, la organización de los seres vivos sigue, hasta límites difusos, los principios y leyes fisicoquímicas universales que la unen a la naturaleza inorgánica. Si bien esto parece estar fuera de toda duda, gracias a los conocimientos generales de la bioquímica y la biomecánica, el determinar hasta qué punto la naturaleza orgánica y la inorgánica siguen reglas, principios y pautas homólogas –especialmente en el plano macroscópico– es una tarea en gran medida inconclusa que sólo ha podido ser abordada con relativa profundidad en décadas recientes, mediante herramientas y enfoques novedosos.

De hecho, la termodinámica del no equilibrio, la teoría general de sistemas y la cibernética, la teoría del caos y la teoría de grafos han supuesto una revolución cualitativa en torno al estudio de los sistemas complejos, resultando herramientas muy potentes para describir fenómenos naturales y sociales a varias escalas. Entre estos fenómenos, es posible situar a los seres vivos y a sus dinámicas, dado que cada vez es mayor el número de investigaciones desde la biología que se sitúan bajo el prisma de la complejidad y el método sistémico. Quizá las nociones generales más importantes, obtenidas de esta fusión entre la biología clásica y el estudio de sistemas no lineales, sea, primero, el hecho de que ciertas pautas y principios resultan ubicuos, apareciendo asociados a fenómenos y procesos considerados tradicionalmente como independientes (vivo e inerte, macroscópico y microscópico) y, segundo, que estos pueden ser descritos mediante modelos isomorfos y comportamientos generalizados dentro del ámbito de los sistemas complejos, los modelos en redes, la termodinámica del no equilibrio, el caos, los principios de autoorganización, etc.

La biología evolutiva no está fuera del alcance de los avances en estos campos, si bien el enfoque derivado de la teoría sintética de la evolución, por el cual las poblaciones cambian según reglas intrínsecas (esencialmente la mutación azarosa y la selección natural) a favor de una adaptación continua al medio que la define en todas sus partes, es con mucho el mayoritario. Mas, si existen isomorfismos y patrones de organización comunes e inherentes a fenómenos orgánicos e inorgánicos, macroscópicos y microscópicos, y si los seres vivos son consecuentes a procesos y principios universales, el panorama evolutivo debería de ser rotundamente diferente del descrito por la síntesis moderna y su enfoque esencialmente adaptacionista. Así pues, ¿existen evidencias que avalen unos principios físicos, químicos y matemáticos de organización biológica? Si es así, ¿en qué sentido y con qué peso pueden manifestarse sobre la evolución de los organismos? Y sobre todo, ¿es la evolución un fenómeno esencialmente orgánico, autónomo y primordialmente adaptativo, o por el contrario está fuertemente conectado a procesos de orden y complejidad emergentes?

En este capítulo se hará una revisión de las principales aproximaciones de estos y otros campos a la organización biológica y su evolución, que constituyen una parte importante de la llamada biología de sistemas. Se tratará de argumentar que la vida exhibe características que aparecen en sistemas inorgánicos de menor complejidad, caracterizados esencialmente por estar autoorganizados en base a dinámicas fluctuantes entre el orden y el desorden, entre la estabilidad y el cambio. Además, en este capítulo se introducirán algunos conceptos fundamentales como *organización*, *estructura*, *atractor* y *punto de bifurcación*, etc., que serán importantes para una discusión posterior. Finalmente, se ana-

lizarán algunos de los modelos y aproximaciones evolutivas más relevantes que se han propuesto en esta línea.

2.2. Sistemas biológicos: introducción al paradigma sistémico

Desde Bacon y Descartes, los pioneros del método científico, la ciencia se ha desarrollado sobre un enfoque eminentemente empirista, reduccionista y analítico (Mazzocchi 2008). La segregación de la realidad en sus componentes más elementales, la descripción minuciosa y al detalle de los mismos, y la comprensión del todo desde sus partes, han sido algunas de las líneas maestras del método científico y, por extensión, de la biología. Desde la concepción cartesiana del cuerpo funcionando como una máquina bien engranada, hasta el “*micromerismo*” de la bioquímica (Olarieta 2009), la biología se ha estructurado en torno a este principio rector del reduccionismo, que, en principio, debía conducir a los científicos a poder explicar la naturaleza viva a partir de sus componentes más elementales. Con la irrupción de la genética a principios del siglo XX, el reduccionismo parecía arrojar luz sobre los mecanismos de la herencia y la información biológica. La idea del determinismo genético, reforzada por un escenario sociopolítico proeugenésico, se extendió rápidamente y se afianzó con fuerza en el núcleo de la biología. Así el reduccionismo genético pasó a ser una explicación de base generalizada, que queda plasmada perfectamente en las palabras del premio Nobel James Watson:

“... *We used to think our fate was in the stars. Now we know in large measure, our fate is in our genes...*” (Citado en Gilbert y Epel 2009 p. 8).

Causa y efecto, las partes y el todo, acción y reacción. La biología, hasta bien pasada la primera mitad del siglo XX, giraba en torno a procesos lineales, simplificados e idealmente predecibles, a imagen y semejanza de la física mecánica de Newton (Bosco et al. 2011), donde las relaciones bióticas eran consideradas poco más que los hilos que unían a los componentes. Ciertamente, esta forma de análisis ha dado importantes frutos en biología (Mazzocchi 2008), catalogando de una forma minuciosa las piezas que constituyen la naturaleza viva (biomoléculas, especies, órganos, etc.). No obstante, al tratar de explicar el comportamiento de estos elementos bajo el lineal prisma cartesiano, el cual entiende que la suma de las partes es suficiente para conocer el todo, este enfoque ha resultado inadecuado para obtener un conocimiento global y completo de la naturaleza, de sus interacciones y de su funcionamiento. Dentro de este apartado se podrían situar algunos conceptos importantes en biología, que han fracasado en su intento por dotar de

una explicación lineal y sencilla a fenómenos a la postre inabarcables por el paradigma cartesiano, como el dogma central de la biología molecular (Shapiro 2010, 2011) y la ecología de cadenas tróficas clásicas (Ings et al. 2009, Mazzocchi 2008), pero también aquellos estudios que han aplicado el método reduccionista para el estudio de enfermedades complejas (Kitano 2002, Williams et al. 2005, Pavso 2009) y del comportamiento humano (Heredia 2012). Siguiendo esta línea, se considera que la biología evolutiva no sólo se asentó, de la mano de la síntesis neodarwinista y la genética mendeliana, sobre estos principios de reduccionismo y linealidad, sino que la propia síntesis habría venido a reforzar este método como un elemento analítico fundamental dentro del núcleo teórico de la biología.

Por otro lado, a partir de la década de 1930 comenzaron a surgir los principales conceptos de lo que se vendría a llamar el “pensamiento sistémico”, un marco de estudio alternativo dentro de las ciencias. Aunque el primer cuerpo formal sobre la ciencia de los sistemas puede encontrarse en “*Tektologia*” de Alexander Bogdanov (Capra 2009), quien, al parecer, buscaba una ciencia universal de la organización, será Ludwig von Bertalanffy quien introduciría un verdadero cambio de enfoque con su *teoría general de los sistemas* y el concepto de *sistema abierto* (Bertalanffy 1971, Capra 2009). La idea de *sistema* planteada por Bertalanffy representa un verdadero paradigma alternativo (en sentido dado por Kuhn, 1962), al poner de manifiesto que las interacciones entre los componentes de un fenómeno a estudiar son esenciales para comprender el mismo en su totalidad, especialmente para los fenómenos reales y complejos. Un sistema es, para Bertalanffy, un *complejo de elementos interactuantes*, donde estas interacciones se comportan de forma no necesariamente recíproca (Bertalanffy 1971). Además, un sistema puede entenderse como una abstracción de la realidad, centrada en las relaciones, en el comportamiento de sus elementos y en la globalidad del conjunto estudiado, y, en última instancia, como un “*modelo de la realidad percibida por un observador*” (Sarabia, 1995). En general, según Ángel Sarabia, la potencia del pensamiento sistémico se debe a que plantea dos cuestiones fundamentales y opuestas al método cartesiano:

“... Por una parte es una teoría generalista que ofrece una visión unitaria del mundo hasta hace poco insospechada, devolviendo a la palabra universo su carácter global absoluto; Por otro lado, es una teoría para modelar objetos, naturales o artificiales, simples o complejos, existentes o por aparecer, con ayuda de una herramienta que es el sistema generalizado...”

Siendo este sistema generalizado:

“... un objeto dotado de fines u objetivos que, en un entorno bien delimitado, ejerce una actividad, a la que ve evolucionar su estructura interna a lo largo del tiempo sin perder por ello su identidad...” (Sarabia 1995, p. 82).

El paradigma sistémico ha dotado a la ciencia de unas herramientas conceptuales y perceptivas que han permitido una visión más global y holística, pero también ha supuesto un cambio de enfoque que mina las bases establecidas. Porque, según Fritjof Capra :

“... el gran shock para la ciencia del siglo XX ha sido la constatación de que los sistemas no pueden ser comprendidos por medio del análisis. Las propiedades de las partes no son propiedades intrínsecas, sino que sólo pueden ser comprendidas en el contexto de un conjunto mayor. En consecuencia, la relación entre las partes y el todo ha quedado invertida [. . .] El pensamiento sistémico es <contextual>, en contrapartida al analítico. Analizar significa aislar algo para estudiarlo y comprenderlo, mientras que el pensamiento sistémico encuadra este algo dentro del contexto de un todo superior...” (Capra 2009, p. 49).

El aporte más fundamental de la teoría de sistemas es el concepto de sistema abierto. En contraste con las situaciones ideales de la física y la química del siglo XIX, basadas en *sistemas cerrados* y aislados del entorno, en los que los parámetros son controlados y las variables complejas son obviadas, en los fenómenos reales rara vez existe una distinción absoluta y un aislamiento eficiente entre el interior y el exterior del sistema. Existen flujos e intercambios, relaciones no lineales y bucles de retroalimentación que convierten a un sistema real (o natural) en un objeto diametralmente distinto a los modelos ideales descritos sobre los sistemas cerrados (Sagan y Schneider 2009). De hecho, un *sistema abierto* es aquel que mantiene flujos de energía, materia o información con su entorno, y exhibe importación y exportación, construcción y degradación de sus componentes materiales (Bertalanffy 1971, Sarabia 1995). Además, los sistemas abiertos se caracterizan por cumplir con un principio de equifinalidad, según el cual diferentes procesos pueden llevar a los mismos resultados, y por permanecer típicamente alejados del equilibrio termodinámico. Dentro de la teoría de sistemas, se encuentran algunos conceptos fundamentales destinados a describir adecuadamente las propiedades de los sujetos y objetos de estudio, y, entre estos, es especialmente destacable el concepto de *organización*. Se entiende por organización de un sistema **la suma de las estructura y la funciones del mismo conectadas por una memoria que las une en el tiempo** (Sarabia 1995).

Además del concepto de sistema abierto, la teoría de sistemas ha ido incorporando diversas categorías específicas, algunas de ellas de especial relevancia. Por ejemplo, se habla de sistemas complejos cuando se consideran a aquellos sistemas abiertos que exhiben el principio de sinergia, esto es, algunas propiedades del sistema emergen de forma espontánea de la interacción entre sus partes, y estas propiedades emergentes no pueden ser predichas de la observación aislada de los componentes (Ibíd.). Del mismo modo, se considera como un sistema cibernético todo aquel sistema que posee elementos destinados a su propia regulación y experimenta bucles de retroalimentación negativa (homeostasis) o/y positiva (aceleración) (Capra 2009). Sin embargo, es interesante puntualizar que estas no son categorías cerradas, por el contrario, un sistema puede ser complejo, cibernético y abierto, ya que sus características definitorias no son excluyentes. De hecho, según Bertalanffy, la teoría de los sistemas abiertos es *“una cinética y termodinámica generalizadas; [mientras que] la teoría cibernética se basa en la retroalimentación e información”* (Bertalanffy 1971 p. 156), y esta última debería ser considerada como una teoría complementaria englobada dentro de la teoría general de sistemas, dado que, en palabras de este autor:

“... la cibernética, como la teoría de los mecanismos de control en la tecnología y la naturaleza, fundada sobre los conceptos de información y retroalimentación, no es sino una parte de una teoría general de los sistemas; los sistemas cibernéticos son un caso especial – por importante que sea – de los sistemas que exhiben autorregulación...” (Ibíd. p. 16).

Y lo mismo ocurriría con otras teorías afines como son la teoría de la información o la teoría de redes, que se han incorporado al paradigma sistémico sucesivamente (Ibíd.).

Por otra parte, la conexión entre los seres vivos y el paradigma sistémico es tangible, profunda y potente. De hecho, lo que se ha venido a llamar en tiempos recientes como biología de sistemas comenzó con la definición del sistema abierto, y ya el mismo Bertalanffy desarrolló su teoría en base a la biología. Lejos de poder ser considerado como un sujeto de estudio ideal desde el paradigma cartesiano, este autor señala que *“el organismo no es un sistema cerrado al exterior; conteniendo siempre los mismos elementos, es un sistema abierto en un estado (cuasi)estable [...] en el que la materia continuamente entra desde, y sale hacia, el medio exterior”* (Citado en Capra 2009, p. 67). Una noción plasmada de una forma algo más poética por Wiener, uno de los protagonistas principales de la teoría cibernética, al afirmar que *“No somos sino remolinos en un río de incesante corriente. No somos materia perdurable, sino pautas que se perpetúan a sí mismas”* (Citado en Ibíd. p.

71). Del mismo modo, Hopkins considera que “*La vida es un equilibrio dinámico en un estado polifásico*” (Citado en Bertalenffy 1971, p. 127). Según esta línea argumental, se desprende que los organismos serían describibles, en esencia, como sistemas abiertos que mantienen una organización estable, pero con una materia, energía e información que fluye constantemente entre el interior y el exterior por medio del metabolismo.

De hecho, actualmente son claras y abundantes las evidencias que indican que la realidad biológica, lejos de obedecer a las clásicas cadenas causales, se comporta de una manera compleja que, en el mejor de los casos, puede ser descrita mediante ecuaciones no lineales y modelada como sistemas complejos (Coffey 1998, Levin 1998, Ben-Jacob 2008, Montero y Moran 1992, Kitano 2002). Según se expondrá a lo largo del capítulo y como han señalado otros autores, los *sistemas biológicos*, además de mantener un intercambio y procesamiento de materia, energía e información con el entorno, se caracterizan por presentar unas características y propiedades emergentes comunes, que parecen ser homeomorfas, desde la escala molecular hasta la ecosistémica. En base a diversas fuentes, se considera que estas propiedades se pueden sintetizar en seis puntos: 1) estructuración en redes complejas; 2) metaestabilidad; 3) robustez; 4) comportamiento caótico; 5) retroalimentación; y 6) autoorganización (Solé 2009, Kitano 2004, Lenski et al. 2006, Coffey 1998, Montero y Moran 1992, Ings et al. 2008). En los apartados siguientes se tratarán estos principios con algo más de detalle.

No obstante, aun con sus particularidades, podemos encontrar importantes isomorfismos entre las propiedades listadas de los seres vivos como sistemas complejos (especialmente la *autoorganización* y la *metaestabilidad*) y las de otros sistemas abióticos que parecen sugerir algún tipo de relación, por lo menos en lo que se refiere a sus dinámicas. Estos son los sistemas disipativos.

2.3. Estructuras disipativas y la termodinámica de la vida

El enunciado de la segunda ley de la termodinámica dicta que, en todo sistema cerrado, la entropía (dS), la distribución espacial de las moléculas, tiende a maximizarse hasta alcanzar el estado de equilibrio. Es decir, el universo tendería hacia el de desorden. En la termodinámica clásica, caracterizada por procesos reversibles y dinámicas lineales de causa-efecto, la entropía es un valor positivo ($dS \geq 0$) que conduce irremediamente al desorden molecular y la homogeneidad de los sistemas. Pero en la naturaleza, a diferencia de las situaciones ideales de los químicos y físicos del siglo XIX, los sistemas cerrados brillan por su ausencia (Sagan y Schneider 2009). De hecho, la noción básica de que los

seres vivos tienen un orden y una organización estable en el tiempo parece confrontar de lleno con la “segunda ley”, por lo menos en su forma clásica descrita por Clausius (Ibíd., Capra 2009). Porque, como es evidente, los organismos (mientras permanecen vivos) parecen evadir la tendencia universal hacia la creciente desorganización, hacia el incremento de entropía que los llevaría hasta su degradación.

Fue Erwin Schrödinger, en su pequeño en tamaño pero rico en ideas “*What is Life?*” (1944), quien se aproximó de una forma alternativa y muy interesante a esta cuestión, al proponer que el metabolismo no es sino una forma de exportar entropía (positiva) del organismo al ambiente con el fin de mantener su organización. En sus propias palabras:

“... How does the living organism avoid decay? The obvious answer is: By eating, drinking, breathing and (in the case of plants) assimilating. The technical term is metabolism [...] Thus a living organism continually increases its entropy – or, as you may say, produces positive entropy – and thus tends to approach the dangerous state of maximum entropy, which is dead. It can only keep aloof from it, i.e. alive, by continually drawing from its environment negative entropy [...] What an organism feed upon is negative entropy...” (Schrödinger 1944, p. 76).

Esta breve disertación daría pie, años más tarde, a una nueva definición de entropía desarrollada por Ilya Prigogine (Nicolis y Prigogine 1977, Wagensberg et al. 1986) para explicar el comportamiento de los sistemas abiertos en general y de los organismos en particular. Bajo esta formulación, la entropía total queda definida como la suma dos términos:

$$(1) \quad dS_{total} = dS_i + dS_e$$

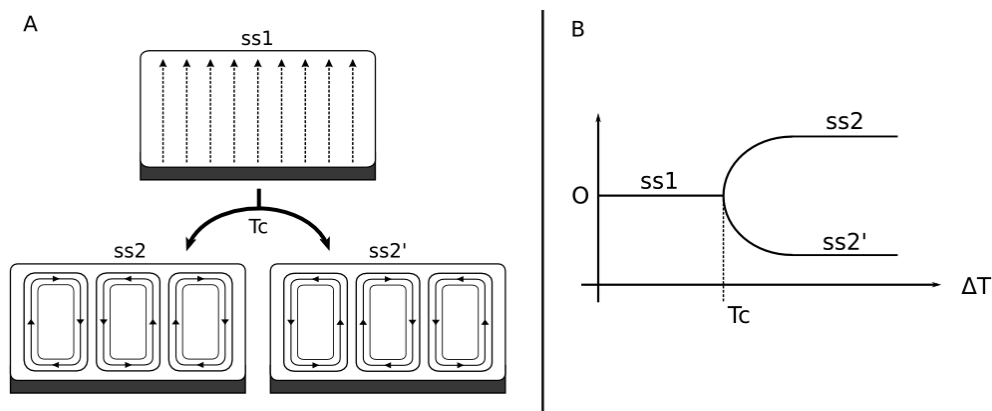
Donde dS_i es la entropía positiva importada desde el exterior y toma valores reales positivos; y dS_e es la entropía exportada desde el sistema con valores reales positivos y negativos. Por tanto, cuando dS_e toma valores negativos y mayores que dS_i , la entropía total del sistema será:

$$(2) \quad dS_{total} = dS_i + dS_e > 0$$

Esto es, el sistema tiene entropía total negativa y no sólo no tiende al desorden, sino que, por el contrario, puede alcanzar grados de mayor orden de forma espontánea. En consecuencia de esta formulación de la entropía para los sistemas abiertos, los organismos no quebrantarían ninguna ley, sino que seguirían un principio termodinámico coherente. Sólo que la termodinámica de la vida no sería la termodinámica clásica, sino la termodinámica del no equilibrio (Sagan y Schneider 2009). Por lo tanto, los organismos, mediante el metabolismo, no hacen sino vivir a expensas de la entropía negativa que importan del medio, acoplando gradientes termodinámicos y exportando entropía positiva mientras mantiene su estado de organización “*metaestable*” (Karsenti 2008, Sagan y Schneider 2009).

Por otra parte, la diferencia de gradientes dentro desde la termodinámica del no equilibrio no sólo es muy útil para explicar la no degradación de los organismos vivos, sino que recoge la emergencia de fenómenos de gran interés: la formación espontánea de estructuras complejas que vuelven el proceso disipativo más eficaz. Este es un fenómeno que se observa en algunos fenómenos conocidos, como la formación de remolinos de agua y de tornados, pero quizá el ejemplo más ilustrativo sea el ya clásico experimento de las células de Bénard. Las células de Bénard son estructuras cilíndricas que aparecen espontáneamente cuando una capa de líquido es calentada, de forma progresiva y no homogénea, y ésta alcanza una diferencia de temperatura crítica entre la parte superior e inferior. En ese momento, las moléculas del líquido pasan de moverse de forma independiente a organizarse en ciclos de convección definidos, generando estructuras con forma de celdas o células que se mantienen mientras persiste el gradiente. El sistema pasa, por lo tanto, de un estado inicial desordenado a un estado más ordenado con dos posibles soluciones alternativas: con ciclos de convección coordinados en sentido dextrógiro o bien levógiro (figura 2.1). Otros comportamientos similares se encuentran en las reacciones de Belousov-Zhabotinsky y en las ondas de Turing (Capra 2009), siendo ambas reacciones químicas con propiedades cinéticas no lineales, definidas por normas de difusión y bucles de retroalimentación, que cambian a estados alternativos de forma oscilatoria cuando se rompe la simetría de la disolución. Pero las células de Bénard son quizá el ejemplo más claro e ilustrativo de lo que Ilya Prigogine (1967) llamó “*estructuras disipativas*” (Nicolis y Prigogine 1977, Wagensberg 1986, Karsenti 2008). En lo que se considera como un resumen breve pero acertado, Peter Corning explica sobre la teoría de Prigogine:

“... Prigogine and his co-workers, elaborating on the earlier insights in Erwin Schrödinger’s remarkable book *What is life?* (1944), developed the theory that dissipative structures are able to circumvent the Second Law by being <open> or energy processing in character. They feed on throughputs of energy to sustain



- **Figura 2.1:** Células de Bénard y bifurcación en estructuras disipativas. A) En una capa de líquido calentada desde la base, se genera un gradiente de temperatura entre la parte superior e inferior. Inicialmente, el sistema está en un estado estable (ss1) en el que sus moléculas se comportan de forma caótica y disipa el gradiente de temperatura mediante difusión. Al superar una diferencia de temperatura crítica (T_c), las moléculas se coordinan formando ciclos convectivos y el sistema se autoorganiza en un estado estable más complejo y eficiente. Este nuevo estado será uno de los dos estados estables alternativos (ss2 o ss2') dependiendo en el sentido en el que se formen los ciclos de convección. La decisión depende de la historia del sistema. B) Gráfica de la evolución del sistema disipativo. (Modificado de Karsenti et al. 2008 y Wagensberg 1986).

order or “negative entropy” and can remain in a sustained condition of disequilibrium. Dissipative structures, according to Prigogine, are also self-organizing. They arise spontaneously and may also evolve toward greater complexity (shades of Lamarck and Spencer). This may occur when an open system is driven so far from an equilibrium condition that non-linear discontinuities, or threshold instabilities may occur that transform the system in the direction of greater complexity and more structural stability [...] Moreover, Prigogine envisioned this process as having been cumulative historically. At each branch point, or <bifurcation>, existing structures trigger the process that leads to new, more complex and more stable forms of order...” (Corning 1995).

Así pues, ya que ningún sistema sujeto a un flujo continuo de materia o energía puede alcanzar el equilibrio termodinámico, para Prigogine, “cuando las condiciones del contorno [sic.] impiden que el sistema llegue al equilibrio, éste hace lo mejor que puede hacer; se instala en un estado de producción de mínima entropía, esto es, un estado lo más cercano posible al equilibrio” (Sagan y Schneider 2009 p. 117). En la “búsqueda” de este estado de mínima producción de entropía, los sistemas pueden adquirir de forma espontánea

nuevas estructuras no descritas de forma previa ni codificadas en ningún sentido, es decir, estos pueden *autoorganizarse*.

La *autoorganización* puede definirse como la aparición espontánea de nuevos comportamientos, propiedades o patrones espaciales y temporales de forma emergente, en sistemas alejados del equilibrio y descritos matemáticamente mediante ecuaciones no lineales, que surgen súbitamente de sus dinámicas internas y externas mediante bucles de retroalimentación (Capra 2009, Karsenti 2008). Además de autoorganizarse, al perdurar en el tiempo gracias a un flujo continuo de energía o materia, las estructuras disipativas mantienen su organización, aunque su composición molecular cambie constantemente, es decir, se comportan como estados metaestables (Sagan y Schneider 2009). Y un *estado metaestable*, como se introdujo previamente de la mano Bertalanffy y Wiener, al igual la llama que arde a expensas de oxígeno y combustible o el remolino que fluye por gravedad, más que un objeto, es un proceso dinámico que persiste en el tiempo. Otra característica fundamental del comportamiento de las estructuras disipativas es el desarrollo de unas dinámicas basadas en *puntos de bifurcación*, esto es, puntos críticos del espacio de parámetros para los cuales se da un cambio cualitativo en el comportamiento o características del sistema (Montero y Moran 1992). Tal como ocurría en la formación de las células de Bénard, ante ciertas circunstancias en su interacción, el sistema puede cambiar rápidamente su organización y adoptar nuevas soluciones finitas. Así, según el físico Fritjof Capra:

“... un punto de bifurcación constituye un umbral de estabilidad en el que la estructura disipativa puede o bien derrumbarse, o bien trascender a uno o varios nuevos estados de orden. Lo que suceda exactamente en este punto crítico dependerá de la historia previa del sistema...” (Capra 2009 p. 203).

Y debido a estas bifurcaciones:

“... mientras las estructuras disipativas reciben su energía del exterior, las inestabilidades y saltos a nuevas formas de organización son el resultado de fluctuaciones internas [aunque desencadenadas por agentes externos], amplificadas por bucles de alimentación positiva. Así, la amplificación de la retroalimentación, que había sido considerada como destructiva en cibernética, aparece como fuente de un nuevo orden y complejidad en la teoría de estructuras disipativas...” (Ibíd. p. 107).

La idea de los organismos desde un punto de vista termodinámico, como sistemas con organizaciones metaestables y autoorganizados a modo de estructuras disipativas, es realmente sugestivo y, de hecho, ha sido abordada de forma recurrente. Ya Kant, en 1790, definía al organismo como un “*propósito natural*” en el que cada parte es a la vez causa y efecto, fin y medio (Sagan y Schneider 2009); y “*debido a esto, [el organismo] será a la vez un ser autoorganizado y autoorganizador*” (Capra 2009, p. 42). Para Jeffrey Winker, esta idea del “*propósito natural*” de Kant captura la idea de “*autocatálisis informada*” y afirma:

“... Un <*propósito natural*> es un sistema autocatalítico informado, un sistema dotado de una organización interna de relaciones cinéticas capaz de mantenerse a base de poner recursos del entorno al servicio de su propia producción. El hecho de un organismo se comporte, conforme sus propios fines y medios, a través de su participación en un flujo disipativo de la naturaleza, sugiere una conexión profunda entre la autoorganización y la Segunda Ley...” (Citado en Sagan y Schneider 2009, p. 220).

Más recientemente, Dorion Sagan y Eric Schneider, en “*La Termodinámica de la Vida*” (2009), describen a los seres vivos como entidades organizadas a expensas de gradientes, que persisten canalizando los flujos de energía a través de sí mismos y de los ecosistemas. Estos últimos tienden, según Sagan y Schneider, a crecer en complejidad mediante las sucesiones ecológicas, alcanzando su punto más alto con la comunidad clímax. Para estos autores, las sucesiones ecológicas son procesos energéticos de despliegue, que generan estructuras y procesos para capturar gradientes disponibles y degradar la energía captada de la manera más eficiente y completa posible (Sagan y Schneider 2009). Para el propio Prigogine, el organismo humano, en términos termodinámicos, sería “*a giant fluctuation stabilized by exchanges of matter and energy*” (Corning 1995). Otros autores han relacionado el origen prebiótico de las células con la autoorganización en estructuras disipativas, en una transición de estados que dependería de procesos epigenéticos y autopoyéticos, donde el metabolismo y la emergencia jugarían, en contraste con las aproximaciones más citadas en la bibliografía, un papel más relevante que la replicación (Pulselli et al. 2009). Finalmente, algunos estudios indican que los componentes de la célula pueden autoorganizarse y exhibir patrones análogos a los de las reacciones de Belousov-Zhabotinsky, como en la organización de los microtúbulos, el oscilador CDK o los complejos actina-miosina II (Karsenti 2008). Un tema sobre el que se volverá más adelante.

En resumen, la termodinámica del no equilibrio brinda un enfoque y unas herramientas

que son adecuadas para el estudio de la vida, al establecer que la entropía total del sistema puede mantenerse e incluso decrecer a expensas de los flujos con el exterior, y que el acoplamiento de gradientes a través de la formación espontánea de estructuras disipativas lleva a la autoorganización de los sistemas abiertos. Una vez cumplida esta revisión desde el ámbito de la termodinámica de la vida, se considera interesante pasar a un enfoque más estructural que permitirá ir completando esta aproximación biológica a las ciencias de los sistemas y la complejidad.

2.4. Redes biológicas y el tapiz de lo viviente

Al describir sistemas mínimamente complejos, una de las características más patentes de los mismos es la estructuración en redes de sus componentes. La vida cotidiana lo ejemplifica continuamente: la sociedad, el comercio, la información, la enfermedad, etc. Todo nuestro mundo se basa en redes (Solé 2009). De hecho, el concepto de red es quizá la forma más descriptiva de la estructura sociotecnológica de los siglos XX y XXI. El desarrollo de las tecnologías de la información (muy especialmente Internet) y la globalización del comercio, la cultura y el transporte, han impuesto una realidad mundial profusamente conectada, en el que las personas, los alimentos, los objetos y la información fluyen constantemente de un lado para otro del globo. Sin embargo, el desarrollo de la teoría de redes en años recientes, y su consecuente aplicación a la biología y otras ciencias, ha venido a demostrar que estas pautas estructurales no son producto de un fenómeno meramente humano, sino que las redes son probablemente la arquitectura más común de los sistemas naturales (Capra 2009). Las redes sociales, Internet o las complejas rutas aéreas no son sino la expansión de una forma estructural ubicua en la naturaleza, que puede ser estudiada mediante la *teoría de redes*, y cuyas dinámicas y estructuras son, en muchos sentidos, isomorfas. En palabras del pionero Albert-László Barabási:

“... For decades, we tacitly assumed that the components of such complex systems as the cell, the society, or the Internet are randomly wired together. In the past decade, an avalanche of research has shown that many real networks, independent of their age, function, and scope, converge to similar architectures, a universality that allowed researchers from different disciplines to embrace network theory as a common paradigm...” (Barabási 2009).

Las redes o grafos son modelos matemáticos para describir la estructura de sistemas con elementos interactivos. Básicamente, una red está constituida por un número determi-

nado de *nodos* (elementos) y sus respectivos *nexos* (enlaces o relaciones), que actúan de manera integrada como un sistema descrito por distribuciones, propiedades y comportamientos característicos. Tal como resume Carter Butts:

“... Most network research is based on a representational formalism borrowed from graph theory. Researchers begin with a finite set of identifiable entities, which are represented via a vertex set. Each element of this set, commonly called a node, represents a single entity that potentially may take part in the relation under study. Relationships themselves are represented via edges, which conventionally are either unordered pairs of nodes (in which case the relation is said to be undirected) or ordered pairs of nodes (in which case the relation is said to be directed). The network is represented by a graph, which is defined as the set of nodes together with the set of pair wise relationships among them. . . For any given (possibly ordered) pair of such components, the relationship is dichotomous, either present or absent; although such a framework may seem so restrictive as to be useless, its typical purpose is to serve as an approximation to the structure of a more complex system, for purposes of studying a particular property (such as the diffusion of a disease in a community over a specific time scale)...” (Butts 2009).

Pero las redes son en sí mismas complejos difíciles de comprender y no están exentas de dificultades de estudio. Hay que tener en consideración que toda red es una modelización del sistema real y éstas presentan las siguientes complicaciones: 1) complejidad estructural, definida por la topología de la red; 2) evolución de la red, el diagrama de conexión puede cambiar en el tiempo; 3) diversidad de conexión, diferencias en peso y dirección de las relaciones; 4) complejidad dinámica, los nodos pueden tener varios estados alternativos; 5) diversidad de nodos, los nodos del sistema pueden ser de diferente naturaleza y nivel; y 6) metacomplejidad por efectos combinados de varios aspectos anteriores (Strogatz 2001). Pese a todo, la teoría de redes brinda un conjunto de herramientas de gran potencial, a través de modelos para la descripción de sistemas.

Los modelos más relevantes dentro de la teoría de redes, por su aproximación aplicada e histórica, se pueden resumir en los siguientes: las *redes aleatorias*, las *redes small-world* y las *redes scale free*. El modelo más sencillo, y con el que se inició el estudio de las redes, es el de las redes aleatorias (*“random”*), introducido en 1959 por Erdős y Renyi. En éstas, los elementos se unen de forma aleatoria, sin preferencias ni desequilibrios, y pueden ser construidas aplicando sobre una serie de nodos una probabilidad común de enlace. Al

número medio de enlaces que poseen los nodos se denomina grado y, en una red aleatoria donde la probabilidad de conexión entre dos nodos cualesquiera es la misma para todos los elementos y carece de un orden fijo, la distribución de grado describe una distribución de Poisson. Por otra parte, en las redes de Erdős-Renyi aparece un umbral de percolación, un número crítico de conexiones por debajo del cual el sistema se halla fragmentado en pequeños subgrafos y, al ser superado, se sucede una transición de fase espontánea y los subsistemas se unen en una gran red o componente gigante (Solé et al. 2003, Solé 2009). En las redes aleatorias, la distancia media de conexión entre dos nodos cualquiera (d) es típicamente corta, menor a seis grados de separación. Esto significa que el paso de cualquier señal (sea materia o información) de un nodo a otro de la red, pasa como media por seis nodos intermediarios, entre el emisor y el receptor. Sin embargo, aunque las redes aleatorias proporcionaban un buen punto de partida, no se ajustan los sistemas reales, que son típicamente ordenados (su distribución no es aleatoria) y cumplen con criterios y sesgos añadidos. En el extremo contrario, las estructuras ordenadas fijas, como son los cristales, pueden ser descritas mediante redes regulares (“regular”), redes homogéneas altamente ordenadas, pero con una distancia de separación muy superior a las de las redes aleatorias. Pero estas redes regulares tampoco son adecuadas para la descripción de la estructura de los sistemas naturales o reales, dado que los intercambios entre nodos distantes necesitan un número de pasos superior al de las redes aleatorias, lo cual es inconsistente con el comportamiento fluido de las redes reales. Los sistemas complejos, como la sociedad y la naturaleza, requerían de otros modelos de red para su estudio, que aunasen el orden y la flexibilidad.

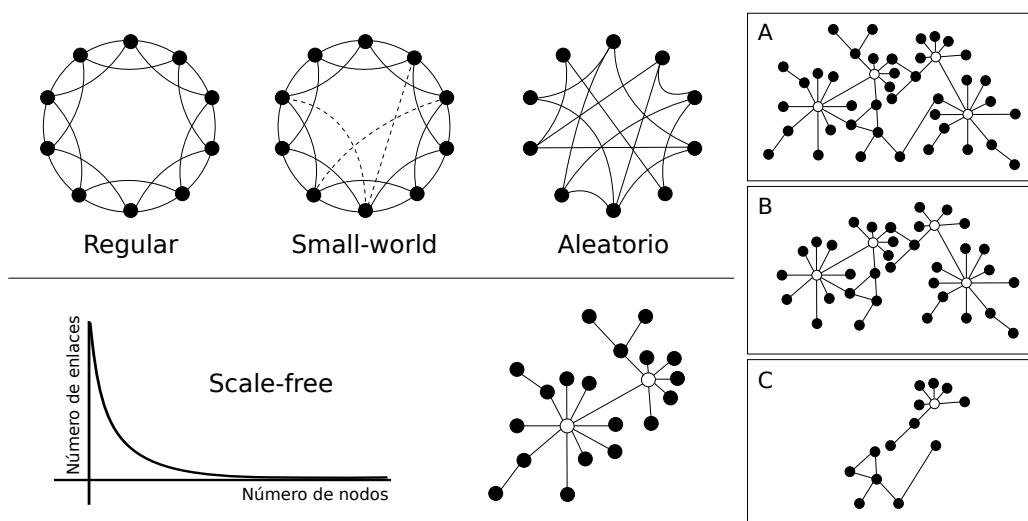
Watts y Strogatz, en 1998, a partir de las redes de Erdős-Renyi, definieron un tipo más complejo de red que denominaron en mundo pequeño o *small-world* (SW). Estas redes se caracterizan por combinar una estructura relativamente ordenada con una distancia media de conexión pequeña, similar a la de una red aleatoria. Esto es posible al construir una red ordenada en la que existen una serie de “atajos” o triangulaciones entre sus elementos. Así, en una red SW, un nodo cualquiera se sitúa a un pequeño número de pasos o intermediarios de cualquier otro de su misma red, o lo que es lo mismo, aunque la mayoría de sus nodos no son vecinos, estos están conectados por una distancia (d) pequeña. De esta forma, Watts y Strogatz definieron un criterio doble para determinar si una red estudiada puede considerarse SW: 1) la distancia media entre dos elementos debe ser similar a la que esperaríamos en una red aleatoria como la de Erdős-Renyi; y 2) la frecuencia de triángulos debe ser mayor que la que esperaríamos de la misma red aleatoria (Solé 2009). Otras características importantes de las redes SW son la propagación eficiente de la información debida a su estructura (Solé et al. 2003) y la presencia de un elevado índice de agrupamiento o *clustering* (Solé et al. 2003, Strogatz 2001), propiedades que son frecuentes en muchas redes tecnológicas y naturales. De hecho, este modelo SW ha sido

especialmente exitoso para la descripción de diversos sistemas reales, en campos que van desde la neurobiología a la epidemiología, pasando por las redes ecológicas (Solé 2009, Strogatz 2001).

Por otro lado, Albert-László Barabási, en 1999, definió otro interesante modelo en función de la distribución de grado, las redes libres de escala o *scale-free* (SF). Las redes SF representan una distribución de ley potencial, en la que las relaciones no son equitativas sino repartidas de forma muy asimétrica en el sistema, esto es, unos pocos nodos se reparten la mayoría de las interacciones (están altamente conectados) y reciben el nombre de *hubs* (conectores). Esta asimetría confiere a la estructura una jerarquización de las interacciones. La construcción de redes SF es posible mediante la adición no equitativa de nodos al sistema, es decir, los nuevos elementos del sistema se unen preferencialmente a aquellos que ya están más poblados. Esta distribución de las conexiones confiere a la red de una gran resistencia frente a perturbaciones que ocasionan la pérdida de nodos al condensar en cierta medida las conexiones, si bien la desaparición o variación de los nodos más poblados puede comprometer la viabilidad del sistema. Este modelo se ajusta bien a fenómenos muy diversos, con relativa independencia de su función, naturaleza o escala, como son el número de visitas a páginas web en internet, los puntos estratégicos de comercio internacional, las relaciones de colaboración entre investigadores, el promedio de relaciones sexuales por persona en una población e incluso en casos anecdóticos como es la frecuencia de aparición en las películas de cine de determinadas estrellas de Hollywood (Strogatz 2001, Solé 2009). Ambos tipos de redes, SF y SW (figura 2.2), han resultado herramientas muy potentes para el desarrollo de la biología de sistemas. Concretamente, la teoría de redes ha sido aplicada sobre tres campos fundamentales en biología: redes ecológicas, las redes celulares y las redes neuronales. A continuación se revisarán las dos primeras aproximaciones, sin entrar en más detalle sobre las redes neuronales debido a que, pese a su interés general, éstas son de una relevancia secundaria para los planteamientos evolutivos que se pretenden abarcar en esta tesis.

En primer lugar, las redes ecológicas toman como sujeto de estudio las relaciones entre las especies de un ecosistema o, más bien, de un subconjunto del mismo definido por una actividad en común que especifican los nexos. De esta forma, se distinguen fundamentalmente tres tipos de redes ecológicas: redes tróficas, redes parasíticas y redes mutualistas (Ings et al. 2009).

Las redes ecológicas más comúnmente estudiadas son las redes de relaciones tróficas (*foodwebs*), que, en una expansión del concepto clásico de cadena trófica, se centran en las relaciones alimenticias entre especies, particularmente entre *predadores-presas* y



► **Figura 2.2:** Tipos de red: del orden al desorden pasando por un mundo pequeño. Las redes en *small-world* pueden construirse mediante la conexión entre nodos distantes a modo de “atajos” o triangulaciones de una red ordenada. La distribución *scale-free* sigue una ley potencial debido que los conectores o *hubs* (en blanco) son una parte minoritaria de la red que está más profusamente poblada (inferior). Derecha: la robustez de las redes en *scale-free* es alta para la pérdida general de nodos (B), pero es muy sensible para los conectores (C). (Basado en Solé 2009).

productores-consumidores. A diferencia de las cadenas lineales clásicas, las redes tróficas establecen que cada nodo está profusamente conectado con el resto, exhibiendo dinámicas no lineales y apareciendo bucles de retroalimentación. El generalismo (especies con muchos enlaces tróficos) y la redundancia (especies con interacciones y funciones equivalentes) parecen ser la norma de muchas redes tróficas (Ings 2009, Solé et al. 2003). Además, estudios comparativos sobre varios sistemas ecológicos indican que las redes tróficas se comportan como redes SW, con alto *clustering* y una distancia media muy corta entre especies, cercana a los dos grados de separación. También presentan distribuciones de enlace en ley potencial, sugiriendo que estas comunidades están organizadas de forma no aleatoria y la estructura trófica influye en el desarrollo de algunas funciones del ecosistema (como es la captura de nutrientes, la productividad y el reciclado de materia), así como en la propagación de perturbaciones a través del sistema (Montoya y Solé 2002, Solé et al. 2003, Solé 2009). Por otra parte, algunas de las propiedades de las redes tróficas parecen surgir de forma emergente de la estructura reticular del sistema, más que de las características de las especies que lo componen. Por ejemplo, algunos experimentos de campo sugieren que el establecimiento de las nuevas especies en un ecosistema está relacionado con el orden de llegada de las mismas, siendo la contingencia, más que la competencia, la que podría modelar la composición del ecosistema (Solé et al.

2003). Del mismo modo, al menos en algunas redes altamente pobladas, la competencia puede tener un peso específico sobre la composición de especies mucho menor del teóricamente esperado, al evadirse el principio de exclusión competitiva -que establece que la competencia entre dos especies con un mismo nicho ecológico acabaría por desbancar a la de menor eficiencia biológica o *fitness*- debido a la estructura de la red y sus efectos de retroalimentación (Brose 2008).

Respecto a las redes parasíticas, éstas pueden considerarse como un caso más específico de las redes tróficas en las que las especies que actúan como nodos son definidas como parásitos, patógenos o parasitoides, y sus respectivos huéspedes. A parte de la inversión entre número de depredadores y presas, las redes de tipo parasítico ofrecen algunas conclusiones interesantes. Por ejemplo, la alta especificidad entre el par *parásito-huésped*, predicha por la bibliografía clásica sobre coevolución, dista de ser generalizable, dado que la especificidad varía en gran medida según el sistema estudiado (Ings 2009, Van Veen et al. 2008). De hecho, los cruces de interacciones entre los consumidores (predadores, patógenos y parasitoides) comunes a varias especies huésped da lugar a dinámicas ecológicas no lineales, donde el tamaño poblacional de una de estas especies consumidoras puede provocar cambios en las otras a través de cambios en la dinámica de sus presas (Van Veen et al. 2008).

Por otra parte, en las redes mutualistas se representan las relaciones de polinización y dispersión de semillas que se dan entre especies animales polinizadoras/dispersoras y las plantas que visitan, así como redes de protección entre hormigas y plantas (Ings et al. 2009). Las redes mutualistas presentan marcadas propiedades de SW, con alta modularidad (Ibíd.) Además, son heterogéneas (un gran número de especies interactúan con unas pocas especies que a su vez tienen un gran número de enlaces), anidadas (donde los especialistas interactúan recíprocamente con un subconjunto de las especies generalistas que a su vez interactúan entre ellas) y están constituidas por enlaces débiles y asimétricos (Bascompte 2009). De hecho, estudios longitudinales demuestran que, en las redes de polinización, los conjuntos de interacciones planta-insecto son laxas y pueden variar y adaptarse en el tiempo, tanto en la conexión entre especies como en su intensidad, si bien se mantienen constantes ciertos valores como la conectividad y el anidamiento (Petanidou et al. 2008). Cabe incidir en que esta flexibilidad trófica y temporal no es exclusiva de las redes mutualistas, ya que se uniría a la de aquellas redes de predadores y parásitos con sus presas que exhiben un comportamiento similar (Van Veen et al. 2008). Finalmente, es interesante considerar en este punto que estas redes ecológicas, pese a su trascendencia, sólo suponen una aproximación parcial a la complejidad real de los ecosistemas. Una aproximación más completa debería incluir tanto la superposición de

las redes citadas como potenciar el de estudio imbricado de muchas otras interacciones, como, por ejemplo, las existentes entre plantas y micorrizas, simbioses en general, ciclos de reciclado de materia y energía, y toda una plétora de relaciones microbianas (Ings et al. 2009, Whithfield 2007, Bonkowski 2004). Aunque la metodología de redes no ha sido aplicada con tanta profundidad como en los casos anteriores, estas relaciones en red no son nada despreciables para el funcionamiento del ecosistema, ni para su comprensión. Por ejemplo, las micorrizas constituyen lo que Gilbert y Epel denominan la “*wood wide web*”, una red que conecta a través del suelo a las plantas de la comunidad. Mediante los micelios de los hongos simbioses de las mismas, permitiendo un eficiente intercambio de nutrientes y mejorando la germinación de las semillas (Whithfield 2007, Gilbert y Epel 2009). Las mismas plantas que aparentemente compiten sobre la superficie, cooperan bajo el suelo y se fusionan en una entidad reticular que es imprescindible para su funcionamiento. Incluso al nivel de los ciclos geoquímicos, aparecen interacciones complejas en las que intervienen agentes biológicos, como son los virus en la formación de las nubes o las bacterias en la nucleación de la nieve (Christner et al. 2008, Fuhrman 1999).

De esta forma, el estudio de las redes ecológicas demuestra que las relaciones entre las especies son no lineales y variables en el tiempo, e invalidan en cierta medida las asunciones clásicas sobre la competencia, la resistencia ecológica y el adaptacionismo generalizado. Más concretamente, las redes ecológicas han desafiado el concepto de coevolución específica, sugiriendo una fuerte sobrestimación del mismo en los estudios clásicos de evolución, al demostrar que las interacciones entre especies (incluso entre aquellos pares que se consideran estrechamente ligados como polinizadores y polinizados) son, por un lado, laxas y flexibles, y, por el otro, no lineales y conectan en cierto modo a todas las especies del ecosistema (Bascompte 2009, Petanidou 2008, Thompson 2006, Barabási 2009). Por tanto, en lo que a las redes ecológicas respecta, la adaptación no es un fenómeno de la especie (o del par de especies en el sentido clásico de la coevolución) sino de la comunidad, del ecosistema.

La otra gran incursión de la teoría de redes en las ciencias biológicas es la llevada a cabo a través de la estructuración de los sistemas de información celular (genes, proteínas y biomoléculas en general) que puede denominarse de una forma genérica como redes celulares. Aquí se incluyen las redes metabólicas (Wagner 2003, Freilich et al. 2009, Wagner y Fell 2001), así como interactomas de proteínas (Cusick et al. 2005, Stumpf et al. 2008), y, especialmente, redes de regulación genética o GRN (Davidson 2010, McDougall y Degnan 2011, Feschotte 2008ab, Davidson y Erwin 2006). Los estudios basados en estas redes han tenido una expansión desorbitada a partir del éxito de las nuevas herramientas de secuenciación de genomas y otras técnicas modernas de la biología molecular, las

cuales, por un lado, aportan una gran cantidad de información sobre la composición estructural y bioquímica del organismo, pero, por otro, no describen el comportamiento de los mismos. El desarrollo de la nueva genética y de la biología de sistemas ha sido de gran relevancia en muchos aspectos, pero quizá uno de los más fundamentales es el cambio de perspectiva sobre la linealidad de la expresión genética y el reconocimiento de patrones complejos de información biológica. Porque, en gran medida, la biología ha realizado un salto conceptual al pasar a considerar la información biológica bajo una perspectiva sistémica, dinámica, interconectada y basada en una estructura reticular, en la que la descripción aislada de los elementos es insuficiente para predecir el comportamiento final del organismo. Como acertadamente explican Jablonka y Lamb:

“... The popular conception of the gene as a simple causal agent is not valid. . . The geneticists themselves now think and talk (most of the time) in terms of genetic networks composed of tens or hundreds of genes and gene products, which interacts with each other and together affect the development of a particular trait. They recognize that whether a trait (a sexual preference, for example) develops does not depend, in the majority of cases, on a difference in a single gene. It involves interactions among many genes, many proteins and other types of molecule, and the environment in which an individual develops [...] However, the new ideas about genes and genomes have had only a very limited impact in the context of evolutionary thinking...” (Jablonka y Lamb 2005, p. 6).

Por lo tanto, las redes celulares sugieren que el gen, en su definición convencional, no puede considerarse como una unidad atomizada de información biológica, sino que la información genética se estructura en redes complejas que presentan dinámicas no lineales, sujetas a un contexto global bioquímico y ambiental. Y, de nuevo, cabe resaltar que este escenario incluye no sólo las GRN como representaciones de las relaciones de regulación y expresión que se dan entre secuencias genéticas, sino que el panorama real debe ser forzosamente aún más complejo al incluir las interacciones entre proteínas, moléculas de RNA, señales de transcripción, enzimas metabólicas, etc. (Roy et al. 2010). En general, las redes celulares presentan unas topologías en SF, propiedades de SW, conexiones dinámicas en el tiempo y tejido de expresión, distribuciones en ley potencial, y exhiben características como redundancia, modularidad y degeneración, que las convierten en redes excepcionalmente robustas ante el fallo discreto de sus componentes (Solé et al. 2003, Kitano 2004, Solé 2009, McDougall y Degnan 2011, Wagner 2003). La estructura en red SF implica una distribución no equitativa y no aleatoria de las conexiones que es consistente con las evidencias evolutivas sobre la duplicación y nueva conexión (*re-wiring*) de elementos genéticos, y se debería a una unión preferencial de los nuevos nodos sobre los

antiguos y profusamente conectados (Solé et al. 2003, Solé 2009). Además, por lo menos en lo que se refiere a las GRN, la estructura de las redes parece ser consecuente a procesos de autoorganización, es decir, se ha conformado con independencia a cualquier tipo de selección, al surgir de forma espontánea principios de modularidad bajo un escenario evolutivo dirigido por la duplicación y la conexión preferencial de nuevos elementos (Solé y Valverde 2008, Solé 2009).

Siguiendo con la evolución de las GRN, la paradoja impuesta por la alta robustez del sistema (discutida más adelante) implica que estas redes son, por un lado, resistentes al cambio discreto de los componentes, pero por otra parte deben mantener cierto tipo de flexibilidad o capacidad de evolución como conjunto. Esta cuestión ha sido abordada por varios investigadores con aproximaciones diferentes. Para Ciliberti y colaboradores, la robustez sobre las mutaciones puede enmascarar la innovación a corto plazo, pero concluyen que las redes genéticas deberían de presentar una estructura poco condensada, de relaciones más laxas, que permitiera la evolución a largo plazo del sistema (Ciliberti et al. 2007). De forma empírica, estudios comparativos sobre las redes de regulación transcripcional en las especies de levadura *Saccharomizes cerevisiae* y *S. albicans*, indican que, si bien las maquinarias metabólicas están altamente conservadas, existe cierta plasticidad en cuanto a la estructura de la red y las conexiones entre sus elementos (Lavoie et al. 2010). Sin embargo, esta plasticidad de las GRN no tiene porqué ser indicativa sobre la capacidad de evolución de los organismos, ya que, por el contrario, las redes pueden variar de manera no lineal y de forma neutra (Lenski et al. 2006). Es decir, sus funciones se mantienen inalteradas aunque la estructura o los componentes hayan cambiado, añadiendo un nuevo nivel de robustez frente al cambio orgánico. Por otra parte, algunos autores consideran que la evolución de las GRN es debida, en gran medida, a la transposición de elementos móviles y a la integración retrovirus, que, al copiarse selectivamente a distintos puntos del genoma, confieren de nuevas secuencias reguladoras comunes a muchos genes preexistentes y crean nuevos elementos genéticos funcionales relacionados entre sí, por lo que tienen la capacidad de remodelar la estructura de la red al crear y modificar los enlaces y los nodos (Feschotte 2008ab, Zeh et al. 2009). Por último, Davidson y Erwin sugieren que la evolución de las GRN no ocurre de forma homogénea sobre los nodos, ni se expresa en los fenotipos como variaciones ligeras que conducen irremediamente al cambio gradual, sino que, debido a la distribución de la red y a los roles específicos de sus componentes, los elementos genéticos pueden ser separados en clases de jerarquía de control decreciente que modulan los tiempos de evolución: *kernels*, *plug-ins*, *switchers*¹ y baterías de genes superficiales. Según estos autores, la modificación sobre un elemento de las redes produce un efecto fenotípico cuya magnitud depende de la clase jerárqui-

¹Términos utilizados en informática, cuya traducción más habitual sería “núcleos”, “complementos” e “interruptores” respectivamente.

ca a la que pertenece. Las modificaciones sobre *kernels*, *plug-ins* y *switchers* provocarían entonces cambios discretos de tipo saltacionista, afectando de forma abrupta a los caracteres propios del filo, la clase o el orden, mientras que las mutaciones que afectan a las baterías de genes superficiales serían responsables de cambios fenotípicos más ligeros y conservadores, implicados en fenómenos microevolutivos (Davidson y Erwin 2006). Esta es una hipótesis interesante que rescata el saltacionismo genético desde la perspectiva de las GRN.

En resumen, las teoría de redes ofrece una aproximación muy potente al estudio de la vida, que ha sido desarrollada con gran éxito en años recientes desde diferentes ámbitos y niveles de análisis, del molecular al ecosistémico. De forma destacable, estas redes biológicas presentan unos patrones y propiedades isomorfas entre sí, que derivan de los modelos SW y SF, y que están implicadas en la evolución orgánica de forma directa e indirecta. En este sentido, el impacto de la teoría de redes bajo la biología de sistemas ha sido enorme, permitiendo reconsiderar el mundo orgánico bajo nuevos paradigmas metodológicos y nuevas metáforas iconográficas que, como se expone en capítulos siguientes, llegan hasta las representaciones filogenéticas. A este punto, la asociación entre redes y sistemas biológicos es tan estrecha que, como afirma Fritjof Capra, “*si vemos vida, vemos redes*” (Capra 2009, p. 100). Y si esta afirmación es válida, como parece indicar lo anteriormente expuesto, se considera acertado afirmar que las redes constituyen la estructura fundamental de las organizaciones biológicas. Sin embargo, esta afirmación, que en sí misma no es un atrevimiento, lleva de lleno a una cuestión aún más esencial, porque, ¿qué es exactamente una organización biológica? ¿cómo se constituye, crece y evoluciona en el tiempo?

2.5. De orden y caos: atractores, robustez y autoorganización

El concepto de organización es, al parecer, tan básico y fundamental como difuso dentro de la biología. Aunque no existe una definición precisa entre los biólogos, en general, se admite que la organización debe ser, en cierto modo, aquello que da identidad a los organismos y las especies a partir de la puesta en funcionamiento de sus componentes. Aparentemente, al considerar la organización nos encontramos ante uno de esos términos que proliferan en la bibliografía sin una definición consensuada ni precisa. Sin embargo, no parece que sea operativo continuar con el uso de categorías mal definidas y, por lo tanto, se considera interesante en este punto plantear claramente de qué se quiere hablar (al menos en este texto) al referirse a la organización biológica, para seguidamente exponer cómo ésta puede constituirse y evolucionar en función a propiedades intrínsecas.

A partir de este punto se utilizará la siguiente definición sistémica de *organización biológica*, que ha sido elaborada a partir de la presentada por Ángel Sarabia (1995) para los sistemas en general:

Una **organización biológica** será la suma de una *estructura* y sus *funciones*, conectadas y ordenadas en un *programa temporal*. La estructura es una descripción topológica de los componentes y las conexiones del sistema, y esta estructura cobra significado frente a una serie de funciones que se desarrollan secuencialmente en el tiempo. Entonces el sistema se convierte en una entidad reconocible y característica para el observador (el cual está implícito en la percepción del sistema), esto es, está organizado. No obstante, es necesario aclarar que estructura, función y programa, son en última instancia un todo autorreferenciado e interconectado².

El concepto de *autoorganización* hace referencia a aquellos fenómenos en los que la organización de los sistemas (en este caso, biológicos), y su comportamiento, no es el producto directo de una serie de instrucciones previamente codificadas al detalle o definidas por los componentes del mismo de una manera determinista, sino que, en mayor o menor medida, estos son propiedades emergentes que surgen espontáneamente de las interacciones del sistema. Esto supone una confrontación directa con algunas de las asunciones clásicas de la biología, que, siguiendo los principios cartesianos, presuponen que el organismo puede ser descrito a partir de sus componentes más elementales. Si bien el conflicto entre autoorganización y determinismo abarca todos los niveles de la biología, es en el ámbito genético donde es más evidente, especialmente al entrar dentro del conservador panorama evolucionista. Por ejemplo, John Maynard Smith presenta la autoorganización de la siguiente manera:

“... Cuando mi impresora de tinta imprime una página de mi manuscrito, la estructura de la página es la respuesta a un flujo de impulsos eléctricos del ordenador. A cada punto del papel le corresponde un determinado impulso eléctrico: al cambiar un impulso se cambia un punto. En otras palabras, la estructura del papel depende de la preexistencia de instrucciones codificadas. Cuando los genetistas dicen que el desarrollo está genéticamente programado, a esto se refieren;

²Se volverá sobre este punto, con mayor detalle, en el capítulo quinto, que sin duda es el lugar natural para el desarrollo de esta y otras propuestas personales. Sin embargo se ha considerado importante esta pequeña inclusión para seguir revisando, con un mínimo de claridad ontológica en los términos, las propiedades de los sistemas biológicos y su organización, especialmente la robustez y la autoorganización.

cuando otros dicen que el desarrollo se autoorganiza, esto es lo que niegan...”
(Maynard Smith 2000, p. 39).

Esta explicación, aunque muy conveniente para la síntesis moderna que él mismo ayudó a desarrollar, no sería consistente con la realidad biológica actual. Primero, porque la analogía entre la impresora y el organismo, es, cuanto menos, inadecuada, por no decir absolutamente errónea, en virtud de la complejidad que exhiben los sistemas biológicos frente a la simplicidad y linealidad de la máquina. Segundo, porque el concepto de autoorganización no se limita al desarrollo ontogénico, sino que se espera que surja a cualquier nivel de organización compleja. Y tercero, porque actualmente el acúmulo de datos en favor de la importancia de los procesos de autoorganización biológica y del indeterminismo genético inclinan la balanza a favor de la biología de sistemas.

Según se expuso en apartados anteriores, los principios generales de la autoorganización aparecen en las estructuras disipativas como el resultado del acoplamiento de gradientes termodinámicos en sistemas abiertos alejados del equilibrio, y, por lo tanto, su existencia en los organismos es coherente con la termodinámica del no equilibrio. Igualmente, se ha desarrollado la idea de que la estructura de los sistemas biológicos en forma de redes complejas es, en gran medida, producto de las interacciones que se dan entre sus componentes y de las propiedades emergentes (como, por ejemplo, la unión preferencial de los nuevos nodos), pudiendo considerarse como un fenómeno de autoorganización (Bornholdt 2001, Greenfield et al. 2009, Solé y Valverde 2008). Pero, por supuesto, el concepto de autoorganización biológica abarca mucho más que lo referente a las redes complejas. Por ejemplo, los bancos de peces, las bandadas de aves, los biofilms bacterianos, y, plausiblemente, la mente humana son ejemplos típicos de fenómenos biológicos autoorganizados (Coffey 1998). También se encuentran ejemplos de autoorganización al nivel intracelular, donde microtúbulos y complejos de *actina-miosina* se autoorganizan en estructuras complejas para formar el citoesqueleto. Diversas formas topológicas, que incluyen anillos, estrellas, vórtices y solapamientos antiparalelos (Karsenti 2008), surgen del comportamiento colectivo de fibras y motores enzimáticos, produciendo dinámicas oscilatorias análogas a las reacciones de Belousov-Zhabotinsky (Ibíd.). Del mismo modo, las enzimas *quinasas dependientes de ciclinas* (CDK) del ciclo celular se autoorganizan en ciclos oscilatorios del tipo Belousov-Zhabotinsky, donde la ciclina se dispara en bucles retroalimentación positiva y negativa en función a puntos de bifurcación entre los dos estados estables alternativos (Ibíd.). Esto hace del oscilador CDK un verdadero patrón autoorganizado temporal autónomo que, en conjunto con los elementos del citoesqueleto, controla el ciclo celular y las divisiones mitóticas. También el complejo de Golgi parece estar sujeto a fenómenos de autoorganización a partir del tránsito del retículo endoplas-

mático, sugiriendo, una vez más, que este es un fenómeno común a la organización de las estructuras celulares (Misteli 2001).

Inciendo en el tema, también se han encontrado principios de autoorganización en el sistema quimiotáctico de la membrana plasmática de *Escherichia coli*, el cual presenta una estructura en red no aleatoria de proteínas quimiorreceptoras, que se disponen autoorganizadas en un patrón ordenado a través de las interacciones entre los distintos receptores (Greenfield et al. 2009). También la asociación que se da entre distintas células para dar lugar a colonias, biofilms y tapetes bacterianos, es un proceso de autoorganización extremadamente común, donde el resultado es consecuente a las interacciones que se dan entre sus componentes. De hecho, las bacterias desarrollan complejos patrones coloniales por medio de mecanismos de comunicación, como son el *quorum-sensing*, la señalización quimiotáctica y el intercambio de información genética (Ben-Jacob 2008, Shapiro 2007), que pueden dar lugar a otras propiedades emergentes, como comportamiento colectivo y memoria a antibióticos (Ben-Jacob et al. 2004). Además, en algunos biofilms se producen principios de morfogénesis mediante muerte celular programada de células en zonas concretas del biofilm (por medio de la regulación específica de profagos integrados), lo que puede entenderse como una decisión emergente y colectiva (Webb et al. 2003). Finalmente, en el desarrollo y la organogénesis de los animales, las pautas de autoorganización han sido propuestas de forma recurrente para procesos tan dispares como son la formación del mesodermo (Green et al. 2004) y del epitelio salivar (Wei et al. 2007), la diferenciación de los ejes embrionarios (Meinhardt 2001) o, incluso, la orientación de los pelos (Wang et al. 2006). Por lo tanto, todas estas evidencias parecen apuntar hacia la universalidad de la autoorganización dentro de las células y los organismos. Además, es posible encontrar pautas similares en fenómenos de carácter poblacional y ecosistémico, como en la emergencia de los comportamientos colectivos complejos de los insectos eusociales (Sendova-Franks y Franks 1999, Visscher 2003), o en las dinámicas no lineales de los ecosistemas (Levin 1998, Solé et al. 2003), etc. Por lo tanto, en vistas a lo expuesto, la autoorganización parece ser ubicua en la naturaleza y se plantea como una propiedad legítima de los sistemas biológicos.

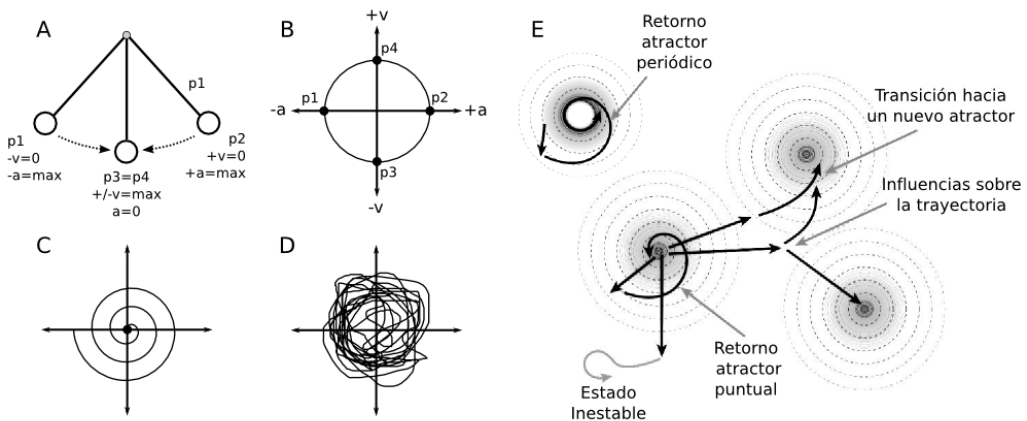
Otra propiedad que se considera fundamental en la organización de los sistemas biológicos es la *robustez*. La robustez biológica hace referencia a una serie de mecanismos y fenómenos emergentes que dificultan que el sistema cambie y/o se colapse fácilmente ante las perturbaciones internas o externas al mismo, facilitando la conservación de estados estables. Los mecanismos implicados en la robustez pueden ser resumidos en los siguientes cinco puntos: 1) sistemas de control por retroalimentación; 2) redundancia y degeneración de los componentes; 3) modularidad; 4) procesos de acoplamiento y neu-

tralización; y 5) estructuración en redes complejas (Kitano 2002, Kitano 2004, Petchey et al. 2004, Srinivasan et al. 2007, Solé et al. 2003). En primer lugar, los bucles de retroalimentación negativa y positiva se encargan de estabilizar las perturbaciones a través de mecanismos de control, amplificación y homeostasis. La redundancia (es decir, elementos repetidos o con misma función dentro de las redes) y la degeneración (la capacidad elementos de asumir roles alternativos) hacen de mecanismo a prueba de fallos y permiten que el sistema mantenga sus funciones aunque algunos componentes decaigan o se colapsen. La modularidad, al compartimentar y regionalizar el sistema, produce un efecto aislante ante el colapso general. Los procesos de acoplamiento y neutralización reparan, tamponan o asimilan los cambios discretos, evitando su repercusión sobre el fenotipo. Finalmente, la estructuración general en torno a redes complejas, según lo expuesto, supone un añadido a la robustez general del organismo, dado que recogen algunas de las propiedades anteriores y establecen distribuciones desequilibradas (ley potencial) que reducen las probabilidades de colapso a los nodos clave (*hubs*).

De nuevo, la robustez aparece de forma generalizada en los sistemas biológicos, desde la escala bioquímica hasta la ecosistémica (Lenski et al. 2006). A un nivel genético, la redundancia, la modularidad y la degeneración son propiedades generales de las GRN, que aportan robustez al sistema al prevenir el colapso del mismo ante el fallo discreto de sus componentes (Solé et al. 2003, Kitano 2004, Solé 2009). Además, los organismos cuentan con sistemas de reparación y tamponadores mutacionales (como es la chaperonina HSP90) que tienden a acoplar las mutaciones y a enmascarar la variación genética (Kitano 2003, Gilbert y Epel 2009, Queitsch et al. 2002). Por otra parte, la presencia de genes homólogos y módulos genéticos con funciones solapadas permite la subsanación de fallos mediante degeneración y redundancia, como ocurriría, por ejemplo, con la delección del gen *Clb6* de levadura (*C. cerevisiae*), cuya función deficiente es asistida por su homólogo *Clb5* (Kitano 2004). En consecuencia, los mecanismos de robustez tienden a suplir las mutaciones. Por ejemplo, según indica un estudio sobre delecciones específicas del genoma del mismo organismo, con más de 500 *loci* investigados, menos de la mitad de los fenotipos obtenidos mostraban algún defecto de crecimiento cuantitativo, tanto en un medio mínimo como enriquecido (Edelman y Gally 2001). En la misma línea, no deja de ser sorprendente que, incluso en organismos mucho más complejos como los ratones de laboratorio (*Mus musculus*), más del 30 % de los animales *knock-out*, manipulados para experimentación, son plenamente viables y no presentan ningún defecto evidente, a pesar de la inactivación de secuencias codificantes de proteínas en principio fundamentales, como son la *mioglobina*, *tenascina C*, *vimentina*, *gelsolina* y una subunidad de *neurofilamento* (Ibíd.).

Además de la degeneración de genes homólogos, la existencia de secuencias de regulación transcripcional redundantes contribuye a la robustez fenotípica ante las perturbaciones genéticas y ambientales durante el desarrollo de los animales (Frankel et al. 2010). De hecho, el desarrollo embrionario en sí mismo es un proceso extremadamente robusto. En la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*), por ejemplo, es bien conocido que las proteínas *Bicoid* y *Hunchback* establecen el eje anteroposterior del embrión mediante precisos gradientes de difusión. Más concretamente, *Bicoid* actúa como factor de transcripción de *Hunchback*, y la concentración de este último induce la diferenciación en cabeza, tórax o abdomen. Sin embargo, aunque el gradiente de *Bicoid* sea alterado experimentalmente por la temperatura del ambiente, el fenotipo resultante es normal, y la expresión de *Hunchback* sería tamponada por la compleja interacción de los componentes del programa de desarrollo (Gilbert y Epel 2009). Igualmente, el desarrollo de la polaridad segmental de este organismo es altamente robusto ante las variaciones iniciales y en las tasas de interacción de sus morfógenos (*wingless* y *engrailed*), siguiendo un bucle de retroalimentación positiva que permite que dicho desarrollo sea normal en condiciones variables (Kitano 2004). En el nematodo *Caenorhabditis elegans* también se ha observado experimentalmente la robustez del desarrollo embrionario. En este caso, la formación de la vulva puede originarse a partir de diferentes precursores celulares bajo estrés nutricional, indicando una redundancia funcional para este carácter. Además, tres sistemas de señalización inducen la diferenciación de las células de la vulva; no obstante, si falla uno, los otros dos persisten y llevan a término la morfogénesis (Gilbert y Epel 2009). En general, las fases tempranas del desarrollo animal parecen ser extremadamente robustas ante las perturbaciones “normales” del medio, que incluyen exposición a radiación, compuestos tóxicos, radicales libres y fuerzas físicas; permitiendo que los organismos lleguen a buen término aun en situaciones desfavorables. Algo fundamental para todos los animales, aunque, muy especialmente, para aquellos cuyos embriones se desarrollan sin protección parental de ningún tipo (“*orphan embryos*”) (Ibíd.).

Por último, la robustez biológica aparece no sólo en los niveles más elementales de la organización biológica –bioquímico, genético y ontogénico– sino que estaría presente a múltiples escalas, que incluyen, entre otras, la rutas metabólicas paralelas, la redundancia de orgánulos y células, la degeneración de anticuerpos en la respuesta inmune, la plasticidad sináptica neuronal y las rutas de señalización intra e intercelular convergente (Edelman y Gally 2001). En el extremo contrario, algunos estudios sobre la respuesta de las redes tróficas a las perturbaciones y a la extinción, aportan evidencias sobre la robustez de los ecosistemas en función de sus propiedades en red, como son la distribución libre de escala de las interacciones y la redundancia. Los ecosistemas son relativamente resistentes al colapso y la extinción, aunque la pérdida de ciertas especies clave altamente conectadas puede desencadenar extinciones en cadena y comprometer a la estructura



- **Figura 2.3:** Tipos de atractores y comportamiento. En un péndulo en una situación ideal sin rozamiento, éste describe una trayectoria periódica estable con tres puntos invariables definidos por la velocidad y el ángulo en las dos direcciones posibles: positivo y negativo (A). Al representar las soluciones posibles (trayectoria) en un espacio fase bidimensional, se genera una elipse donde los puntos invariables cortan los ejes. Esta elipse se repite cíclicamente y es un atractor periódico para el sistema (B). Para el mismo péndulo ahora con rozamiento, la energía del sistema se disipa y finalmente se para en su punto más bajo, el cual es un atractor puntual (C). Además de los atractores periódicos (B) y puntuales (C), existen atractores con un comportamiento complejo y difícil de predecir: los atractores extraños (D). A la derecha, comportamiento general de los atractores ante la perturbación y el cambio, donde la zona coloreada representa la cuenca de atracción (Modificado de Kitano 2004).

general de la red (Srinivasan et al 2007). En estos casos, tanto la estructura original de la red como el nivel trófico del que se eliminan las especies son determinantes en la respuesta global del sistema (Petchey et al. 2004, Srinivasan et al. 2007, Solé et al. 2003).

En resumen, las propiedades fundamentales de robustez y autoorganización conducen a que los sistemas biológicos adopten y mantengan *estados estables de organización*. Utilizando herramientas de representación importadas de las matemáticas de sistemas no lineales, los estados del sistema y su organización pueden ser idealizados como atractores dentro de un espacio fase multidimensional (Kitano 2004). En estos *espacios fase* se representan las soluciones para unas dimensiones o variables determinadas. En el ejemplo sencillo de un péndulo sin fricción (figura 2.3 A-B), en el espacio fase en función de la velocidad-altura, el sistema describe una trayectoria en anillo, donde los puntos invariables son descritos por los máximos y mínimos de ambas variables. El espacio fase contiene todos los estados posibles del sistema para estas variables y describe su comportamiento. Pero si se considera la fricción, el péndulo ya no oscilará indefinidamente, sino que perderá progresivamente energía y la trayectoria se acortará hasta detenerse en su

punto más bajo. En esta situación, el espacio fase representa una espiral que parte del punto de mayor energía del sistema hasta el punto más bajo, hacia el cual el sistema es atraído (figura 2.3 C). Este punto del espacio fase es un *atractor*, un estado estable al que el sistema se dirige en cuanto adopta cualquiera de los estados transitorios de su área de influencia o *cuenca de atracción*. Como la canica que rueda en un cuenco, o la piedra que rueda colina abajo, el sistema se precipita por la cuenca de atracción hasta alcanzar el estado estable del atractor. Pero es más, un atractor es típicamente robusto, ya que si el sistema es perturbado, y se aleja relativamente del mismo, se situará de nuevo en la cuenca de atracción y volverá al atractor original.

El ejemplo del péndulo muestra un tipo de atractor: el atractor puntual, que es representado por un punto (una solución estática) del espacio fase. Sin embargo los atractores pueden ser mucho más complejos, describiendo ciclos y toros (atractores periódicos), así como trayectorias de apariencia fractal que responden al caos determinista (atractores extraños). En un atractor periódico, el sistema oscila de forma estable a través de un ciclo de estados sucesivos en el tiempo. En un atractor extraño, el sistema está regido por el caos matemático y los estados finales, aunque de naturaleza determinista, son sensibles a las condiciones iniciales y no pueden ser predichos aun conociendo el sistema al detalle. Según las variables estudiadas, un sistema complejo puede tener varios atractores de diferente tipo (puntual, cíclico o extraño), cada uno con su cuenca de atracción para uno o varios espacios fase. Por otra parte, el paso de un estado estable definido por un atractor a otro estado diferente requiere alejarse de la cuenca de atracción del mismo y de la superación de la robustez del sistema. Tal como ocurría con las estructuras disipativas, el paso entre estados estables obedece a dinámicas no lineales, abruptas y de carácter crítico (de acumulación sin respuesta y disparo), que se producen en un punto de bifurcación (figura 2.3 E).

Sintetizando lo hasta aquí expuesto, se considera que los estados de organización biológica podrían ser idealizados a modo de espacios fase multidimensionales, que, gracias a su robustez inherente, permanecen estables y definidos como atractores del sistema (Kitano 2004). Es decir, la organización estará *canalizada* (en terminología de Waddington) hacia una serie de estados estables, los cuales, debido a la existencia de cuencas de atracción y por la acción de mecanismos de robustez biológica, acoplarán las perturbaciones, neutralizarán el cambio y mantendrán la identidad del sistema. Este tipo de abstracción y representación (basada en atractores, puntos de críticos y estados estables) sería, en cierta medida, aplicable a todos los casos de robustez biológica, incluyendo la quimiotaxis bacteriana, las fases del ciclo celular, la manifestación de enfermedades complejas como cáncer y diabetes, o las decisiones de lisis-lisogenia de los bacteriofagos (Kitano 2004).

Por ejemplo, la variación de fase es un fenómeno especialmente ilustrativo. Las variaciones de fase son fenómenos críticos y reversibles de cambio de estado del fenotipo bacteriano, que se expresan coordinadamente, en al menos una parte de la población, y producen la conversión entre formas fenotípicas alternativas: presencia-ausencia de antígenos o fimbrias, expresión de funciones enzimáticas excluyentes, alternancia entre la forma de vida planctónica y fijación en biofilms, capacitación para integrar DNA foráneo frente a la degradación sistemática del mismo, etc. (Van der Woude 2006). Si bien tradicionalmente los cambios de fase han sido considerados como de naturaleza aleatoria, existen evidencias de que, al menos en algunos casos, los cambios de fase son regulados o inducidos por el ambiente, así como heredados de forma epigenética y genética (van der Woude 2006, 2008). Así, por ejemplo en la bacteria *E. coli*, el cambio de fase entre el fenotipo con fimbrias y el fenotipo liso es regulado por la temperatura ambiental, y es llevado a cabo mediante un mecanismo genético reversible por el cual se produce una recombinación específica de sitio, invirtiendo el promotor del gen *FimB*A como si se tratase de un interruptor de corriente (Rando y Verstrepen 2006, van der Woude 2005, 2008).

Por otra parte, también es posible una aplicación de estas herramientas conceptuales en otros ámbitos, como la genética. De hecho, algunos estudios han seguido esta línea, al interpretar las dinámicas de las GRN bajo la existencia de atractores de expresión genética. De acuerdo con Andrew Wuensche, y siguiendo el trabajo con redes booleanas desarrollado por Kauffman:

“...Ideas of modularity suggest that the overall genetic network is actually made up of semi-independent sub-networks. Each sub-network also settles into one of a range attractors according to its current state, which if perturbed can cause the dynamics to jump to alternative attractors. A network's 'memory', its ability to categorize, is provided its separate basins of attraction, and also by topology of the trees and sub-trees rooted in each attractor...” (Wuensche 2002).

Llevando la teoría a la práctica, el concepto de atractor sobre las GRN se ha aplicado para definir estados celulares convergentes. Mediante la creación de un espacio de fase genético de 2773 dimensiones, Huang y colaboradores han demostrado cómo las trayectorias de diferenciación de neutrófilos convergen en un estado común desde distintas direcciones, aportando la primera evidencia experimental de un atractor que representa un fenotipo celular distinguible y estable (Huang et al. 2005).

En conclusión, se considera que la autoorganización en torno a atractores y la robustez al

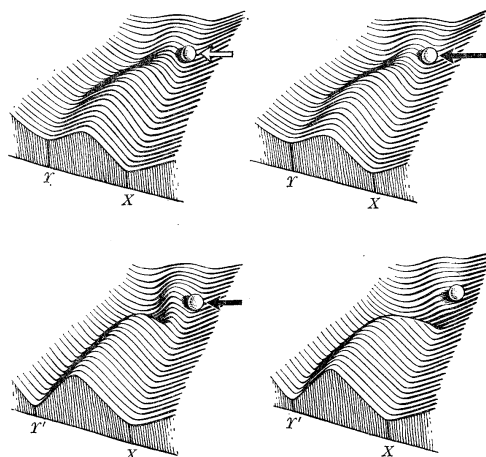
cambio son propiedades fundamentales de la organización de los seres vivos. No obstante, si esto es cierto, la tendencia a producir y mantener estados estables discretos exige una importante reconsideración acerca de los fenómenos evolutivos. Primero, porque, en mayor o menor medida, la organización no podría ser descrita y medida en términos lineales adaptativos (*fitness*), dado que las relaciones predominantes en la naturaleza son de carácter no lineal y existen principios estructurales espontáneos, e isomorfos a otros sistemas, implicados en la evolución de la estructura, del comportamiento y de la organización de los seres vivos, los cuales producirían lo que Stuart Kauffman denomina “*orden gratuito*” (Capra 2009). Y segundo, porque, si la expresión fenotípica está acotada por la estabilidad de los sistemas biológicos, se plantea un serio problema a las premisas sobre la variabilidad asumidas por la síntesis neodarwinista. Dicha situación es denominada por Gilbert y Epel como la “*paradoja de la robustez*”:

“... *If development is so robust, so canalized, how does the variation that is a hallmark of natural selection arise?...* There are two general solutions to this paradox. The first is that robustness provides a threshold for phenotypic change, so that only large genetic or environmental perturbations produce phenotypic variants. The second answer is that robustness allows the accumulation of mutations that can later be expressed as an ensemble, especially ***under stressful conditions...***” (Gilbert y Epel 2009).

Lo que estos autores sugieren, y sobre lo que se volverá a discutir en capítulos posteriores, es una noción central de esta tesis: que el espectro de variación no es continuo y, por tanto, los cambios fenotípicos tienen un carácter eminentemente discontinuo en tiempo y magnitud. Por supuesto, esta no es una interpretación nueva, dado que tanto autores clásicos como algunos modernos han llegado a conclusiones similares. Conclusiones que, no obstante, contradicen las asunciones gradualistas de la ortodoxia darwinista en favor de una visión más acorde con las propiedades sistémicas de los seres vivos.

2.6. Redes, sistemas y autoorganización: modelos evolutivos

Aunque sin duda no se trata del enfoque mayoritario, ciertamente el estudio de la evolución desde una perspectiva constructorista y sistémica ha sido abordado por varios autores, adquiriendo una mayor relevancia en tiempos recientes. En cierto modo, en la búsqueda de precursores y predecesores, sería posible considerar que el enfoque evolutivo basado en principios de orden y autoorganización puede esbozarse en las tendencia



- **Figura 2.4:** Canalización, cambio y paisajes epigenéticos. Para Conrad Waddington, el curso del desarrollo es representado en un paisaje epigenético en función del conjunto de genes del organismo y constituido por valles y crestas por las que éste se precipita hacia unas limitadas formas estables y viables. Las modificaciones en el genotipo y/o las perturbaciones ambientales son canalizadas. Un cambio ambiental o genético que sea capaz de influir sobre la trayectoria, puede dirigir el desarrollo hacia un nuevo canal estable y produce un nuevo fenotipo. Modificado de Waddington (1975).

al progreso y la generación espontánea de la teoría de Lamarck (1809) y en la búsqueda de leyes internas de organización de Mivart (1871). No obstante, se considera que este enfoque es explícitamente reconocible en los trabajos clásicos de Conrad Waddington y D'Arcy Thompson, y, posteriormente, en las consideraciones de Bertalanffy y Prigogine, quienes pueden ser considerados precursores modernos de la evolución en términos de orden y organización física.

Así, Waddington planteó, basándose en sus estudios sobre genética, que la variabilidad morfológica de las especies es finita y discontinua, debido a la robustez del desarrollo embrionario y su *canalización* en función a unos “*paisajes epigenéticos*” emergentes. Estos paisajes epigenéticos son representaciones ideales del conjunto de interacciones genéticas que se dan durante el desarrollo de los animales. Una vez determinada la topografía del paisaje, con sus valles y sus crestas, el desarrollo se produciría a través de canales (la unión de los valles en su descenso hacia la completitud del proceso ontogenético), que desembocarían en un fenotipo estable, del mismo modo que una piedra rueda por una pendiente o un río fluye hacia el océano (figura 2.4). Las perturbaciones leves en la trayectoria del desarrollo, debidas un disparador genético o ambiental, serían canalizadas a través de las vías cercanas del paisaje epigenético, el cual, según Waddington,

contiene una sucesión de *puntos de bifurcación* (literalmente) que permitirían el salto de un canal a otro. En conjunto, todas las trayectorias del paisaje epigenético desembocarían en una serie limitada de fenotipos discretos, lo que entra en contradicción con la premisa básica de variabilidad amplia y continua que defiende la síntesis y el darwinismo ortodoxo. En contraste, Waddington considera que “*the uniformity of the wild-type, is a phenotypic uniformity, a result of the canalization of development, which conceals the heterogeneity of the genotypes and the epigenetic environment*” (Waddington 1975, p. 259). Por lo tanto, la visión evolucionista de Waddington está basada en este concepto de canalización, y consiste, por un lado en la *asimilación genética* de rasgos inducidos por el ambiente, es decir, que un factor ambiental puede modificar la trayectoria del desarrollo produciendo cierto carácter adaptativo en toda la población, aunque es la selección sobre aquellos individuos que experimentan una base genética del carácter (confiriendo independencia del estímulo o aparición precoz) la que da lugar a la fijación definitiva a nivel poblacional; por otro lado, en la concesión reservada a ciertas premisas de la síntesis y la adopción del saltacionismo macroevolutivo de Richard Goldschmidt, que relacionaba con sus experimentos sobre la asimilación genética del fenotipo *Bithorax* de *D. melanogaster* (Waddington 1975).

Por otra parte, D’Arcy Thompson consideró la evolución de la forma orgánica desde la perspectiva un diálogo de fuerzas físicas que se da entre el organismo y su medio, definiendo la forma en función (matemática) del crecimiento. Para D’Arcy Thompson, las fuerzas físicas actuarían directamente sobre el organismo y, en conjunción con los ritmos de crecimiento, éstas serían responsables de la forma particular de cada especie, la cual consideraba como un todo interconectado e interrelacionado. En sus palabras:

“... Podemos considerar que [en los organismos] las partes coordinadas están relacionadas y adaptadas a la finalidad o función del conjunto, y que están relacionadas o son el resultado de las causas físicas inherentes a todo sistema de fuerzas al que está expuesto el conjunto, y cuya influencia se ha formado éste...” (Thompson 1980, p.255).

Entre estas fuerzas físicas, Thompson describe la gravedad, la viscosidad del medio acuático, la tensión superficial o el movimiento browniano de las moléculas, las cuales, al ser alteradas, inducirían directa o indirectamente modificaciones en la forma de las especies. En resumen:

“... los ritmos de crecimiento bien establecidos, que en mi opinión son la prin-

cipal base de la herencia morfológica, acarrear similitudes de forma que perduran en ausencia de fuerzas conflictivas, pero un nuevo sistema de fuerzas, introducido por la alteración del ambiente o de los hábitats, y que afecte a las partes de la estructura incluidas en este particular campo de fuerza, sin duda no tardará en manifestarse en notables e inevitables modificaciones de forma...”
(Thompson 1980, p. 258).

En general, D’Arcy Thompson presenta un enfoque estructuralista, confrontado explícitamente a los excesos del adaptacionismo y el reduccionismo de la síntesis, poniendo énfasis en la construcción de la forma orgánica a partir del diálogo entre la información orgánica (en especial los ritmos de crecimiento) y la acción directa del medio físico (gravedad, presión, etc.), diálogo que varía en el tiempo a través de cambios graduales pero sistémicos.

Aunque no desarrollase una teoría propia sobre la evolución, Bertalanffy, abrió el camino para el estudio de la evolución desde un punto de vista sistémico al plantear el concepto de sistema abierto y su aplicación para los organismos. Quizá en una línea argumental similar a la planteada por Mivart (1871), Bertalanffy consideraba que los organismos no podían ser producto de la adaptación por selección, sino que la organización de los sistemas biológicos debe ser en gran medida producto de ciertos principios de construcción física:

“... la generación de condiciones locales de orden superior (y su correspondiente improbabilidad) [como los organismos] es físicamente posible sólo si intervienen <fuerzas organizacionales> de alguna clase; tal es el caso de la formación de cristales, donde tales fuerzas son las valencias, fuerzas reticulares, etc...”
(Bertalanffy 1971, p. 159).

Finalmente, Ilya Prigogine entraría, junto con Schrödinger, en este conjunto de precursores al dar una formulación coherente a estas “fuerzas organizacionales”, al proponer su definición de la entropía para los sistemas abiertos y la teoría de las estructuras disipativas, que, en última instancia, establecen la posibilidad física de autoorganización de los seres vivos.

De una forma ya más específica, planteada en términos modernos, dos modelos han sentido verdaderos precedentes en lo que se refiere al estudio de la evolución desde las

ciencias de la complejidad y el paradigma sistémico, abordando mediante herramientas de *biosimulación* los conceptos de orden espontáneo y autoorganización: las *redes NK* de Stuart Kauffman y los modelos de *criticidad autoorganizada* de Per Bak y Kim Sneppen. Las *redes NK* de Kauffman consisten en un modelo simplificado de GRN, compuesto por N elementos (nodos) que pueden adoptar dos estados posibles (activo/inactivo), y cada uno de estos nodos está conectado a K nodos vecinos, es decir, cada nodo presenta un número K de enlaces. En esta red, el estado binario de cada nodo obedece a una función booleana, que determina el comportamiento del nodo en función del conjunto de los estados de sus nodos vecinos. Tal como describe el propio Kauffman:

“... una red Booleana es un modelo de red genética compuesto de N genes binarios, cada uno de los cuales recibe entradas reguladoras procedentes de otros genes de la red y está gobernado por una función booleana que determina su estado –activo o inactivo– para combinación de dichas entradas...” (Kauffman 2003, p. 224).

De forma quizá menos formal, pero sí más ilustrativa, J. Stephen Lansing hace la siguiente descripción de las *redes NK*:

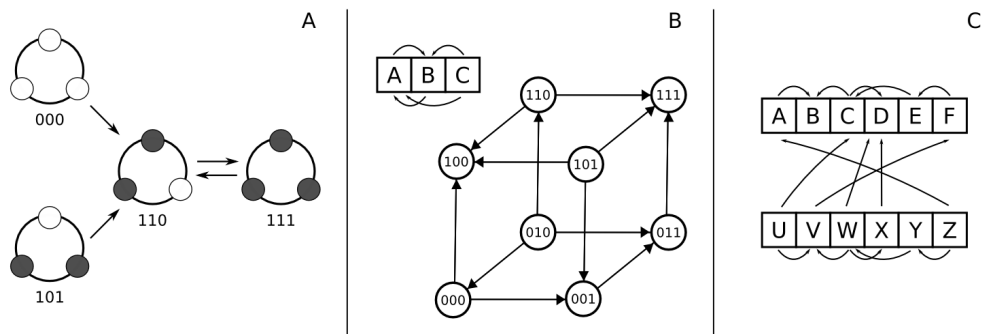
“... imagine a collection of N Christmas tree lights. Each bulb has one of two possible states, on or off, and is wired up to K other bulbs. A simple rule tells each bulb what to do. For example, let $K=3$, meaning each bulb is wired to 3 others bulbs. From one moment to the next, each bulb decides whether to turn itself on or off in accordance with the state of these networks. A typical [simple] rule is majority wins, meaning that if 2 or 3 of its neighbours are on, the bulb itself turn on; otherwise it will turn of...” (Lansing 2003).

Así, el estado global de la red evoluciona en el tiempo de forma autónoma, en función del comportamiento de sus componentes, bajo uno de estos tres patrones de actividad: *caótico*, *estacionario* y *complejo*. Kauffman describió cómo el comportamiento general de las *redes NK* es casi enteramente dependiente del valor de K , mucho más que de las reglas específicas determinadas por las funciones booleanas a modo de rutas epistáticas (Ibíd). Así pues, en el régimen caótico, donde los nodos cambian de estado de forma errática y continua, el valor de K es alto. El patrón estacionario, en cual tras unos pocos cambios de estado discretos el sistema se congela, surge cuando la red tiene una K pequeña ($K = 1$). Por último, cuando K toma un valor cercano a 2, la red se encuentra entre el régimen

caótico y el estacionario, apareciendo patrones complejos en los que se desarrollan islas de estabilidad periódica con extremos de forma cambiante. Estos ciclos surgen como estados estables de la red y representan los atractores periódicos del sistema para un espacio fase que incluye todos los posibles estados (Kauffman 2003, Capra 2009). Estos atractores periódicos no sólo limitan a unas pocas las soluciones persistentes, pasando a través de los estados transitorios de la cuenca de atracción, sino que, bajo esta situación, el sistema permanece robusto, aunque en ocasiones pueden darse grandes cambios que sitúen a la red en una nueva cuenca (Lansing 2003). Las conclusiones sobre las redes NK sugieren que existiría un límite entre el orden estacionario y el caos, en el cual surge de forma espontánea la complejidad, y donde se deben situar las redes biológicas de acuerdo a su funcionamiento (Gross y Blasius 2010).

En cuanto a su planteamiento evolutivo, Kauffman aplica el concepto de paisaje adaptativo de Sewall Wright (Gould 2004) a las redes NK para construir relieves genéticos. Así, cada gen de la red puede hallarse en dos estados alternativos (alelos), los cuales cuentan con un valor preestablecido de eficacia (*fitness*), que contribuye al éxito reproductivo del organismo. Estos reciben entradas de otros genes vecinos, que alteran la contribución a la eficacia biológica del organismo. Tomando la eficacia global del genoma como la media de la eficacia de sus genes (en función del resto), se representa un paisaje adaptativo con las diferentes combinaciones, donde se espera que las especies escalen desde los valores más bajos a los más altos de la forma más parsimoniosa posible (Kauffman 2003). Además, los genes y los caracteres de cada especie están conectados, a nivel ecosistémico, con los genes y caracteres complementarios de sus especies vecinas (predadores, presas, competidores, etc.) en un complejo escenario coevolutivo. Así, los genes (N), en este modelo, hacen una contribución a la eficacia de su portador que, por un lado, depende de otros genes propios (K), y por otra, de los rasgos genéticos de sus especies vecinas (C). De esta forma, cuando una especie se desplaza por su paisaje genético, también deforma el de las especies vecinas y viceversa (Kauffman 2003) (figura 2.5).

De acuerdo con Kauffman, cuanto más independientes son los elementos de la red ($K = 0$), más llano es el paisaje adaptativo, y se puede seleccionar mayor facilidad todo un continuo de genotipos que suponen una “mejora” gradual en la adaptación de la especie. Sin embargo, según la complejidad de la red crece y aumentan las interacciones entre genes, aparecen constricciones conflictivas por las que la selección pierde progresivamente la capacidad de alterar sus propiedades, generando un paisaje de pequeños montículos (Lansing 2003). Como consecuencia, la complejidad no podría ser explicada por selección, y, según Kauffman “*in sufficiently complex systems, selection cannot avoid the order exhibited by most members of the ensemble. Therefore, such order is present not because se-*



- **Figura 2.5:** Evolución en redes genéticas booleanas. Cada gen tiene dos estados binarios alternativos (1, 0). A partir de funciones booleanas, los genes de la red se relacionan entre sí modificando sus estados en función de los de sus vecinos, esto es, actúan como entradas y salidas (A). En una red booleana evolutiva, los genes tienen dos estados o alelos. Cada alelo tiene un valor fijo de fitness, que contribuye a la eficacia del organismo. En función del estado de los otros genes, la contribución final del alelo puede ser alterada, de forma que la eficacia global del genoma es la media de la eficacia neta de sus genes. Los genotipos posibles pueden ser representados en un relieve adaptativo, donde se espera que las poblaciones se dirijan hacia los valores máximos de eficacia (B). Este mismo concepto puede aplicarse para conjuntos de genes de especies relacionadas (predador-presa, etc.). Los genes de una especie (A, B, C, D, E, F) interactúan entre sí y con los genes de caracteres ligados a la otra especie (U, V, W, X, Y, Z), y los paisajes adaptativos quedan acoplados (C). Basado en Kauffman (2003) y Capra (2009).

lection but despite of it” (Lansing 2003). Finalmente, debido al comportamiento complejo que aparece en las redes NK con $K = 2$, Kauffman considera que las redes genéticas están situadas en la frontera entre el caos y el orden estacionario, y su comportamiento a nivel evolutivo debe, por tanto, estar descrito por el cambio de los atractores de la red:

“... Las redes en la frontera entre el orden y el caos pueden tener la flexibilidad necesaria para adaptarse rápida y exitosamente mediante la acumulación de variaciones útiles. En semejantes sistemas equilibrados, la mayoría de las mutaciones tienen pequeñas consecuencias debido a la naturaleza homeostática del sistema. Algunas mutaciones, sin embargo, causan mayores cascadas de cambio. Los sistemas en equilibrio se adaptarán entonces típicamente de forma gradual al medio en cambio, pero si fuese necesario, ocasionalmente pueden cambiar de forma rápida...” (Capra 2009, p. 217).

Por lo tanto, para Kauffman

"... mucho del orden que vemos en los organismos es precisamente el orden espontáneo de los sistemas que los construyen. Dicho orden tiene su belleza y elegancia, y procede de una imagen de permanencia y ley subyacente sobre la biología. La evolución no es sólo <azar cogido al vuelo>. No es sólo bricolaje improvisado ad hoc. Es orden emergente sancionado y pulido por la selección..." (Gould 2004 p. 1239).

El otro modelo fundamental de estudio evolutivo en términos sistémicos es el planteado por Per Bak y Kim Sneppen (en 1993) y desarrollado en publicaciones posteriores por estos y otros autores (Bak y Sneppen 1993, Sneppen et al. 1995, Solé et al. 1999, Bornholdt y Sneppen 2000). Bak y Sneppen presentaron un modelo macroevolutivo acorde con el patrón de *equilibrio puntuado* de Eldredge-Gould (Eldredge y Gould 1972), en el cual la evolución es considerada como un fenómeno crítico autoorganizado, con una dinámica autónoma que describe periodos de estasis alternados con avalanchas de cambio rápido. De manera similar a lo expuesto por Kauffman, Bak y Sneppen basan su modelo en los paisajes adaptativos, sólo que en una escala mayor: cada especie es representada por un único valor de eficacia, y ésta es afectada por la eficacia de especies vecinas del ecosistema. De esta forma, el cambio de una especie en un conjunto coevolutivo puede alterar los niveles de eficacia de las especies vecinas y deformar los paisajes adaptativos. Dado que la eficacia es de origen genético y de carácter determinista, los movimientos a través del paisaje adaptativo son producidos por mutaciones que empujan a las especies hacia los picos máximos de adaptación, escalando por los picos locales. La estabilidad de las especies es debida a las barreras que separan los máximos locales, en los cuales se encuentra una población, de otros máximos globales más elevados. La altura de estas barreras es una medida del cambio genético necesario para alcanzarlos. Las especies con una alta eficacia son, en consecuencia, relativamente estables, dado que es improbable encontrar un máximo mejor cercano y sus barreras son altas, mientras que en las especies con baja eficacia la situación es inversa. Pero, ya que las especies están conectadas mediante la imbricación de sus paisajes adaptativos, el modelo de Bak y Sneppen predice que los cambios en especies cuyas barreras son bajas y su mutación más probable, pueden modificar el paisaje de las especies vecinas estables y reducir sus barreras, catalizando su adaptación (Bak y Sneppen 1993, Sneppen et al. 1995, Solé y Manrubia 2001, Gross y Blasius 2010). Cuando el modelo se desarrolla en el tiempo, éste describe un comportamiento intermitente autónomo, que sus autores denominan como un "*fenómeno crítico autoorganizado*" (Sneppen et al. 1995). Este patrón de criticidad autoorganizada es análogo al de un montón de arena que se forma al dejar caer los granos por una fina abertura, como ocurre en un reloj de arena o a través del puño entreabierto (Solé et al. 1999, Kauffman 2003, Lansing 2003).

Siguiendo con este ejemplo del montón de arena, inicialmente, cuando los granos caen se acumulan formando una base aplanada, pero, progresivamente, ésta se apila formando un montón cada vez más escarpado hasta alcanzar un estado crítico de inestabilidad, un punto en el cual la caída de solo un grano más produce una avalancha. La frecuencia de las avalanchas sigue una ley potencial, es inversamente proporcional a su magnitud, es decir, los fenómenos de colapso total ocurren con menor frecuencia que las pequeñas ondas de ajuste y son producidas por una dinámica interna que conduce a un estado crítico autoorganizado. Y de hecho, esto es lo que Bak y Sneppen obtuvieron de su modelo macroevolutivo. En el modelo, las especies tienden a ocupar los máximos de sus paisajes adaptativos, produciendo estabilidad mediante la creación de barreras altas, pero dicha estabilidad cede cuando una especie cambia y modifica el paisaje de sus vecinas, reduciendo sus barreras y su eficacia. El efecto se propaga por el ecosistema en avalanchas coevolutivas que se producen a diferentes escalas, siguiendo una ley potencial. Los resultados serían coherentes con el equilibrio puntuado descrito por Eldredge y Gould, así como con los estudios sobre la periodicidad de las extinciones de Raup, Sepkoski, Boyajian y más recientemente del registro compilado por Benton (Sneppen et al. 1995, Solé et al. 1997). El modelo predice la evolución del sistema mediante saltos puntuales que se producen entre periodos de estasis, y lo que Bak, Sneppen y sus colaboradores sugieren es que el patrón de estabilidad-cambio y, más en concreto, la naturaleza de las extinciones masivas, no necesitaría ser explicado (aunque existen evidencias a favor de los mismos) por agentes externos de carácter catastrófico o detonante (como meteoritos o pulsos climáticos), sino que estas aparecerían como consecuencia de la dinámicas autoorganizativas internas de los sistemas biológicos.

Ambos modelos, el de Kauffman y el de Bak y Sneppen, han sido revisados y ampliados en años recientes por estos y otros autores. Por ejemplo, Bornholdt y Rohlf desarrollaron un modelo ampliado de red booleana, en el cual los nodos más activos perdían enlaces y los menos activos los ganaban en el tiempo, conduciendo a la red hacia un estado crítico autoorganizado en el que K tiende a 2 en ausencia de mecanismos correctores (incluyendo selección), y sugieren la autoorganización dinámica de las redes genéticas y neuronales (Bornholdt y Rohlf 2000, Gross y Blasius 2010). Trabajando también con redes booleanas, Sneppen y Bornholdt desarrollaron un modelo similar al de Kauffman, en el que simulaban la evolución de organismos gobernados por GRN, en las que las funciones booleanas eran generadas aleatoriamente y la única restricción era que exhibieran un patrón de expresión robusto. En el modelo se obtenían redes con un gran número de componentes estacionarios y algunos atractores, de forma que evolucionaban hacia una estructura ordenada que contrarresta el incipiente caos que surge cuando las redes se vuelven profusamente conectadas, y se caracteriza por su simplicidad de patrones expresión y una patente robustez a las fluctuaciones mutacionales (Sneppen y Bornholdt 2000, Gross y

Blasius 2010).

Por otra parte, Ricard Solé y varios colaboradores, han trabajado sucesivamente sobre el planteamiento original de Bak y Sneppen, concretamente sobre la autosimilitud de los fenómenos críticos autoorganizados. Según Solé y colaboradores, las fluctuaciones de los sistemas ecológicos ocurren a un alto rango de escalas espaciales y temporales, con propiedades de autosimilitud y carácter fractal. Desde las poblaciones víricas hasta las dinámicas macroevolutivas, los procesos de criticidad autoorganizada surgen en patrones libres de escala que conducen a la complejidad, a través de la estructura reticular de las comunidades que están próximas a la inestabilidad (Solé 1999). Esta autosimilitud (isomorfismo) puede ser aplicada sobre el registro fósil, tal como planteaban Bak y Sneppen, donde las frecuencias de extinción serían consistentes con una distribución en ley potencial (Solé et al. 1997). Otra ampliación interesante del modelo de Bak-Sneppen aparece en el trabajo de Christensen y colaboradores (de 1998), que mantiene el planteamiento original aplicándolo sobre una red aleatoria. En este caso, y a diferencia de la situación unidimensional original, las especies son nodos que están unidos aleatoriamente a varios vecinos cuyos valores de eficacia están conectados entre sí (Gross y Blasius 2010). Además, el modelo permite la reconexión de la red en función de las diferencias de eficacia entre vecinos, modificando la media de grado, la cual tiende en el tiempo a dos enlaces por nodo (como en el modelo original de Bak-Sneppen) (Ibíd.). Finalmente, se han planteado otros modelos de carácter similar pero con una base algo diferente. Tal es el caso, por ejemplo, de las redes de unidades caóticas de Ito y Kaneko (2001-2003), en las cuales cada nodo representa un oscilador caótico con un estado variable continuo; además, cada enlace está asociado a otra variable que describe su “*peso*” (*weight*) o fuerza de conexión. El estado de los nodos varía en cada paso y es determinado por un mapa logístico acoplado al estado de los nodos vecinos mediante las conexiones de la red. Los pesos siguen una regla de actualización, por la cual el acoplamiento entre osciladores con estados similares aumenta, mientras que se mantiene constante el peso total de las entradas de cada oscilador individual. Bajo estas condiciones, el modelo produce pautas de autoorganización en la red a través del comportamiento colectivo de los componentes, los cuales se separan en dos grupos con propiedades diferentes: el de los nodos con gran cantidad de salidas y el de los nodos con pocas salidas. Aunque carece de una interpretación evolutiva, el modelo es interesante en el sentido de que describe cómo reglas sencillas llevan a la emergencia de diferenciación de roles a partir de los mismos componentes (Gross y Blasius 2010, Ito y Kaneko 2001-2003). Otro modelo interesante, basado en redes booleanas, ha sido presentado recientemente por Isabelle Peter y colaboradores. Este modelo reproduce los circuitos de una GRN del desarrollo embrionario del erizo de mar, y computa la expresión genética (espacial y temporal) de acuerdo a la los circuitos lógicos de regulación y a las interacciones especificadas por dicha GRN. Sorprendentemente, el modelo es capaz

de reproducir el comportamiento de la red real y predice los patrones de expresión genética de gran número de elementos (genes) reguladores por hora en cuatro dominios espaciales del embrión (Peter et al. 2012). Además, las perturbaciones *in silico* del modelo reproducen alteraciones funcionales y morfogénicas observadas experimentalmente en embriones reales, por lo que este tipo de modelos podrían ser muy útiles para estudiar escenarios patológicos y evolutivos (Ibíd.).

Por otra parte, aunque la utilización de modelos de simulación, basados en la teoría de grafos y las funciones booleanas, son una aproximación muy interesante, estos no son la única expresión del pensamiento sistémico en biología evolutiva. Las aproximaciones conceptuales no son despreciables en este punto, y, recordando las palabras de Bertalanffy:

“... un modelo verbal es preferible a ninguno o a un modelo que, por poder ser formulado matemáticamente, es impuesto por la fuerza a la realidad y la falsifica. . . Las matemáticas significan esencialmente la existencia de un algoritmo más preciso que el lenguaje ordinario...” (Bertalanffy 1971, p. 23).

Así, por ejemplo, Brian Goodwin sostiene, en su interesante libro *“Las Manchas del Leopardo”* (1998), un enfoque construccionista de la evolución que, en cierto modo, puede recordar a lo planteado por D’Arcy Thompson. Para Goodwin, la evolución no es un proceso libre de cambio azaroso, sino que los organismos se forman, y las especies se modifican, a través de principios de organización definidos, que son universales a los sistemas físicos y químicos. La diversidad orgánica no experimentaría un denso espectro de estados ocupables, donde casi todo sería potencialmente válido mediante selección, sino que existiría un número limitado de estados posibles definidos por las reglas de organización. Estas reglas obedecen fundamentalmente a los fenómenos de autoorganización a partir de gradientes de difusión y a las rupturas de simetría que ocurren durante el desarrollo para producir formas topológicas canónicas y fractales, que se manifiestan como parte de un proceso morfogénico robusto que emerge del diálogo entre los parámetros dispuestos por el organismo y las condiciones fisicoquímicas del medio en que se desarrolla. Por ejemplo, según Goodwin, los patrones de filotaxis vegetal *“pueden generarse simplemente variando la tasa de crecimiento y el número de hojas generadas al mismo tiempo; estos son los parámetros principales que difieren de una especie a otra”*; o en respecto a la tetrapodia animal afirma que *“lo que vemos en esta tendencia evolutiva es una pérdida gradual de la simetría y una emergencia progresiva de complejidad a medida que se rompen más simetrías en la cascada morfogénica”* (Goodwin 1998, p. 163, 193). Así, en contraposición a la visión genocentrista de la síntesis, los genes son descriptores, no constructores del

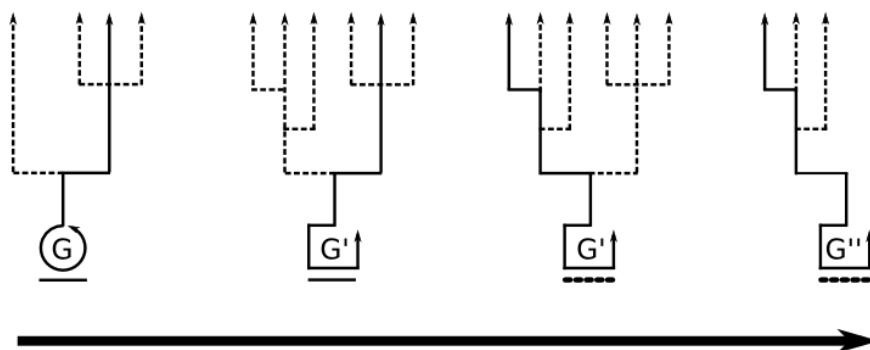
desarrollo de los organismos. Proceso que, para Goodwin, es fundamentalmente autoorganizado, y, de hecho, *“los genes definen la región del espacio paramétrico donde comienza su desarrollo una especie concreta”* (Ibíd. p. 165).

Otro interesante planteamiento evolutivo de carácter sistémico puede encontrarse en la *“teoría de la evolución mediante deriva natural”* de Humberto Maturana y Jorge Mpodozis (1992). En ésta, Maturana y Mpodozis, a medio camino entre la canalización de Waddington y la exaptación de Gould, proponen que los organismos de una especie tienen el potencial para desarrollar una serie de fenotipos discretos a partir de un mismo genotipo, por medio de un campo epigenético arborescente (vías de desarrollo). La canalización hacia un fenotipo es favorecida por el ambiente y establece un patrón de desarrollo que es robusto ante las mutaciones, hasta el punto de que estas pueden acumularse de manera aparentemente neutra, es decir, sin que alteren la trayectoria actual de desarrollo. No obstante, estas mutaciones acumuladas pueden crear rutas alternativas en el campo epigenético que están latentes mientras las circunstancias no varían, pero a las cuales el desarrollo puede ser canalizado cuando cambian las condiciones del medio formativo. Aquellos individuos que carecen de rutas potencialmente viables bajo la nuevo contexto ambiental no sobreviven, y se produce un sesgo genotípico en la población. Una vez adoptada una nueva trayectoria de desarrollo y sus resultados fenotípicos, algunas de las rutas ontogenéticas alternativas, ahora imperceptibles por la canalización, pueden perderse por *deriva genética* y fijarse el desarrollo sobre la ruta actual como una característica del linaje en las especies futuras (Maturana y Mpodozis 1992) (figura 2.6). De esta forma, Maturana y Mpodozis afirman:

“... la epigénesis es un fenómeno sistémico, y es precisamente eso lo que ha resultado en la diversificación de los seres vivos como sistemas que existen sólo bajo las condiciones en que conservan organización y adaptación. La selección natural es un resultado, no un mecanismo generativo...” (Ibíd p. 41).

Quizá la hipótesis más trascendental en lo que se refiere a la evolución en términos sistémicos, por lo menos en cuanto a su resonancia, sea la propuesta originalmente por James Lovelock sobre el sistema Gaia. Tal como acertadamente resume Lynn Margulis, colaboradora asidua de Lovelock:

“... Dicho simplemente, la hipótesis [de Gaia] dice que la superficie de la Tierra, que siempre hemos considerado como el entorno de la vida, es en realidad



- **Figura 2.6:** Campos epigenéticos y deriva natural. Un genotipo G tiene potencial para expresarse en varias trayectorias que constituyen su campo epigenético. El medio formativo (barra inferior) favorece la canalización hacia una de las rutas que constituye el fenotipo normal de la especie. La mutación neutra modifica el genotipo (G') y puede crear nuevas rutas alternativas en el campo epigenético, latentes si las condiciones ambientales permanecen. Un cambio en el medio (barra discontinua), puede canalizar el desarrollo hacia una de las nuevas rutas alternativas, modificando el fenotipo de la especie. Solo los individuos con un potencial de canalización adaptativo sobreviven, y el genotipo se asimila en la población. Bajo la deriva genética, el campo epigenético puede perder rutas ancestrales y establecer las nuevas como una característica del linaje para las especies descendientes. Basado en Maturana y Mpodozis (1993).

parte de esta [...] Cuando los científicos nos dicen que la vida se adapta a un entorno esencialmente pasivo de química, física y rocas, están perpetuando una visión seriamente distorsionada. En realidad la vida hace, conforma y cambia el entorno al que se adapta. Este entorno a su vez, retroalimenta a la vida que cambia, actúa y crece con él. Hay interacciones cíclicas constantes... (Citado en Capra 2009, p. 124).

De esta forma, la Tierra funcionaría como un sistema abierto, complejo y autoorganizado, en el que los elementos inertes y los vivos interactúan en dinámicas no lineales, adaptándose bajo condiciones cambiantes y generando propiedades emergentes (Levin 1998). Así, James Lovelock asegura que “*tan íntimamente vinculada está la evolución de los organismos con la de su entorno, que juntos constituyen un único proceso evolutivo*” (Capra 2009, p. 238).

Otros autores, con posterioridad, han desarrollado también planteamientos sistémicos de carácter ecológico y evolutivo, como Ramón Margalef, al afirmar que “*la población debe*

considerarse más un proceso que un estado". De forma más reciente Dorion Sagan y Eric D. Schneider escriben:

"... las sucesiones [ecológicas] son procesos energéticos de despliegue que generan estructuras y procesos para capturar gradientes disponibles y degradar la energía captada, de la forma más eficiente y completa posible..." (Sagan y Schneider 2009, p. 146, 268).

Finalmente, Guillermo Agudelo y José Guillermo Alcalá han abordado el fenómeno evolutivo, en un planteamiento que consideran concordante con la *"teoría de la evolución por integración de sistemas complejos"* de Máximo Sandín, a través de la teoría de la información (Sandín et al. 2003). Para estos autores, la información representa una variable fundamental para cuantificar la complejidad evolutiva, que en su concepción sigue una tendencia creciente. Además, consideran que:

"... las estructuras receptoras de Información [organismos] evolucionan a partir de estructuras anteriores menos complejas y sirven como base para estructuras más complejas [...] la evolución de la Información y su interacción con las estructuras cognitivas es la verdadera evolución [...] [que procede mediante] grandes cambios o posibilidades improbables [que] se dan en eventos críticos donde la entropía se invierte, estados neguentrópicos..." (Sandín et al. 2003, p. 212).

En resumen, la aplicación de elementos y enfoques desde la teoría de sistemas y las ciencias de la complejidad no es una novedad en biología evolutiva. Sin embargo, este enfoque no es mayoritario y la integración del paradigma sistémico en esta ciencia sería esencialmente tangencial y siempre subsidiaria a los postulados elementales de la síntesis moderna. Es destacable que, según se ha expuesto, la mayoría de estas propuestas y modelos conllevan cierto grado de heterodoxia, que va desde la defensa de grados de orden espontáneo (Kauffman, Bertalanffy) hasta la fragmentación puntual del espectro de variación (Goodwin, Waddington), pasando por la plasticidad epigenética (Maturana y Mpodosis).

2.7. Corolario y conclusiones del capítulo segundo

Considerando lo expuesto en este capítulo, los organismos y los ecosistemas, pueden ser estudiados como sistemas abiertos complejos, alejados del equilibrio termodinámico y acoplados a la disipación de gradientes, a través de los cuales pueden autoorganizarse en estados más complejos y persistir como procesos metaestables. A partir del comportamiento colectivo de sus componentes, los sistemas biológicos despliegan una serie de propiedades emergentes que incluyen comportamientos no lineales, robustez al cambio y al colapso, estructuración en redes complejas, modularidad, sincronización y adopción de estados estables con transiciones de carácter crítico. Ante este panorama, se considera que existe suficiente evidencia como para plantear una reconsideración de las asunciones generales de la biología evolutiva (especialmente del adaptacionismo y del genocentrismo) ancladas en el paradigma cartesiano y el extremo reduccionismo de la síntesis. Una revisión que debería poner estas aproximaciones de la biología de sistemas en la base del fenómeno evolutivo, dada su potencia metodológica y argumental, y no como incorporaciones tangenciales al marco teórico del neodarwinismo.

Porque, incluso en los modelos evolutivos de corte sistémico más relevantes, como son las redes booleanas de Kauffman o la criticidad autoorganizada de Bak y Sneppen, la integración de la biología de sistemas con la biología evolutiva no es completa y sigue siendo, en cierto modo, insatisfactoria. Estos modelos, por interesantes que resulten, no contemplan la evolución orgánica de una forma sistémica integral, por lo menos en lo que concierne a las propiedades que se han venido exponiendo a lo largo del texto. Las redes booleanas de Kauffman, por ejemplo, plantean que la estructura de redes genéticas construidas sobre alelos con valores fijos de eficacia biológica (cuya solidez conceptual puede ponerse en entredicho, como se argumentará en el capítulo cuarto), con estados que pueden situarse en atractores al desarrollarse entre el límite del caos y el orden. Estos atractores determinan la estructura de la red, lo cual, si bien no deja de ser interesante, no tiene en consideración las interacciones con el medio ni los efectos concretos de dichos atractores. Lo mismo puede decirse para los modelos de redes coevolutivas y de criticidad autoorganizada, donde los genes son entidades sencillas y deterministas que actúan sobre la eficacia de un organismo, sin contar con las pautas de organización como la robustez, la canalización o la interferencia del medio.

Con esto no se afirma que las conclusiones aportadas por los modelos evolutivos sean inservibles. La conclusión a la que se llega es que estos modelos corroboran (aun mediante una base reduccionista probablemente inadecuada), que los principios de autoorganización, de criticidad y de robustez evolutiva son reproducibles, emergentes e isomorfos,

y aparecen de forma espontánea ante una importante variedad de parámetros siempre que el sistema modelado exhiba ciertas reglas de interconexión, sincronización y adaptabilidad. Sin embargo, se entiende que las conclusiones a las que estos autores llegan por medio de la comparación con datos biológicos no pueden tomarse en ningún caso como una demostración, sino como una prueba de consistencia que, no obstante, puede obedecer en última instancia a esas u otras causas.

En vistas a la argumentación del capítulo, se concluye que la mayoría de los modelos de evolución sistémica son incoherentes en su filosofía metodológica, al tratar de aplicar herramientas sistémicas sobre un planteamiento de base cartesiana como es el descrito por la síntesis neodarwinista. De hecho, estos modelos quizá pueden considerar las poblaciones como sistemas dinámicos en red, en una expansión de la preocupación demográfica del darwinismo, pero el organismo en esencia sigue siendo un sistema cerrado de cambio aleatorio y estrictamente determinado por unos valores de eficacia de origen genético. Aunque sistémicos por fuera, estos modelos darwinistas son cartesianos por dentro, y en última instancia son una expansión de los paisajes adaptativos de Wright. Aunque los organismos claramente no son una expresión de caracteres mendelianos, estos *genes* y sus niveles de eficacia, cómo cambian y cómo se estructuran acotando la variabilidad, siguen siendo la preocupación de los evolucionistas como Kauffman o Sneppen, más que el conjunto de la organización del sistema.

Por último, se ha considerado oportuno introducir en este capítulo una definición sistémica del concepto *organización biológica* y de sus términos asociados *función*, *programa* y *estructura*. Esta organización sería mantenida mediante procesos de robustez y autoorganización que se dan durante el desarrollo ontogénico individual y de los ecosistemas, en lo que quizá se puede considerar como un dialogo entre las propiedades físicas de los sistemas biológicos y la información contenida en los mismos. Sobre esta información, sus canales y niveles, sobre cómo se expresa y cambia en el tiempo, tratará el siguiente capítulo.

Capítulo 3

EL BUCLE ORGANISMO-AMBIENTE: CANALES Y NIVELES DE INFORMACIÓN BIOLÓGICA

“All development is co-development.”

Scott F. Gilbert y David Epel.

3.1. Introducción

El concepto de información es fundamental en biología evolutiva. Éste implica la existencia de un mensaje, basado en una serie de códigos en común, así como de unos canales por los que circular, y cómo no, de unos sujetos capaces de emitir y recibir, de interpretar y transmitir dicha información. Dado que todos los biólogos admiten que los organismos se construyen y perpetúan en función de una información estable, que define la organización de los mismos en contacto con reglas físicas del ambiente que les rodea, dicha información biológica se vuelve la pieza central del fenómeno evolutivo. De hecho, cuál es la naturaleza de dicha información y cómo es la transmisión de la misma a través de la herencia y la reproducción, ha sido uno de los aspectos más importantes y candentes de la biología en general y de la biología evolutiva en particular, desde la época clásica a la actualidad, a través de escuelas antagónicas de pensamiento: epigénesis o preformacionismo, herencia mezclada o caracteres discretos, generación espontánea o continuidad orgánica, genes o ambiente, nucleótidos o proteínas, azar o necesidad... Tras un prolongado y altamente especulativo debate acerca de la naturaleza biológica de la información, la genética finalmente establecería, a principios del siglo XX, un modelo coherente de herencia, a través del cual la información biológica podía expresarse, transmitirse, mutar y conservarse de acuerdo a los cánones reduccionistas del paradigma cartesiano. Cier-

tamente, el “*redescubrimiento de las leyes de Mendel*” por Hugo de Vries y Carl Correns cambió el panorama de la ciencia y de la sociedad de una forma radical y el mendelismo se volvió rápidamente muy popular. Basándose en la genética, tanto los caracteres discretos como los continuos podían explicarse mediante la existencia de determinantes mendelianos y su herencia era factible a través de la teoría cromosómica de la herencia. Durante esta primera mitad del siglo, tal como es fácil de corroborar echando un vistazo a cualquier manual de genética (por ejemplo, Piqueras et al. 2002), el gen se quedó definido como la unidad básica de la información biológica, la herencia particulada se impuso sobre la mezclada, el DNA ganó la hegemonía del material hereditario y el azar triunfó sobre la necesidad. La imposición de la genética, bajo el amparo financiero de importantes sociedades e institutos vinculados a la eugenesia (Olarieta 2009), proporcionó un nuevo paradigma vanguardista, cuya visión “*genocéntrica*” de la vida se expandió a todos los campos de la biología, y muy especialmente, a la biología evolutiva, a través de las ecuaciones de la genética de poblaciones en la base de la síntesis moderna. A efectos prácticos, el concepto de herencia biológica quedó circunscrito al de herencia genética y las especies reducidas a combinaciones eficientes de genes, es decir, de unidades discretas de información funcional, ubicadas en los cromosomas, con una expresión sencilla y lineal definida por el *dogma central de la biología molecular* (DCBM). Genes que no sólo proveían del material idóneo para sustentar la evolución darwiniana, sino que, en sí mismos, podían ser reconocidos como sujetos del cambio evolutivo por selección natural (Dawkins 1979). Como resultado, buena parte de las disciplinas más clásicas dedicadas al estudio de la evolución (como la embriología, la morfología o la paleontología) quedaron eclipsadas por el genocentrismo y la genética de poblaciones.

En cualquier caso, no cabe duda de que la genética clásica marcó en gran medida la agenda de la síntesis moderna y, aún hoy, es fácilmente reconocible su impacto en biología evolutiva. Basándose en la revisión de un buen número de libros y manuales (Gilbert y Epel 2009, Shapiro 2011, Piqueras et al. 2002, Jablonka y Lamb 2005, Fontdevila y Moya 2003, Carrión 2003, entre otros) se considera un hecho evidente el que la genética clásica contiene una serie de premisas esenciales de la síntesis moderna, que garantizan su validez y establecen su marco de aplicación. Estas premisas se han sintetizado en los siguientes ocho puntos: 1) el DNA constituye el material hereditario fundamental; 2) los genes son fragmentos discretos de DNA que (en general) codifican proteínas y son la unidad de información biológica; 3) la información genética subyace en todos los aspectos fundamentales de la forma y la función biológica; 4) esta información se expresa de forma esencialmente lineal a través del DCBM y 5) se hereda siguiendo las leyes de Mendel aun con algunas desviaciones epistáticas o efectos poligénicos; 6) las modificaciones sobre el DNA son azarosas y de carácter individual, es decir, independientes de mecanismos activos internos o externos al organismo, reciben el nombre de mutaciones

y son producto de errores en la duplicación y de agentes mutagénicos no dirigidos; 7) las mutaciones producen variabilidad poblacional sobre la que actúa la selección natural; y 8) sólo la información con base genética es heredable en sentido estricto, por lo que las modificaciones fisiológicas de los organismos y la información circunscrita al ambiente no se transmite más allá del estímulo y no constituyen verdaderos caracteres hereditarios y, por lo tanto, su modificación no atañe a la biología evolutiva.

En este capítulo se revisarán los conocimientos actuales sobre las bases materiales y los canales de circulación de la información biológica, y se argumentará que las premisas anteriores son insostenibles en función de la complejidad real de los sistemas de información. Ciertamente, ya a partir de la segunda mitad del siglo XX comenzaron a aparecer indicios de que esta visión de la información biológica era una simplificación de la realidad: los genomas no podían ser descritos como simples cadenas ordenadas de genes, sino que estaban salpicadas por un gran número de secuencias no codificantes, contenían elementos móviles y secuencias adquiridas por vía horizontal; los eventos de simbiogénesis se salían de la genética de poblaciones y los virus evadían el DCBM, etc. Sin embargo, el cambio de siglo supuso una verdadera revolución técnica, disciplinar y finalmente conceptual. La naciente biología de sistemas, con las nuevas tecnologías de la genética molecular y, especialmente, la secuenciación de genomas, ha puesto de manifiesto la extrema simplicidad y la insuficiencia de la genética clásica hasta límites insospechados.

Además, en este capítulo se presentará el concepto de “*bucle organismo-ambiente*” (Herdía 2012) como una expresión consecuente con los flujos bidireccionales de información que experimentan los sistemas biológicos con su entorno a través de tres canales ideales: el genético, el epigenético y el ambiental. Por medio de una revisión centrada en estos canales, se expondrán algunas cuestiones fundamentales para el desarrollo posterior del texto, como la herencia epigenética, la transferencia horizontal de material genético o el codesarrollo. Finalmente, se explorará el concepto de “*potenciación evolutiva*”, enmarcándolo dentro de este bucle de información, y se reivindicará el papel activo del organismo en su propia evolución como un elemento clave dentro de la biología evolutiva. Una noción esencial cuyas bases (en coincidencia con la argumentación de otros autores) deben ser legítimamente reconocidas en el mismo transformismo de Lamarck.

3.2. Información genética: caracterización, regulación y expresión

La *información genética* puede ser definida como toda aquella contenida y codificada dentro de la molécula desnuda de DNA¹ a modo de secuencia de nucleótidos. Esta información ha sido estudiada y considerada fundamentalmente en torno al concepto de gen como la unidad fundamental encargada, por un lado, de contener la información necesaria para desarrollar las funciones y la organización del organismo, y, por otro, de conservar y transmitir dicha información a las siguientes generaciones en forma de paquetes discretos.

Un *gen*, en lo que quizá puede considerarse su definición más conciliadora y consensuada, es un segmento de DNA cuya secuencia es estructuralmente reconocible como un marco abierto de lectura (ORF), que contiene información para la producción de una molécula peptídica (ya sea polipéptido o proteína), la cual realizará una serie de funciones estructurales o enzimáticas dentro de la célula o del organismo (Gerstein et al. 2007, Pearson 2006, Brown 2007).

La forma y dirección en la que se expresa la información genética ha sido tradicionalmente explicada a través del *dogma central de la biología molecular* (DCBM). El DCBM es una cadena de orden causal que viene a sintetizar las conclusiones de los genetistas de la segunda mitad de siglo XX sobre la jerarquía entre el gen y el carácter, y la independencia del material genético respecto del ambiente. El DCBM puede esquematizarse según una serie de relaciones lineales y unidireccionales, que pueden resumirse en cinco puntos generales: 1) los genomas están compuestos por DNA y divididos funcionalmente en genes, que constituyen la unidad última de la información biológica; 2) el DNA puede copiarse a sí mismo mediante la replicación; 3) los genes de DNA son transcritos a intermediarios de RNA; 4) que, o bien finalmente se traducen a proteínas a través de un código genético de correspondencia entre el lenguaje nucleotídico del RNA y el de aminoácidos, o bien se acoplan a proteínas para producir la maquinaria necesaria para este proceso de traducción; 5) por lo que, salvo contadas excepciones, las proteínas son el agente efector de la información genética para la expresión de los caracteres (Piqueras et al. 2002, Shapiro 2010, 2011). Como indica John S. Mattick:

“... Perhaps the most fundamental belief in molecular biology is that genes are generally protein coding – an extension of the central dogma and the fundamental ethos of biochemistry. The central dogma holds that genetic information

¹Todos los acrónimos utilizados para las biomoléculas proceden de su designación en inglés, según la corriente actual entre especialistas de habla hispana.

flows from DNA to RNA to proteins. However, this usually have been interpreted to mean that genetic information flows from DNA to proteins via RNA – that is, that genes are generally synonymous with proteins, and genetic output is entirely or almost entirely transacted to proteins. . . The exceptions are genes that encode infra-structural RNAs (rRNAs, tRNAs) that are required for protein synthesis...” (Mattick 2004).

De esta forma, de acuerdo al DCBM, el gen pasa a ser el agente último de los rasgos y caracteres del individuo, ya sean físicos, metabólicos o conductuales, a través de la expresión de proteínas efectoras codificadas en el DNA. La propia regulación de la información genética es llevada a cabo a través de enzimas y factores de transcripción, codificadas a su vez por genes, que a su vez reprimen o activan la expresión de otros genes (Piqueras et al. 2002).

En cuanto a la evolución de la información genética, existe amplio consenso en que ésta es consecuente a mutaciones producidas por errores de copia espontáneos o inducidos por agentes no dirigidos, azarosas en la terminología habitual, cuya expresión genera un espectro de variabilidad fenotípica dentro de las poblaciones susceptible a la selección natural. En consecuencia, la configuración final de los genomas es debida, primero, a los fenómenos de mutación que alteran la secuencia del DNA (en última instancia, la información que codifica) de forma esencialmente fortuita en tiempo y dominio físico (*loci*), y, segundo, al efecto de la selección natural, que fija y homogeneiza las variantes genéticas (alelos) de mayor eficiencia dentro de la población en función de fenómenos de supervivencia y reproducción diferencial. Por tanto, la evolución de los genomas es, desde el punto de vista convencional de la síntesis moderna, un reflejo de la evolución general de los organismos que deriva de una relación causal entre genotipo y fenotipo.

Sin embargo, esta visión clásica y cartesiana de la información genética parece ser incompatible con los descubrimientos de la última década procedentes de la biología de sistemas, especialmente de aquellos obtenidos por los proyectos de secuenciación de genomas. Según indican algunos autores, como James Shapiro, el DCBM y las interacciones lineales que describe deben de ser abandonadas en favor de planteamientos mucho más completos y complejos (Shapiro 2010, 2011). Ciertamente, la expresión y la regulación de la información genética ha resultado extremadamente compleja y, lejos de seguir un comportamiento lineal o causal, se desarrolla en circuitos interrelacionados, basados en la interacción en red de elementos (GRN) y en funciones alternativas para las secuencias codificantes.

Aun sin salirse de las unidades categorizadas como genes, existen varios mecanismos que dotan de una importante complejidad de expresión a las GRN, como los implicados en la formación de diferentes transcritos a partir de una secuencia de DNA en función de las condiciones celulares y ambientales. Por ejemplo, el *splicing alternativo* (AS) es un mecanismo común, anidado en el proceso de maduración de los RNA mensajeros (mRNA) de los organismos eucariotas conocido como *splicing*. Quizá sea conveniente recordar que el *splicing* es un mecanismo postranscripcional que se da sobre los transcritos de genes eucariotas, divididos en exones (segmentos codificantes) e intrones (segmentos no codificantes), que se puede resumir como un mecanismo de “corte y empalme” que elimina aquellos segmentos (en principio intrones) no destinados a ser traducidos como parte de la proteína final. Como resumen Eddo Kim y colaboradores:

“... *Splicing is the process by which introns are removed from an mRNA precursor (pre-mRNA) and exons are ligated to form a mature mRNA [...] Alternative splicing is a mechanism, by which more than one mRNA transcripts are generated from the same mRNA precursor due to variations in the incorporation of coding regions, giving rise to functionally different proteins...*” (Kim et al. 2007).

Por tanto, el AS se da cuando una misma secuencia genética se transcribe y madura para dar lugar a diferentes mRNA (y proteínas en última instancia) por medio de un fenómeno de corte y empalme por diversos puntos, a través de varios mecanismos como son exclusión de exones, señales de *splicing* en 3' y en 5' o retención de intrones (Blencowe 2006, Kim et al. 2007, Reddy 2007). Sorprendentemente, el fenómeno de AS ha resultado ser muy común en los circuitos de expresión y regulación genética eucariota, según indican estudios recientes. Por ejemplo, se calcula que del 92 % al 94 % de los genes humanos sufren AS y, dado que el 6 % restante lo constituyen genes con un único exón y por tanto un único transcrito constitutivo, los autores de la investigación concluyen que el AS es un fenómeno esencialmente “*universal para los genes humanos con múltiples exones*” (Wang et al. 2008). Estos resultados sobre el AS en humanos son coherentes con las estimaciones dadas para otras especies animales, como la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), con cerca del 40 % de sus genes implicados en este proceso (Blencowe 2006), y vegetales, como *Oryza sativa* y *Arabidopsis thaliana*, con un 21 % y 22 % respectivamente (Reddy 2007). Respecto al número de formas alternativas, en humanos, por ejemplo, se ha demostrado una media de tres variantes de transcrito por *locus* (Kimura et al. 2006), la mayoría de ellos como pequeñas modificaciones más que como formas radicalmente distintas (Wang et al. 2008). No obstante, el número de variantes no es universal y un único gen puede dar lugar a una enorme variedad de transcritos. Como ejemplo extremo,

se puede citar el caso del gen *Dscam* de *D. melanogaster*, con unas 38.000 variantes de *splicing* (Blencowe 2006). Por otra parte, se ha sugerido una fuerte relación entre el AS y la expresión diferencial de los genes en los tejidos animales, así como en la modificación dentro de las interacciones proteicas y de las redes genéticas (Blencowe 2006, Wang et al. 2008). En humanos, por ejemplo, se ha demostrado que hasta el 80 % de las variantes de *splicing* están implicadas en la expresión específica de los tejidos, y se sugiere que el AS es uno de los principales actores implicados en la evolución de la complejidad fenotípica de mamíferos (Wang et al. 2008). Esta expresión alternativa, en tiempo y tejido, parece estar regulada para los diferentes subconjuntos de genes de las mismas rutas y procesos, bajo patrones y pautas comunes que han llevado a la reciente proposición de un “código de *splicing*” (Blencowe 2006, Barash et al. 2010, Tejedor y Valcárcel 2010). Dicho código ha sido obtenido mediante herramientas informáticas a partir de las características de las secuencias de RNA, la secuencia en sí y los datos de expresión diferencial de los productos de AS en diferentes tejidos. El código es capaz de predecir patrones de *splicing*, así como identificar secuencias de regulación y programas de diferentes tejidos (Barash et al. 2010).

Por otro lado, los promotores alternativos constituyen otro importante mecanismo para la expresión de isoformas alternativas a partir de una misma secuencia genética. Cabe recordar que el promotor es la región del gen a la que se une la maquinaria de transcripción (polimerasas y factores de transcripción). No obstante, las secuencias codificantes pueden contener más de una región promotora, esto es, pueden poseer promotores alternativos que marcan inicios de la transcripción en diferentes puntos de la secuencia. La lectura a partir de un promotor u otro conlleva la elaboración de diferentes transcritos y proteínas, que incluyen partes distintas de la secuencia original. Y este, de nuevo, ha resultado ser un fenómeno común en los sistemas de información genética. En humanos, por ejemplo, se estima que más del 50 % de los genes poseen promotores alternativos, que contribuyen a generar una media por *locus* de más de siete formas alternativas (Kimura et al. 2006). En *D. melanogaster*, esta cifra es cercana al 14 %, y de estos, se calcula una media de dos promotores por gen (Zhu y Halfon 2009). Tal como ocurría con el AS, los promotores alternativos están implicados en la expresión diferencial de los genes en tiempo y tejido, proporcionando secuencias de regulación específicas y alterando la estructura de las proteínas de los genes implicados, así como posiblemente afectando a la regulación de genes adyacentes (Kimura et al. 2006, Landry et al. 2003).

Además de la variedad de transcritos producidos mediante los mecanismos de AS y por los promotores alternativos, es posible citar otros mecanismos implicados en la regulación y en la expresión de isoformas alternativas, como la activación modular dada por los di-

ferentes *enhancers* dentro de un gen (Gilbert y Epel 2009) y la poliadenilación alternativa (AP) del transcrito, la cual se da en más del 50 % de los genes humanos (Zhang et al. 2005). En balance total, la expresión de isoformas alternativas es un fenómeno conspicuo en el genoma humano. De hecho, se considera que cada gen se expresa alternativamente de forma simultánea, con un registro de 10-12 isoformas por gen por línea celular (Djebali 2012). Como conclusión, en consecuencia a estos mecanismos (AS, promotores alternativos, AP, *enhancers*, etc.) una misma secuencia génica puede ser leída de forma diferente según el contexto celular y ambiental, y es posible desarrollar una expresión diferente en función del tejido y del momento del desarrollo. Por otra parte, estructuralmente hablando, la identidad de los genes también está sujeta a complicaciones que dificultan una definición topológica sencilla y canónica. Un mismo fragmento físico de DNA (*locus*) puede albergar varias secuencias solapadas, ya sea en el mismo sentido de lectura o en sentidos contrarios, al tiempo que dos o más fragmentos del gen pueden estar localizados en puntos distantes del cromosoma, requiriendo de un proceso de empalme o *trans-splicing* que liga los exones de diferentes *loci* para formar el transcrito de mRNA y la subsiguiente proteína (The ENCODE Project Consortium 2007, Gerstein et al. 2007). De esta forma, la información de una proteína puede encontrarse repartida entre distintas localizaciones del genoma, mientras que una misma secuencia puede albergar información para varios transcritos e, incluso, es posible encontrar varios genes solapados en el mismo o diferente sentido de lectura (Ibíd.).

La expresión e interacción de los genes codificantes y de sus proteínas, con toda su complejidad regulatoria, constituyen un canal por el que circula la información biológica a través del genoma y del transcriptoma. No obstante, en contra de las asunciones originales del DCBM, la producción de proteínas no es el único ni el principal destino de la información genética. De hecho, quizá uno de las conclusiones más sorprendentes y fundamentales de la biología de la última década es la emergencia del RNA como pieza central de la información genética. Los RNA no codificantes (ncRNA) son moléculas transcritas a partir de secuencias genéticas que no están asociadas a la traducción de proteínas, que participan en procesos celulares y de regulación genética. Ya los primeros resultados del proyecto ENCODE para la identificación de los elementos funcionales del genoma humano concluyeron que éste es profusamente transcrito a ncRNA (The ENCODE Project Consortium 2007), y estas conclusiones han sido confirmadas y expandidas recientemente con la publicación y los resultados del análisis completo de esta “*encyclopedia*” de la información genética humana (Maher 2012, Djebali et al. 2012, Ecker 2012). De hecho, según los resultados del proyecto ENCODE, el 80,4 % del genoma humano participa en al menos una función bioquímica, incluyendo más de 70.000 regiones promotoras, 400.000 *enhancers* y 2,9 millones de secuencias DHS (relacionadas directamente con los elementos reguladores de todo tipo, como *enhancers*, promotores, *insulators*, etc.), así como nume-

rosas regiones con transcripción a ncRNA, indicando que el 62,1 % y el 74 % del genoma humano es transcrito de forma primaria y procesada respectivamente (Djebali et al. 2012, Maher 2012, Ecker 2012, Thurman et al. 2012). Como resume Joseph Ecker:

“... One of the more remarkable findings described in the consortium’s ‘entree’ paper is that 80 % of the genome contains elements linked to biochemical functions, dispatching the widely held view that the human genome is mostly ‘junk DNA’. The authors report that the space between genes is filled with enhancers (regulatory DNA elements), promoters (the sites at which DNA’s transcription into RNA is initiated) and numerous previously overlooked regions that encode RNA transcripts that are not translated into proteins but might have regulatory roles...” (Ecker 2012).

Por otra parte, las conclusiones generales de este proyecto (complejidad regulatoria y funcionalidad general del genoma) parecen coincidir con las obtenidas en estudios similares para otras especies como ratón (Carninci 2010, Amaral et al. 2008, The ENCODE Project Consortium 2007), *D. melanogaster* (Roy et al. 2010) y *C. elegans* (Gerstein 2010).

En lo que se refiere a la variabilidad molecular, los ncRNA son transcritos a partir de diferentes tipos de elementos genómicos, que incluyen secuencias codificantes (genes), elementos móviles, intrones, virus endógenos, pseudogenes, etc., para dar lugar a una enorme diversidad de variantes en longitud y características de origen: siRNA, miRNA, piRNA, snoRNA, tiRNA, rasiRNA, etc. (Hüttenhoffer y Schattner 2006, Hannon et al. 2006, Carninci 2010). El mecanismo mejor conocido por el cual los ncRNA llevan a cabo sus funciones reguladoras es la llamada *interferencia por RNA* (RNAi). En la RNAi, pequeños transcritos de origen exógeno (como partículas víricas o RNA foráneo) o de origen endógeno (productos celulares) son procesados y exportados (en el caso de ser endógenos) desde el núcleo al citoplasma, en donde se asocian a un complejo RNA-proteína (ribonucleoproteína, RNP) destinado a la fragmentación y silenciamiento de cualquier RNA libre en la célula con una secuencia complementaria a la suya. A través de este mecanismo actúan los “*micro-RNA*” (miRNA) y “*small interfering-RNA*” (siRNA), pequeños transcritos celulares destinados a la regulación. De esta forma, miRNA y siRNA son capaces de regular *in trans* la expresión de los genes, al silenciar sus transcritos. La participación de estos pequeños RNA no codificantes ha sido constatada en diferentes escenarios celulares que van desde la respuesta inmune de los vegetales ante agentes víricos, hasta las rutas del desarrollo embrionario en animales, pasando por la diferenciación de células hematopoyéticas, la apoptosis y la proliferación celular (Nair y Zavolan 2006). En algunos casos,

los miRNA pueden actuar como interruptores en las decisiones de activación-represión o como sintonizadores en fino de la expresión genética (Hannon et al. 2006). Además, estos y otros ncRNA están implicados en funciones quizá menos específicas, que incluyen: regulación epigenética del DNA, formación de la heterocromatina, inactivación y compensación de dosis del cromosoma X de mamíferos, represión de elementos móviles, guía de modificaciones químicas de otros ncRNA, maquinaria del spliceosoma y de la telomerasa, etc., además de funciones desconocidas, según sugieren los patrones de expresión específicos en tiempo y tejido (Matera et al. 2007, Kawaji y Hayashizaki 2008, Amaral et al. 2008, Hannon et al. 2006, Hüttenhoffer y Schattner 2006, Nair et Zolov 2006, Carninci 2010).

Por lo tanto, la información genética se presenta como un sistema complejo, altamente regulado y compartimentado modularmente. Las secuencias codificantes de proteínas (genes) exhiben dinámicas no lineales en su expresión y su regulación, a través de las cuales no es posible asociar una secuencia a un único transcrito y viceversa. Además, el genoma es profusamente transcrito a moléculas de ncRNA cuya función fundamental es la regulación en *trans* de la expresión génica, el control de la maquinaria celular y el silenciamiento de elementos foráneos. Toda esta información se expresa a través de redes complejas sujetas al contexto celular, genético y ontogenético, y queda almacenada y circunscrita a una unidad física indivisible: el genoma.

3.2.1. El genoma como unidad estructural: composición y evolución

El genoma es el complemento genético completo de un organismo (Brown 2007). Los genomas están generalmente constituidos por DNA (aunque algunos tipos de virus tienen genomas de RNA) y éste se asocia a proteínas estructurales para organizarse en fibras de cromatina o cromosomas según el estado de compactación y el momento del ciclo celular. Por lo tanto, un genoma incluye el conjunto total de las secuencias nucleotídicas de los cromosómicas, refiriéndose fundamentalmente al DNA de origen nuclear (aunque puede especificarse en el caso de orgánulos). La tecnología para la secuenciación de genomas ha supuesto, sin ninguna duda, una revolución técnica y conceptual en la biología moderna. Al poder analizar y anotar las secuencias genéticas completas de un organismo, la composición de los genomas ha podido ser estudiada en detalle y, al comparar entre genomas de distintos organismos, ha sido posible extraer interesantes datos sobre la evolución molecular de los mismos. Aunque la secuenciación de genomas comenzase décadas antes, con la anotación de virus, de algunas especies bacterianas y de eucariotas modelo, la verdadera sorpresa llegaría con el primer borrador del genoma humano en 2001. Éste

indicaba, entre otros resultados, que el número de genes es muy inferior al predicho por las experiencias e hipótesis previas, que la fracción mayoritaria del DNA se corresponde con secuencias repetidas –incluyendo una gran cantidad de retrovirus endógenos y otras secuencias afines– y que la complejidad del interactoma humano es superior a la atribuida al de los invertebrados (International Human Genome Sequencing Consortium 2001). Ahora, más de diez años después de este primer borrador, numerosos genomas han sido secuenciados y, aunque cada caso es particular, es posible tener un conocimiento más o menos general de cuál es su arquitectura en común, sus componentes y su comportamiento evolutivo. De hecho, todos los genomas eucariotas secuenciados están formados por una serie de elementos comunes, que se agrupan estructuralmente en las siguientes categorías: secuencias génicas (codificantes de proteínas), elementos móviles, pseudogenes y secuencias altamente repetidas (Piqueras 2003, Brown 2007).

Según se ha indicado previamente, los genes se corresponden con marcos de lectura abierta (ORF) que codifican para la producción de proteínas. Aunque en bacterias estos constituyen el mayor porcentaje del genoma, para los eucariotas consiste en una fracción sorprendentemente reducida. Así, en humanos, por ejemplo, los genes (secuencias codificantes) constituyen poco más del 1% del total del genoma, y unos valores similares han sido publicados para otros mamíferos (Maher 2012, International Human Genome Sequencing Consortium 2005). La fracción génica de los genomas, además de haber sido sobrestimada, ha resultado poco representativa de la complejidad respectiva de las especies. Por un lado, el número total de genes no es un distintivo de su complejidad. Por ejemplo, el número de genes presentes en el genoma humano es cercano a los 25.000, mientras que animales distantes filogenéticamente como son, nematodos, anfibios y anémonas, tienen cerca de 20.000, 21.000 y 18.000 genes respectivamente (Kimura et al. 2006, Putnam et al. 2007, Putnam et al. 2008, Maher 2012). Es más, el número de genes en vegetales supera con creces al de los animales secuenciados y, por ejemplo, la planta de arroz (*Oryza sativa*) presenta unos 37.500 genes codificantes y la vid (*Vitis vinifera*) 30.000 (The International Rice Genome Sequencing Project 2005, The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization 2007). Por otro lado, la homología general de las secuencias genéticas entre especies filogenéticamente distantes indica que la evolución de las mismas, más que un fenómeno de divergencia gradual a través de mutaciones puntuales y su selección, es un proceso esencialmente de conservación, amplificación y reutilización de unos módulos funcionales, cuyo origen se remonta, en el caso de los metazoos, a los orígenes del grupo. Cabe recordar que las secuencias genéticas similares entre sí, para las cuales es posible establecer un origen evolutivo común, reciben el nombre de homólogos. La homología genética puede darse en las secuencias duplicadas dentro del mismo genoma (*parálogos*) o entre genomas de especies distintas (*ortólogos*). Volviendo al tema, la homología genética entre especies re-

lativamente cercanas es muy alta. Por ejemplo, la comparación entre el genoma humano y el del ratón (*Mus musculus*) indica que cerca del 99 % de los genes tienen algún homólogo identificable de una especie a la otra (The Mouse Genome Sequencing Consortium 2002). Del mismo modo, las diferencias totales a nivel de secuencia de nucleótidos en los genes es cercana al 1 % entre el genoma humano y el del chimpancé (*Pan troglodytes*) (The Chimpanzee Sequencing Analysis Consortium, 2005). Incluso alejándose en la filogenia animal, las homologías genéticas siguen siendo sorprendentemente elevadas. De hecho, el 82 % de los genes del genoma de la zarigüeya (*Monodelphis domestica*) tienen homólogos en *Homo sapiens*, y los autores de su secuenciación subrayan como resultado:

“... True innovations in protein-coding genes seems to be relatively rare, with lineage-specific differences being largely due to diversification and rapid turnover in gene families involved in environmental interactions...” (Mikkelsen et al. 2007).

De una forma similar, el genoma de la rana de uñas (*Xenopus tropicalis*) exhibe un nivel de sintenia (correspondencia física dentro de los cromosomas) substancial con los genomas de la gallina y del ser humano, donde el 60 % de los genes pueden ser directamente asociados con los ortólogos de una o de ambas especies, sugiriendo una “*extensiva sintenia conservada*” dentro de los tetrápodos (Hellsten et al. 2010). El genoma del anfioxo (*Branchiostoma lanceolatum*), considerado como el más basal de los animales cordados, presenta una extensiva sintenia conservada con *H. sapiens* y otros vertebrados (Huang et al. 2008). A partir de la comparación con dichos genomas, los autores del anterior estudio han identificado cerca de 8.500 familias genéticas que han sido conservadas y expandidas desde el origen de los cordados, comprometiendo a 13.401 genes de *H. sapiens* y 13.216 del tunicado *Ciona intestinalis*, abogando por la duplicación ancestral de los genomas y su reorganización completa en la evolución de los genomas vertebrados (Putnam et al. 2008). Por otra parte, los datos sobre el genoma de la anémona *Nematostella vectensis* indican que más de 12.000 transcritos predichos se encuentran dentro de familias génicas de los eumetazoos y son atribuibles a ortólogos de otros animales. Los autores del proyecto afirman que cerca de dos tercios de los genes humanos (13.830) son descendientes del conjunto genético ancestral de los eumetazoos a través de subsecuentes expansiones de las familias génicas, y lo mismo puede decirse para el 50 % de los genes de *D. melanogaster* y el 40 % de los genes de *C. elegans* (Putnam et al. 2007). Finalmente, indagando en las bases de la evolución animal, la secuenciación del genoma de la esponja *Amphimedon queenslandica* ha desvelado que éste cuenta con un repertorio de genes de desarrollo elementales (incluyendo factores de transcripción y de señalización, de adhesión celular y apoptosis, pero no genes HOX) similares a los de animales bilaterales más complejos

(Srivastava et al. 2010). Por otra parte, parece que muchos de los genes implicados en la adhesión y en las rutas de señalización celular serían basales en los animales, al estar ya presentes en el genoma del coanoflagelado *Monosiga brevicollis* (King et al. 2008). No obstante, resulta interesante que las herramientas implicadas de forma específica en el desarrollo embrionario y en el sistema inmune parecen ser una verdadera innovación genética de los metazoos, según los autores del estudio, con un origen “aún incierto” (Ibíd.), es decir, no trazable mediante el supuesto de modificación gradual de los genes.

De hecho, lo que parece inferirse de los datos generales de la genómica comparada es que la evolución de las secuencias génicas dentro de los genomas, más que en la modificación gradual de genes y alelos, está marcada por procesos de duplicación, mezcla y cambios en la expresión y regulación de elementos ancestrales que son reutilizados una y otra vez (Gilbert y Epel 2009, Shubin et al. 2009). De esta forma, se considera que los genomas pueden ser entendidos como repositorios de información, cuyos elementos son utilizados o inhabilitados de manera recurrente a lo largo de la evolución. Esta sería una consideración en concordancia con, por ejemplo, la pérdida de la dentición en quelonios, aves y mamíferos cetáceos, mediada por la interrupción paralela del mismo conjunto de genes homólogos en diferentes momentos cronológicos (Abramyan et al. 2013). Del mismo modo, es coherente con la reaparición de caracteres ancestrales, como es la formación completa de dígitos con garras en las extremidades anteriores de los polluelos del hoatzin (*Ophistocomus hoatzin*), así como la recuperación de las alas en algunas especies de fósquidos y en la expresión (experimentalmente inducida) de dientes en las gallinas domésticas (*Gallus gallus*) (Wu et al. 2009, Whiting et al. 2003). Sin embargo, esta noción es especialmente patente para aquellos genes considerados como parte de un “genetic toolkit” ancestral, un conjunto de elementos genéticos muy conservados que participan de manera invariante en procesos básicos del desarrollo embrionario de los diferentes *fila* animales (Shubin et al. 2009). Por ejemplo, el gen *Pax-6* participa indistintamente en las rutas morfogénicas de animales filogenéticamente distantes, a través de rutas de desarrollo paralelas, para dar lugar a unos órganos que son análogos anatómicamente pero homólogos genéticamente: los ojos. Así pues, la proteína del gen *Pax-6* inicia el desarrollo del ojo en artrópodos y vertebrados, pero además, se ha comprobado experimentalmente que la expresión ectópica del *Pax-6* de *D. melanogaster* en el tejido epitelial de anfibio (*Xenopus laevis*) desencadena en este último la diferenciación de células de la retina, demostrando una homología morfogénica subyacente entre ambas especies (Gilbert y Epel 2009, Gould 2004). Como afirman Shubin y colaboradores:

“... the available data suggest that the eyes of jellyfish, squid, arthropods and vertebrates are not the product of rampant convergent evolution, as once thought,

but parallel evolution that is based on a shared history of generative mechanisms and cell types – deep homologies – established early in animal evolution...” (Shubin et al. 2009).

Aunque los ejemplos de familias génicas conservadas y amplificadas son muy abundantes, incluyendo los ya clásicos ejemplos de las globinas y del sistema mayor de histocompatibilidad, quizá el caso más relevante en la evolución de genes codificantes (y sus consecuencias fenotípicas) sea el de los genes *HOX*. Los genes homeóticos, dirigen, a través de sus proteínas, el establecimiento de los módulos de expresión del eje embrionario, que finalmente se traducen en órganos y estructuras anatómicas. Los genes *HOX* son la familia de genes homeóticos más representativa del desarrollo animal, que se caracteriza tanto por la estrecha homología entre sus componentes como por el sorprendente ordenamiento físico de los mismos, dado que los distintos genes *HOX* se encuentran dispuestos en serie contigua, en tándem, a lo largo de los cromosomas de acuerdo al patrón de expresión que se observa en el cuerpo del embrión (Piqueras et al. 2002, Gilbert y Epel 2009). Aunque el origen de los genes *HOX* permanece elusivo (Patel y Prince 2000, García-Fernández 2005), existe el consenso de que estos aparecieron (sin mayor explicación) con los primeros eumetazoos, junto con toda una batería de genes que no están presentes en parazoos ni en coanoflagelados (Srivastava et al. 2010, King et al. 2008). De nuevo, el principal mecanismo implicado en la evolución de los genes *HOX* es la expansión conservativa por duplicación y divergencia y, de hecho, todo apunta a que este fenómeno habría sido esencial en la evolución morfológica de los animales (García-Bellido 1999, Wagner et al. 2003). Tal como afirma Jordi García-Fernández:

“... Once called the <Rosetta stone> of developmental biology, the homeobox continues to fascinate both evolutionary and developmental biologists. The birth of the homeotic, or Hox, gene cluster, and its subsequent evolution, has been crucial in mediating the major transitions in metazoan body plan...”

Y, en lo que respecta a su relación con las otras familias de genes homeóticos:

“... Comparative genomics studies indicate that the more recently discovered ParaHox and NK clusters were linked to the Hox cluster early in evolution, and that together they constituted a ‘megacluster’ of homeobox genes that conspicuously contributed to body-plan evolution...” (García-Fernández 2005).

Este autor sugiere que la evolución de estos tres “clusters” sería debida a varias rondas de duplicación completa y amplificación, y su adquisición temprana podría estar implicada en la diferenciación de las capas embrionarias (endodermo, mesodermo y ectodermo) de los eumetazoos (Ibíd.). Por otra parte, el rol evolutivo de los genes HOX ha sido propuesto y corroborado en diversas ocasiones, como para la transición abrupta hacia la hexapodia de los insectos desde la condición ancestral (Ronshaugen et al. 2002), la evolución en el número de vertebras en los vertebrados (Müller et al. 2010), la transformación de los autópodos en alas (Vargas et al. 2008), etc., así como a través de los clásicos experimentos con mutantes homeóticos (Gilbert y Epel 2009).

Aunque sin duda las modificaciones sobre las proteínas y las secuencias que los codifican (especialmente a través de procesos de duplicación y combinación sobre la adquisición temprana de los mismos) han debido estar implícitos en las grandes remodelaciones evolutivas y en adaptaciones más recientes, la mutación sobre este tipo de secuencias no parece ser un fenómeno suficiente en sí mismo para explicar las bases de la evolución de los genomas ni de los organismos. De hecho, son muchas las evidencias a favor de que la evolución, a modo de “*chatarrero*” según François Jacob, se basa en la remodelación y reutilización de módulos funcionales más que en la creación de nuevos genes por la acumulación lenta de mutaciones puntuales favorecidas por selección (Jacob 1977, Fraser 2009).

En conclusión, dado el elevado grado de conservación de los genes a lo largo de la filogenia, así como la falta de correspondencia entre su número y la complejidad final del organismo, deben existir otros niveles superpuestos de información que contribuyan a la organización biológica y al cambio evolutivo. De hecho, la expresión y la regulación no lineal de la información genética llevada a cabo por promotores alternativos y señales AS, así como por los mecanismos de *trans-splicing*, AP, *enhancers*, etc., aboga por un escenario complejo basado de en la fluidez de las interacciones más que en la caracterización individual de los elementos para abordar los diferentes niveles de complejidad que se infiere de la comparación entre especies y organismos (Blencowe 2006, Wang et al. 2008, Barash et al. 2010, Tejedor y Valcárcel 2010, Kimura et al. 2006, Landry et al. 2003). No obstante, la adquisición de nuevas secuencias reguladoras y la duplicación de elementos genéticos preexistentes no se corresponde con los mecanismos de cambio puntual invocados por la síntesis moderna, sino que, al parecer, requiere de mecanismos moleculares más complejos, capaces de aunar diversidad y consenso, dispersión y conservación. Y de hecho, con frecuencia estos fenómenos son asociados a la actividad de los más abundantes y enigmáticos pobladores del genoma: los elementos móviles.

3.2.2. Elementos móviles: la rebelión de la basura

Quizá una de las más grandes sorpresas de la secuenciación del genoma humano fue, por contraposición a la baja representación de la fracción genética codificante, la extrema abundancia de secuencias repetidas que, en gran medida, son atribuibles a *elementos móviles o transponibles* (TE) (International Human Genome Sequencing Consortium 2001, 2005). Los TE son secuencias genómicas con la sorprendente capacidad de moverse dentro de los cromosomas, ya sea de forma directa o a través de intermediarios de RNA, cambiando de posición o dispersando nuevas copias. Históricamente, los TE han sido foco de controversia desde su descubrimiento por Barbara McClintock, en 1983, como secuencias sin *locus* fijo y, posteriormente, siendo calificados (no sin cierta presunción antropocéntrica, Federoff 2012) por Ohno (en 1972) como “*DNA basura*” sin función, que dificultan la replicación de los genomas, y como “*DNA egoísta*”, bajo la particular visión evolutiva de Dawkins (1979). No obstante, como se expondrá a continuación, esta concepción de los TE como elementos inútiles, si no parasitarios, es puesta en duda por el ingente volumen de evidencias y estudios que vindican el papel fundamental de estas secuencias dentro de la evolución general de los genomas y su participación activa en las dinámicas de regulación y expresión de la información genética (Shapiro 2005-2011, Lynch et al. 2011, Oliver y Greene 2011, Hedges y Batzer 2005, Kazazian 2004, Sandín 1995, Federoff 2012, Kunarso et al. 2010, etc.).

Aunque mucho menos representativos en hongos y protistas (Dean et al. 2005, Ambrust et al. 2004), los TE conforman un porcentaje mayoritario, cercano al 50 % en muchos casos, del DNA total de los genomas de plantas y animales (Mikkelsen et al. 2007, International Rice Sequencing Project 2005, The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization 2007, International Human Genome Sequencing Consortium 2005, Hellsten 2010, Nene et al. 2007, The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium 2005, Mouse Genome Sequencing Consortium 2002, Federoff 2012). Generalmente, los TE son divididos en dos categorías en función a sus dinámicas de transposición: 1) los *transposones DNA*, que se movilizan siempre en forma de DNA; y 2) los *retrotransposones o retroelementos*, que se movilizan a través de copias de RNA que son transcritas a partir de la secuencia original (DNA) y se insertan en nuevas localizaciones mediante una enzima específica conocida como *transcriptasa inversa*. Mientras que tanto los transposones DNA como los retroelementos son abundantes y representativos de los genomas vegetales (Feschote et al 2002), estos últimos son, con mucho, los más representativos en los animales y los mejor caracterizados funcionalmente (Federoff 2012). Los retroelementos pueden ser a su vez subdivididos en otras categorías menores según su carácter molecular: 1) los *retroelementos con LTR* son secuencias autónomas que contienen su propia maquinaria genética de transposición y que generan secuencias flanqueantes o “*long terminal repeats*”

(LTR), e incluyen a los *retrovirus endógenos* (ERV) y secuencias afines; 2) los LINE (“*long interspersed nuclear elements*”) son secuencias autónomas que poseen igualmente enzimas las necesarias para su trasposición, pero carecen de LTR y poseen una arquitectura genética distinta a los ERV; y 3) los SINE (“*short interspersed nuclear elements*”) son elementos no autónomos de menor complejidad, que proceden de la retrotranscripción de moléculas de RNA celular y requieren de la maquinaria de otros retroelementos para su movilidad (Kazazian 2004).

Aunque la actividad de los TE está normalmente restringida dentro de los genomas mediante silenciamiento por RNA y a través de marcas epigenéticas de metilación, su movilización puntual, y su participación en mecanismos de regulación y expresión de la información genética, parece haber tenido un impacto enorme en la evolución de los organismos, fundamentalmente a través de los procesos de reordenación física de los genomas y la reestructuración (*re-wiring*) de las GRN (Kazazian 2004, Jurka 2004, Sandín 2006, Pennisi 2007, Han y Boeke 2005, Bohne et al. 2008, Shapiro 2005-2011). En lo que se refiere al potencial para producir la reordenación física de los genomas, los TE están implicados en la duplicación, delección, translocación e inversión de fragmentos cromosómicos a través de mecanismos de recombinación no homóloga y transposición (Kazazian 2005, Han y Boeke 2005, Lee et al. 2008). Dichos eventos parecen haber sido fundamentales en la evolución a gran escala de los genomas de vertebrados (Putnam et al. 2008, Hellsten et al. 2010) y de vegetales (Rieseberg y Willis 2007, The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization 2007), pero también en sucesos recientes de especiación y separación entre, por ejemplo, la especie humana y el chimpancé (Rieseberg y Willis 2007, Lee et al. 2008). De hecho, aunque, como se expuso anteriormente, la homología genética entre ambas especies es enorme, las diferencias estructurales son patentes no sólo a través de las nueve inversiones pericéntricas y una fusión cromosómica, sino también en una variabilidad estructural generada por inversiones menores, que, en al menos un 44 %, es directamente atribuible a la acción de las familias de retroelementos Alu (SINE) y L1 (LINE), así como a inserciones y delecciones discretas (Lee et al. 2008, Frazer et al. 2003, The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium 2005). Esta variabilidad estructural, además, es responsable de gran parte del espectro de variabilidad genómica entre seres humanos (una variabilidad tan compleja que, por otra parte, mina el concepto de raza, Royal y Duston 2004), a través de inversiones y variaciones en el número de copias (CNV), que en gran medida son debidas a la acción de los elementos móviles (Feuk et al. 2006, Khaja et al. 2006, Xing et al. 2009, Huang et al. 2010).

Además, los TE pueden generar efectos sobre la estructura de los genes, a través de la duplicación segmental de los mismos (recordando que éste habría sido un fenómeno esencial

en la evolución de las familias génicas) y el barajamiento de exones (*exon-shuffling*) para dar lugar a nuevas combinaciones de secuencias codificantes, a partir de los módulos y dominios preexistentes (Hedges y Batzer 2005, Han y Boeke 2005). De hecho, este habría sido un fenómeno fundamental en la evolución de las secuencias codificantes y sus proteínas finales. En palabras de James Shapiro:

“... The emergence of novel domains and protein evolution by a combinatorial process of domain shuffling are now widely recognized as the major routes to functionally novel molecules. It is of fundamental conceptual significance that the genomic basis of domain-swapping involves the rearrangement of coding segments (exons) rather than the sequential accumulation of random single base/single amino acid changes. Mobile DNA movements, rather than replication errors, serve as the primary engines of protein evolution...” (Shapiro 2010).

Realmente, parece que la contribución de los TE al proteoma es un fenómeno generalizado, ya que no sólo compromete al mecanismo de barajamiento, sino que los propios TE pueden expresarse funcionalmente como parte de los exones en los que se insertan. De hecho, es posible encontrar la huella de esta exonización en varias enzimas, proteínas de adhesión celular, de apoptosis, de unión a los ácidos nucleicos y señales de transducción de los vertebrados (Lorenc y Makołowski 2003). Además, los TE han provisto de algunas secuencias genéticas fundamentales en la evolución de los eucariotas, como son las enzimas RAG1 y RAG2 del sistema inmune, o la telomerasa, estando implicados en la configuración del sistema mayor de histocompatibilidad y en la biología reproductiva de algunos protozoos, y, como se expondrá más adelante en extensión, de los mamíferos (Kazazian 2004, Nowacki 2009, Mangeney 2007, Jurka et al. 2007).

Por otra parte, la contribución evolutiva de los elementos móviles a los genomas no sólo se limita a su extraordinario potencial como reordenadores físicos de los mismos. Muchos TE cumplen con funciones específicas dentro de los circuitos de información genética, actuando como señales de expresión alternativa y transcribiéndose a ncRNA. De hecho, los TE, al insertarse cerca de secuencias codificantes, pueden actuar, y con frecuencia actúan, como promotores alternativos, señales de poliadenilación y de *splicing* alternativo y *enhancers*, y pueden influir en el estado epigenético de dicha secuencia (Sasaki et al. 2008, Jordan et al. 2003, Landry et al. 2003, Kim et al. 2007, Han y Boeke 2005, Jurka 2004, Hedges y Batzer 2005, Nishihara et al. 2006). La frecuencia y el impacto de estos fenómenos no puede considerarse precisamente como marginal. Por ejemplo, cerca del 75 % de los genes humanos contienen un elemento L1 (LINE), normalmente integrado en

las regiones no transcritas (Han y Boeke 2005). Además, el uso de ERV (especialmente de las LTR) y de otros retroelementos como promotores no es infrecuente en el genoma humano (Han y Boeke 2005). Se estima que cerca del 25 % de los promotores humanos contienen secuencias derivadas de TE, incluyendo muchos elementos de regulación en *cis* caracterizados experimentalmente, como la “*región de control de locus*” de las globinas (LCR) y las regiones de unión entre el *scaffold* y la matriz (S/MAR) (Jordan et al. 2003). Además, cerca del 4 % de los genes humanos contienen TE en sus regiones codificantes, expresándose como exones (Kim et al. 2007, Shapiro 2010), lo que confirmaría tanto el potencial de reestructuración de los genomas como el impacto final en la funcionalidad de las GRN. Del mismo modo, han sido identificados 506 exones en el genoma del ratón (*Mus musculus*) producidos por la exonización de elementos móviles, mientras que la cifra asciende hasta 1824 en los humanos (Kim et al. 2007). Es un dato destacable el que la gran mayoría de los elementos producidos por exonización de secuencias Alu (SINE), en el genoma humano, afecten a la regulación de la traducción (Shen et al. 2011) y sean capaces de sufrir *splicing* alternativo (Kim et al. 2007). Además, estas secuencias Alu parecen estar también implicadas en la adquisición de señales de poliadenilación dentro del genoma humano, sobre el cual se han notificado cerca de cien eventos de esta índole (Shapiro 2010).

Por otra parte, al menos algunos TE pueden expresarse en forma de transcritos de ncRNA de varios tipos, que incluyen a rasiRNA (destinados fundamentalmente al control de la transposición por silenciamiento), pero también secuencias específicas de siRNA y miRNA con funciones aparentemente importantes para la biología celular y el desarrollo embrionario (Watanabe et al. 2006, Shapiro 2010, Carininci 2010, Nishihara et al. 2006, Sasaki et al. 2008). Por ejemplo, se estima que el genoma humano cuenta con al menos 200.000 sitios para el comienzo de la transcripción (TSS) correspondientes a TE, que exhiben especificidad de tejido, y, en más de un tercio de los casos, pueden actuar como promotores alternativos o a través de ncRNA que regulan regiones cercanas de la cromatina (Carininci 2010). Desde una perspectiva algo más específica, la expresión de TE ha sido estudiada en el transcriptoma de ratón, donde más de un cuarto de las secuencias cuentan con un TE en su región 3'UTR que afecta a la expresión final, y en el que se han identificado 23.000 regiones reguladoras posiblemente derivadas de TE (Faulkner 2009). También en ratón, el 13 % del total de transcritos procesados en el oocito contienen secuencias derivadas de retroelementos, que parecen estar implicadas en la regulación genética del huevo y del embrión (Shapiro 2005ab). Por otra parte, se ha observado que algunos SINE actúan en el desarrollo neuronal de los tetrápodos y están evolutivamente muy conservados (Nishihara 2006), mientras que otros están implicados en el desarrollo de áreas específicas del cerebro de los mamíferos, actuando como *enhancers* y controlando la expresión génica del telencéfalo (Sasaki 2008). Esto sugiere que los SINE cumplen con roles importantes

en el desarrollo de las redes neuronales y están plausiblemente relacionados con algunas novedades evolutivas del sistema nervioso. Una apreciación que parece no estar restringida únicamente al sistema nervioso, ya que, por ejemplo, los TE están detrás de la mayoría de las innovaciones genéticas de los placentarios: “*more than 95 % of these innovations in the placental mammals were outside protein-coding genes, and 16 % matched up to one of more than dozen transposon families*” (Pennisi 2007). De hecho, en las comparaciones a partir de la secuenciación del genoma de la zarigüeya (*M. domestica*), los autores del proyecto resaltan como resultado que, en contraste con la pobre innovación en las secuencias génicas, cerca del 20 % de los elementos no codificantes conservados (16 % correspondiente a TE) son invenciones producidas tras la separación de marsupiales y placentarios (Mikkelsen et al. 2007).

Del mismo modo, los transposones DNA específicos de los mamíferos placentarios (elementos MER20) han sido responsables en buena parte de la reorganización de las GNR de las células del endometrio de estos animales, contribuyendo a la evolución de la placentación como una novedad del grupo. Más concretamente, de los 1532 elementos codificantes reclutados en la reorganización de la GRN de los euterios, al menos el 13 % se encuentran dentro de un elemento MER20, que habría facilitado la incorporación a la nueva red a través de las señales de *splicing*, aislantes y represores, que se unen directamente a factores de transcripción esenciales para la gestación, regulando la expresión génica en respuesta a la progesterona y el cAMP (Lynch et al. 2010). Siguiendo esta misma dinámica, parece que un gran número de TE conservados aparecieron en la divergencia entre los peces agnatos y condriictios y, al parecer, “*the evolution of these sequences [was] key to the establishment of the vertebrate gene-regulatory network for development*” (Pennisi 2007).

Finalmente, los TE parecen estar también involucrados en la generación de otros componentes del genoma como son los pseudogenes y las secuencias altamente repetidas. Los pseudogenes son copias defectivas de secuencias codificantes. Estos pueden ser producidos por duplicación (pseudogenes no procesados) o integrados a partir de transcritos de mRNA mediante una transcriptasa inversa de los retroelementos autónomos (pseudogenes procesados). Los pseudogenes presentan diferencias esenciales en componentes regulatorios respecto de las copias originales, dado que la utilización del mRNA como molde excluye las secuencias de promotores, intrones y exones dentro del AS. La formación de pseudogenes procesados ha originado una enorme cantidad de SINE en los genomas (secuencias derivadas de tRNA y rRNA), pero también a otros genes celulares. Aún siendo originalmente defectivos, los pseudogenes pueden acoplarse a promotores de LTR y funcionar como nuevos elementos codificantes (Sentís 2002) dando proteínas al-

ternativas, aunque también pueden generar transcritos ncRNA con capacidad reguladora (Zhang y Gerstein 2004, The ENCODE Project Consortium 2007, Zhang y Gerstein 2004).

En resumen, se considera importante resaltar que los TE habrían desempeñado un rol central y esencial en la evolución de los genomas, situándolos en un puesto privilegiado que obedece a dos características derivadas de su actividad y sus propiedades moleculares: 1) el potencial de reordenación física de genes y cromosomas, a través de fenómenos de duplicación, delección, translocación y *exon shuffling*; y 2) el potencial de reestructuración de la información genética y sus redes de expresión e interacción, con la donación de promotores, marcas de *splicing* y de poliadenilación, *enhancers*, nuevos exones, así como con la transcripción de ncRNA de carácter regulador y la pseudogenización procesada.

3.2.3. Complejidad genética y el mito del gen

Recapitulando sobre lo hasta aquí expuesto, la información genética circula y se almacena sobre un entramado de circuitos de regulación y expresión, anidados en la topología de las GRN, que está físicamente almacenado en los genomas y que utiliza dos lenguajes interconectados (nucleótidos y aminoácidos) combinados a lo largo de tres niveles de interacción: el genoma, el transcriptoma y el proteoma. El DNA contiene la información para producir proteínas con funciones reguladoras, estructurales y enzimáticas, así como numerosos ncRNA implicados en la regulación y el silenciamiento génico. La no linealidad en las relaciones de expresión y regulación, la complejidad estructural y funcional de las regiones codificantes, la incapacidad para asignar límites definidos (físicos y conceptuales) a las unidades de información, no sólo implican un cambio radical sobre las asunciones básicas de la genética clásica.

Este nuevo escenario conllevaría el abandono de descripciones tan elementales como el DCBM (Shapiro 2010, 2011) y plantea serias dudas sobre la viabilidad del mismo concepto de gen como unidad mínima de información (Portin 2009, Sandín 2009, Shapiro 2011, Heredia 2012). Las dificultades para establecer los límites entre un gen y otro, de homologar un producto con un lugar determinado del genoma, de definir cuáles son las características de estas secuencias y sus productos y, finalmente, de asociarlos total o parcialmente a un carácter a un efecto determinado, proyectan una sombra de duda sobre el mismo concepto de unidad genética, hasta el punto de plantearse una pregunta tan provocativa como fundamental: **¿qué es un gen?** (Pearson 2006, Gerstein et al. 2007, Carninci 2010).

En años recientes, el concepto de gen ha sido revisado y ampliado, incluyendo la inevitable distinción entre los “clásicos” genes codificantes y los “nuevos” genes de ncRNA. Estos últimos sólo contemplan como genes las secuencias que están destinadas a la producción clara y específica de miRNA y otros transcritos largos llamados LincRNA, cuya baja representación en los genomas (al menos en los humanos) no cubriría en ningún caso la profusa transcripción estimada por el proyecto ENCODE (The ENCODE Project Consortium 2007, Griffiths-Jones 2007, Carninci 2010). Bajo una definición más reciente, un gen puede ser considerado como “una unión de secuencias genómicas que codifican para un conjunto coherente de productos imbricados potencialmente funcionales” (Gerstein et al. 2007). No obstante, se considera que esta es una definición tan laxa que puede ser aplicada indistintamente tanto a una secuencia monocistrónica como al genoma completo sin verdadera categorización, por lo que se sostiene que es inoperante en última instancia. No en vano, varios autores manifiestan igualmente sus reservas hacia la definición de gen, incluso bajo revisiones modernas como la anterior (Portin 2009, Carninci 2010, Shapiro 2011). Por ejemplo, Piero Carninci, en función a la inherente complejidad de la información genética y la naturaleza de los ncRNA, plantea la siguiente cuestión:

*“...Should we move towards a global recognition of these RNA regulons as counterparts of protein coding genes, for all of those overlapping transcripts? Or is a gene composed of multiple elements including the mRNA and isoforms, splicing factors, promoters enhancers, and <RNA regulons>? After all, **what defines a gene and its borders?**...” (Carninci 2010).*

Porque, de acuerdo a lo expuesto en este apartado, el concepto de gen es en sí mismo inconsistente en virtud a los mismos límites físicos y funcionales que define. Pero, además, es incluso deficiente en su base fundamental. En contraste, se sugiere que el genoma sería un órgano sistémico que ha tratado de ser dividido y etiquetado, antes si quiera de conocer su contenido, a través de una categoría artificial, no natural, que es consecuente con el paradigma cartesiano (linealidad, reduccionismo, causalidad) y con las motivaciones sociopolíticas (herencia racial, darwinismo social, eugenesia) derivadas del contexto histórico de la primera mitad del siglo XX; pero no con la estructura real de la información genética. Contestando a la pregunta anterior, se plantea que el gen no es más que un artefacto social y metodológico sobre el que se ha construido un conjunto de asunciones y teorías (como el DCBM) que han permeado en lo académico y lo social hasta generar una auténtica mitología (Heredia 2012). Por el contrario, los genomas pueden entenderse como unidades completas de información genética, al no fragmentar en partes el sistema e incluir todos los elementos funcionales y estructurales. Si bien, claro está, la expresión de esta información genética es esencialmente contextual.

En resumen, las secuencias codificantes de proteínas (bajo la dudosa etiqueta de *genes*²) representan una fracción nunca mayoritaria de los genomas de los eucariotas. El número de estas secuencias no es indicativo de la complejidad orgánica y los principales mecanismos que han dirigido la evolución de las mismas y su estado en los genomas consisten esencialmente en la duplicación completa o parcial, la mezcla y el barajamiento de exones, así como en la ganancia de regiones reguladoras y de expresión alternativa de módulos preexistentes. Por otro lado, los TE constituyen un porcentaje mayoritario de los genomas de los organismos complejos y, dadas sus características, pueden considerarse como fundamentales en la evolución de los mismos. Los TE tienen potencial para dirigir la reordenación estructural de los genomas y para la reestructuración de las redes de información genética, además de ser una fuente importante para la adquisición de nuevas secuencias codificantes y no codificantes. Todo ello hace de los genomas unos sistemas complejos y fluidos de información genética, contextuales y hereditarios.

Sin embargo, ni siquiera los genomas, como conjunto físico de la información genética de los organismos, abarcarían el total de la información biológica, ni de la herencia. Por el contrario, la información genética entra constantemente en contacto con otros canales de información, estableciendo un diálogo que configura la organización final de los organismos. Uno de estos canales ha tomado especial relevancia en los últimos años, y su estudio se remite a la emergente ciencia de la epigenética.

3.3. Información epigenética: mecanismos y conceptos

El término epigenética fue acuñado por Conrad Waddington, en 1942, para referirse al conjunto de interacciones a través de las cuales los *genes* de un genotipo generan un fenotipo.

Actualmente, en su definición más aceptada, la epigenética es el estudio de los cambios en el funcionamiento del genoma, que son hereditarios (de célula a célula) pero no alteran la secuencia de nucleótidos del DNA (Probst et al. 2009). De hecho, se considera que “*epigenetics a in broad sense, is a bridge between the genotype and the phenotype*” (Goldberg et al. 2007), y su dominio es “*the study of the processes that underlie developmental plasticity and canalization and that bring about persistent developmental effects in both prokaryotes and eukaryotes*” (Jablonka y Raz 2009), sin olvidar que “*epigenetic information provides a form of memory that is necessary for the maintenance of the genome function, including*

²A partir de este punto, el término “gen” quedará escrito en cursiva, en función de las contradicciones expuestas en este apartado frente al uso general del término en la bibliografía de referencia.

both the differential gene expression patterns of a given cell lineage [...] and the propagation of essential architectural features” (Probst et al. 2009).

La importancia biológica de la información epigenética es especialmente evidente en aquellos procesos de diferenciación a partir de un mismo contexto genómico, tal como ocurre durante el desarrollo y con la diferenciación celular de los organismos pluricelulares (Gilbert y Epel 2009, Goldberg 2007), pero también como base de algunas diferencias entre animales con idéntico genotipo (clones y gemelos monozigóticos) (Kaminsky et al. 2009, Wong et al. 2005).

Respecto a la diferenciación dentro del organismo, aunque el genotipo de la mayoría de las células animales es esencialmente idéntico, aun con importantes excepciones (Von Sternberg 1996), los fenotipos celulares y sus funciones son radicalmente distintas. Como bien es sabido, una vez llevada a cabo, esta diferenciación celular es fijada a modo de memoria (comportándose, según lo expuesto en el capítulo segundo, a modo de atractor) en la reproducción celular. Según indican abundantes evidencias, esta memoria es en gran medida de carácter epigenético (Reik 2007, Surani 2001, Wong et al. 2005, Jaenisch y Bird 2003). De hecho, durante el desarrollo embrionario animal se producen importantes cambios en la regulación del DNA que afectan a las GRN, y estos cambios son acompañados por modificaciones epigenéticas que establecen su estabilidad a corto y a largo plazo. (Reik 2007, Jaenisch y Bird 2003). De hecho, la importancia de los mecanismos epigenéticos es capital para la diferenciación funcional de las células y, tal como apunta Wolf Reik, *“Development is, by definition, epigenetic”* (Reik 2007).

La epigenética considera un canal de información que emerge de las interacciones celulares entre el genoma y el ambiente, incluyendo morfógenos, información posicional y estado de desarrollo, que se manifiesta en forma de estados que son estables y heredables a lo largo de los linajes celulares. Esta herencia es aparentemente directa en la mitosis y en los organismos unicelulares, mientras que los mecanismos de *“borrado y reinicio”* en la formación de los gametos y cigotos (al menos en los mamíferos) retiran la mayor parte de las marcas epigenéticas garantizando la pluripotencia necesaria para retomar las nuevas fases de diferenciación celular y desarrollo ontogenético (Ibíd.). Pese a ello, existe un creciente número de datos que demuestran que la herencia de la información epigenética no es un fenómeno restringido al desarrollo somático del organismo, sino que, al menos en ciertas ocasiones, las marcas y estructuras adquiridas o desarrolladas por un individuo pluricelular a lo largo de su vida pueden pasar a la descendencia e influir en el fenotipo de los organismos superiores y su adaptación (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009, Chong y Whitelaw 2004, Henderson y Jacobsen 2007, Jirtle y Skinner 2007, Bird

2007, Nätt et al 2012). Algo sobre lo que se volverá más adelante.

Concretando lo expuesto, a partir de este punto se hará referencia a la *información epigenética* como toda aquella superpuesta a la información genética, que se relaciona con ésta de manera bidireccional y mantiene cierta autonomía de expresión dentro de la célula, pudiendo transmitirse en la reproducción celular y/o del organismo. Es importante resaltar el hecho de que la información epigenética, al ser definida por contraposición a la genética, es un término artificial que reúne a distintos mecanismos y niveles de interacción. Estos mecanismos pueden resumirse en: 1) marcado de la cromatina; 2) herencia estructural; 3) bucles retroalimentados; 4) herencia citoplasmática; 5) exposición a sustancias maternas; y, en algunos animales, 6) transmisión cultural y simbólica (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009, Gissis y Jablonka 2011, Goldberg et al. 2007, Gilbert y Epel 2009).

Un primer nivel de información epigenética es aquel asociado a las marcas químicas sobre el DNA y el conjunto de la cromatina. El DNA puede ser modificado químicamente por la adición enzimática de grupos metilo sobre las citosinas, y esta *metilación del DNA* es capaz de reprimir transcripcionalmente la información genética contenida en la secuencia, dado que muchos factores de transcripción no son capaces de reconocer el DNA metilado (Gilbert y Epel 2009, Berger 2007). Por otra parte, algunas enzimas sí que reconocen activamente las metilaciones y, de hecho, participan en el mantenimiento de las marcas de metilación durante la replicación del DNA y en la modificación química de las histonas (Gilbert y Epel 2009). La metilación del DNA, a través de la represión y el reclutamiento enzimático, está implicada en muchas funciones importantes, incluyendo regulación y mantenimiento de los patrones de actividad genética, así como en la estabilización de la estructura de los cromosomas y en la replicación y reparación del DNA (Jablonka y Raz 2009). En los mamíferos, este mecanismo actúa en la inactivación del cromosoma X en homocigosis, participa en las señales de *imprinting* genético (secuencias con expresión diferente dependiendo de si son de origen materno o paterno), e interviene en la represión de la actividad de TE (Reik 2007, Slotkin y Martienssen 2007, Jaenisch y Bird 2003, Cheverud et al. 2008). Además, muchas secuencias asociadas a la pluripotencialidad de los estados tempranos del desarrollo son reprimidos en los estados sucesivos por metilación del DNA, así como por modificaciones en las histonas (Reik 2007). El mantenimiento de estas marcas en la replicación del DNA en las células somáticas es mediado por las enzimas DNA metiltransferasas (DNMT), que añaden a la nueva cadena el estado de metilación anterior y permiten que éste sea heredado a través de las mitosis (Gilbert y Epel 2009, Goldberg et al. 2007, Bird 2007).

Por otra parte, el DNA de los genomas eucariotas no está libre y desnudo dentro en el núcleo celular, sino que se encuentra asociado a complejos de proteínas que lo compactan en forma de cromatina. Las más importantes de estas proteínas son las histonas. A modo de recordatorio, Cosgrove y Wolberger resumen:

“... Eukaryotic DNA is packaged into the nucleus with the help of a number of histone and nonhistone proteins that collectively make up the chromatin fiber. This highly dynamic fiber can exist in several states of compaction that regulates the access to DNA for essential cellular processes, such as transcription, regulation, repair and recombination. At one extreme, chromatin adopts a condensed structure called heterochromatin, in which genes are less accessible and frequently transcriptionally silent. Decondensed chromatin, called euchromatin, is much accessible than heterochromatin, and contains the majority of actively expressed genes...” (Cosgrove and Wolberger 2005).

Es decir, el diferente estado de compactación entre la eucromatina y la heterocromatina modula el acceso al DNA, interfiriendo en la expresión de la información genética, y este nivel de compactación depende del estado de las histonas. En consecuencia, las histonas modulan la actividad del DNA a través de modificaciones epigenéticas sobre su propia estructura. Las histonas están asociadas en octámeros sobre los que se enrolla el DNA, constituyendo una unidad de repetición o nucleosoma (Piqueras et al. 2002, Gilbert y Epel 2009). Estos octámeros están formados por dos parejas de histonas H3 Y H4 en un tetrámero, al que se incorporan dos dímeros de histonas H2A y H2B. Las histonas, y el octámero resultante, presentan unas colas que se emiten desde el conjunto globular del nucleosoma, y estas colas están sujetas a modificaciones postraduccionales (metilación, acetilación, y fosforilación) que pueden interpretarse en solitario o en combinación con otras marcas (de la misma histona o de histonas vecinas) a través de un “código de histonas” (Probst et al. 2009, Baylin y Schuebel 2007). En general, la acetilación en las colas de las histonas decondensa la cromatina, mientras que la metilación la condensa impidiendo el acceso a los promotores y previniendo la transcripción (Gilbert y Epel 2009). Algunas señales son reconocidas de forma específica por proteínas implicadas en la memoria, activación y elongación transcripcional, así como en la regulación del ciclo celular y el silenciamiento de la heterocromatina, las cuales son reclutadas por las marcas epigenéticas de las colas de histonas H3 (Gilbert y Epel 2009). Las modificaciones químicas de las colas, una vez establecidas, pueden transmitirse en la replicación del DNA y conservarse en sucesivas generaciones celulares, a través de la utilización directa de las subunidades parentales y de un proceso de lectura y copia sobre las sintetizadas *de novo* (Probst et al. 2009). Por lo tanto, la configuración de las histonas es heredable y se man-

tiene con cierta autonomía, definiendo el estado de la cromatina y regulando el acceso a la información genética de manera transgeneracional entre las células somáticas (Ibíd.). Finalmente, la presencia de diferentes variedades de histonas H3 añade más complejidad a la información epigenética del nucleosoma: la H3.3 es una variedad enriquecida en marcas químicas que se encuentra asociada a las regiones transcripcionalmente activas, y confiere una estructura más dinámica e inestable al nucleosoma; mientras que las variedades H3.1 y H3.2 son incorporadas exclusivamente en la fase S del ciclo celular y la H3 CENP-A es característica de los centrómeros (Ibíd.). En síntesis, las variedades de la H3, al igual que ocurría con las marcas sobre las colas, y con las metilación directa sobre el DNA, son heredadas durante la replicación.

Otro nivel de información epigenética puede reconocerse en algunos componentes estructurales de las células, que, una vez establecidos, son capaces de automantenerse y de ser heredados de forma más o menos independiente del contexto genético. Los cilios del paramecio son un ejemplo representativo de este tipo de herencia estructural. La superficie celular de *Paramecium aurora* está cubierta con cerca de 4000 cilios, ordenados en hileras longitudinales y orientados específicamente sentido anteroposterior y a la izquierda o la derecha, una ordenación que se mantiene en la división celular. No obstante, al invertir experimentalmente (mediante microcirugía) la orientación anteroposterior de una hilera, la nueva disposición se mantiene durante un número indefinido de divisiones vegetativas y se hereda vía materna en la conjugación (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Lamb 2008, Jablonka y Raz 2009, Meyer y Chalker 2007). Otros ejemplos similares, en donde la estructura preexistente sirve de molde para la formación de nuevas copias y transmite información estructural, se pueden encontrar en la duplicación los centriolos, así como en la polaridad y la morfología de los flagelos durante la división celular en *Trypanosoma brucei* (Meyer y Chalker 2007, Moreira-Leite et al. 2001). También un conjunto proteico autorreplicante del centrómero de cromosomas eucariotas (CENP-C, asociado a la histona H3), exhibe un comportamiento similar de mantenimiento e inercia hereditaria estructural (Meyer y Chalker 2007, Du et al. 2010). En general, como afirman Eric Meyer y Douglas Chalker:

“... *What these epigenetic phenomena tell us is that not all structures can be assembled <de novo> by simply reading the information contained in genes. In a broader sense, replication of DNA itself is a case of structural inheritance, but the genome is certainly not the only structure that dividing cells need to duplicate. Thus far from being a curiosity, <epigenetic> structural inheritance may be viewed as one of the most fundamental mechanisms of life...*” (Meyer y Chalker 2007).

Dentro de esta categoría de información estructural pueden incluirse también a los priones, proteínas autorreplicantes que transfieren su conformación tridimensional a otras proteínas y se expresan en el fenotipo de manera metaestable. Bioquímicamente hablando, los priones son considerados *confórmers*, es decir, formas alternativas de algunas proteínas celulares que, aun teniendo su misma secuencia de aminoácidos, presentan una configuración tridimensional diferente. Es necesario recordar que esta estructura final afecta a las funciones de la proteína resultante. La peculiaridad de los priones radica en que estos son capaces de operar como molde para el plegamiento de proteínas con secuencias afines, induciendo una reacción en cadena que transforma las proteínas nativas en nuevas proteínas príon mediante una transformación topológica de su conformación. Es decir, los priones son capaces de autorreplicarse y de transmitir información estructural (Ogayar y Sánchez-Pérez 1998, Shorter y Lindquist 2005). En general, un príon actúa como una plantilla sobre la que se agregan las proteínas nativas, que adquieren la estructura tridimensional del príon, para formar una fibra amiloide que va fragmentándose en nuevas unidades que repiten el proceso de conversión. Por ejemplo, la proteína nativa PrP de mamíferos actúa como glicoproteína de membrana bajo una forma celular normal denominada PrPc. Esta misma proteína se comporta como príon cuando adopta una conformación alternativa, la PrPSc, que se propaga convirtiendo las proteínas nativas PrPc en priones PrPSc. Estos priones PrPSc adquieren nuevas características (resistencia a las proteasa y capacidad de polimerización) y su presencia puede afectar al fenotipo a través del sistema nervioso central y facilitar la aparición de enfermedades neurodegenerativas (Shorter y Lindquist 2005).

Aunque es cierto que en los mamíferos, incluyendo el ser humano, los priones han sido asociados fundamentalmente a enfermedades como el Kuru, la enfermedad de *Creutzfeldt-Jacob* o la *encefalopatía espongiforme bovina* (en ocasiones traspasando la barrera de la especie), parece que los priones pueden tener roles esenciales en la biología de las especies. Por ejemplo, el príon [PSI+] de levadura (*Saccharomyces cerevisiae*) parece actuar como capacitador evolutivo y, como se expondrá más adelante, su expresión puede tamponar o liberar mutaciones bajo condiciones adversas y facilitar la adaptación poblacional en medios estresantes (Halfmann et al. 2012, Shorter y Lindquist 2005). Otro ejemplo de príon funcional lo encontramos en un príon putativo de la babosa marina *Aplysia californica*, el ApCEB1, implicado en la regulación de la síntesis de proteínas en las sinapsis activas (Shorter y Lindquist 2005). Además, el ApCEB1 parece estabilizar la facilitación a largo plazo (*long-term facilitation*), y, de hecho, la gran diversidad conformacional de estos priones puede correlacionarse con la fuerza relativa de esta facilitación (Ibíd.). Del mismo modo, otros sistemas de proteínas con cierta capacidad de memoria molecular, como son los grupos Polycomb y Thritorax del desarrollo de *D. melanogaster*, o los complejos Sw1 y Snf5 en la transcripción en levadura, contienen dominios putativos de príon

similares a los de ApCEB1, y parecen operar de forma similar (Shorter y Lindquist 2005). Evidentemente, y en coherencia con lo visto hasta ahora para la información genética y epigenética, la información derivada de los priones se desarrolla de forma no lineal y compleja, debido, primero, a la presencia de distintas variantes estructurales que pueden producir diversos estados fenotípicos; segundo, a la influencia del contexto genético en el que actúan; y tercero, a la interacción entre los diferentes priones y/o confórmeros dentro de una misma célula, que pueden modificar los patrones de herencia y replicación (Ibíd.). En consecuencia, Eva Jablonka y Gal Raz afirman:

“... Different prions may interact, leading to the formation of many different transmissible (cell-heritable and infectious) phenotypes. Therefore, unicellular organisms, which have the same genotype and the same environment, can exhibit heritable different morphologies and physiologies that are the consequence of differently folded identical proteins...” (Jablonka y Raz 2009).

Finalmente, es posible caracterizar un tercer nivel de información epigenética circunscrito a la continuidad y a la herencia citoplasmática en sentido amplio. La herencia de orgánulos, como plastos y mitocondrias, es relativamente independiente de la expresión de la información genética del núcleo y, aun cuando buena parte de su genoma se encuentra integrado en el núcleo celular, estos orgánulos configuran parte del fenotipo y pueden considerarse como elementos informativos por derecho propio. Algunos ejemplos clásicos, como los mutantes *ant*, *mit* y *petit* de levaduras o los *poky* en *Neurospora*, representan casos en los que la información mitocondrial ha sido alterada por mutaciones en el DNA del orgánulo, desencadenando un fenotipo celular anormal (crecimiento lento, pequeño tamaño o resistencia a antibióticos) que es heredable de forma no mendeliana (Piqueras et al. 2002). Las mitocondrias se heredan fundamentalmente de forma matrilineal, y éstas contienen información para, y participan en, procesos de estrés oxidativo, de fosforilación oxidativa y de iniciación de muchos procesos apoptóticos, y su acción deficiente está implicada en enfermedades como neuropatías y enfermedades neuromusculares (Ibíd.). Igualmente, muchas especies tienen otros componentes celulares de origen endosimbiótico que participan en funciones metabólicas y nutricionales, y se heredan de forma matrilineal a través de la continuidad citoplasmática entre oocitos y cigotos o células madre e hijas (Morán et al. 2008, Delwiche 1999, de Souza et al. 2009, Moran 2007, Stewart et al. 2008). Además de contribuir con los orgánulos de origen endosimbiótico, las células maternas pueden influir de forma directa sobre la descendencia mediante la herencia citoplasmática de componentes moleculares y, de hecho, se conocen patrones de expresión genética que no se corresponden con la información genética del organismo, sino con la expresión de la información materna. Por ejemplo, el sentido de enrollamiento

de la concha en el caracol marino *Limnaea peregra* se corresponde con la composición genética de la madre, independientemente de la suya propia; y las primeras fases del desarrollo embrionario de muchas especies animales, como *D. melanogaster*, utilizan los productos de expresión maternos para iniciar los procesos de diferenciación y desarrollo (Piqueras et al. 2002).

Del mismo modo, unas moléculas que están ganando especial interés epigenético son los ncRNA, a través de la actividad RNAi y su herencia citoplasmática. Por ejemplo, se ha observado la transmisión hereditaria de RNAi en *C. elegans*, y donde el silenciamiento de RNA foráneo, administrado con la alimentación, persiste en la descendencia durante unas 40 generaciones; así como en ratón, donde el RNAi está implicado en la herencia de fenotipos parcialmente moteados en hasta seis generaciones (Jablonka y Raz 2009, Gilbert y Epel 2009). Además del silenciamiento en *trans*, el RNAi parece ser capaz de dirigir la metilación de secuencias de DNA complementario al interceptado, provocando un estado de inhibición de la expresión a largo plazo que es estable y heredable en las divisiones celulares siguientes (Jablonka y Raz 2009, Gilbert y Epel 2009, Slotkin y Martienssen 2007, Henderson y Jacobsen 2007), e incluso puede producir la mutación defectiva de la secuencia original del DNA de forma irreversible mediante la escisión selectiva de nucleótidos (Gissis y Jablonka 2011). Sorprendentemente, la transmisión epigenética de miRNA puede superar incluso la barrera de la especie a través de la alimentación, dado que, según indican los resultados de un estudio reciente, se han encontrado miRNA de arroz en el suero y el plasma de humanos y ratones alimentados con este cereal. Dichos miRNA parecen ser capaces de regular la expresión genética del metabolismo (proteínas de las LDL) en los sujetos de estudio (humanos y ratones) de forma “*transespecífica*” (Zhang et al. 2012).

También existen algunos fenómenos conocidos en mamíferos de transmisión directa de sustancias entre la madre y los descendientes, que bien podrían entrar dentro de este bloque de revisión. Por ejemplo, en conejos y humanos, algunas preferencias en la alimentación pueden ser instruidas durante el desarrollo y la lactancia a partir de la dieta de la madre, mientras que en roedores la saliva y las heces pueden servir de medio de transmisión de una información epigenética pero explícita y no celular (Jablonka y Lamb 2005).

Otros sistemas moleculares de carácter epigenético son los estados metaestables y auto-mantenidos por bucles de retroalimentación (*self-sustained loops*) que exhiben algunos circuitos metabólicos y de sistemas de proteínas. En referencia a los primeros, han sido descritos varios bucles de retroalimentación automantenidos en bacterias y protistas que

aparecen bajo condiciones de estrés ambiental (químico, alimenticio, etc.), que se manifiestan en fenotipos alternativos (forma celular, esporulación, etc.) y se conservan en las subsiguientes divisiones celulares (Jablonka y Raz 2009). De hecho, algunos fenómenos de cambio de fase y biestabilidad en bacterias (introducidos en el segundo capítulo), como los descritos en la esporulación y la capacidad de captación de DNA foráneo en el género *Bacillus*, pueden obedecer a bucles de retroalimentación positivos y negativos que presentan inercia en su expresión (Smits et al. 2006). Otros procesos con inercia o memoria de expresión están basados en proteínas autorreguladas, mediante mecanismos no relacionados con la replicación estructural de los priones. Por ejemplo, la proteína de diferenciación muscular MyoD (*H. sapiens*) y la proteína homeótica MEC-3 (*C. elegans*) estimulan su propia síntesis, mientras que la proteasa B (*S. cerevisiae*) se autopropaga cuando la forma activa es introducida en un contexto que sólo contiene la forma inactiva (Shorter y Lindsquist 2005).

En resumen, se puede considerar la información epigenética como un canal superpuesto a la genética, que emerge del funcionamiento celular como un conjunto funcional. El estado químico del genoma sobre la regulación de la información genética, las estructuras celulares semiautónomas, los patrones de expresión automantenidos o la interacción con sustancias maternas son niveles que recogen diferentes mecanismos epigenéticos, pero están unidos por un mismo concepto: la actividad de los componentes celulares representa por sí misma un sistema de información dinámico, metaestable y autoorganizado, cuya perpetuación es posible al reconocer la continuidad biológica de las células como sistemas completos, como unidades vivas. Los genomas pueden contener gran cantidad de información, pero el DNA *per se* no es más que un polímero inerte y, en última instancia, es la actividad epigenética la que da sentido y actividad a la misma. La información epigenética, en relación bidireccional con la genética, se regula y se transmite en las divisiones mitóticas procariontas y eucariotas unicelulares, así como de células somáticas de pluricelulares. Además, según un creciente número de evidencias, la información epigenética puede transmitirse en algunos casos a la descendencia de animales y plantas, que heredan las modificaciones adquiridas por los parentales como consecuencia de estímulos del ambiente. Una idea sobre la que se volverá más adelante, pero que, en todo caso, refuerza la noción inicial de que la epigenética es una interfaz que conecta la información genética con la información del medio, el cual, a su vez, puede entenderse como un canal de información biológica en sí mismo.

3.4. La información ambiental: instrucción y codesarrollo

Hasta aquí se han revisado los canales de información genética y epigenética, planteando cómo las células y los organismos están sujetos a unas dinámicas moleculares complejas que son estables pero no fijas, que siguen pautas hereditarias implícitas en la continuidad de la reproducción biológica. No obstante, esta información celular (genética y epigenética) no es la única con la que juegan los sistemas biológicos en su construcción y funcionamiento, dado que es imposible caracterizar a un ser vivo en ausencia de su entorno más básico. De hecho, el ambiente es orgánico e inorgánico, externo e interno, y proporciona gran cantidad de información que puede ser procesada por los organismos, ya sea de forma “directa” o a través de mecanismos de decodificación elaborados. La mutua influencia entre organismo y ambiente afecta a todas las facetas de la biología y ocurre de forma constante a través de las respuestas sentidas y del metabolismo, de las interacciones ecológicas y de la construcción de nicho. Sin embargo, en esta revisión se pondrá especial énfasis en la influencia del medio sobre la configuración del fenotipo, especialmente durante el desarrollo ontogenético. Porque, pese a haber sido desplazado por el enfoque genocentrista dominante durante el siglo pasado, el estudio de la información aportada por el medio parece fundamental no sólo para comprender la morfogénesis y la variación fenotípica, sino también para abarcar la evolución orgánica en su totalidad.

Aunque actualmente nadie niega que el contexto ambiental juega un papel relevante en el desarrollo de todas las especies, los estudios sobre esta relación no han tenido verdadera representación en la biología moderna hasta décadas recientes. Según Gilbert, una de las razones directas detrás de esta situación sería la siguiente:

“... one of the reasons why developmental biologist have largely ignored the environment is one that one of the criteria for selecting the animals we study has been their ability to develop regularity in the laboratory [...] These animals can give one the erroneous impression that everything needed to form an embryo is within the fertilized egg...” (Gilbert 2005).

En cualquier caso, el escenario ontogenético ha ido completándose en las últimas décadas y, de hecho, actualmente es posible afirmar que el medio contiene un volumen de información que es fundamental para el desarrollo de los organismos y su biología. Pero, además, al igual que ocurría con los canales genético y epigenético, es posible argumentar que esta información es, en cierto modo, hereditaria en condiciones estables y predecibles (Laland et al. 2008). En consecuencia, la *información ambiental* puede ser entendida como toda

aquella que no está implícita en los componenetes celulares genéticos o epigenéticos, sino aportada de forma explícita por el medio, ya sea de forma habitual o circunstancial.

Ciertamente, aunque no haya ocupado un puesto privilegiado en la biología del siglo XX, la noción de que el ambiente puede influir de forma decisiva en la expresión de un fenotipo no es en absoluto novedosa. De hecho, algunos componentes físicos y químicos del ambiente son muy bien conocidos por sus propiedades como teratógenos y disruptores endocrinos, que pueden producir severas anomalías en el desarrollo de animales (incluyendo humanos) y plantas. Los *teratógenos* son sustancias que producen alteraciones en la morfología general, visibles desde el nacimiento, como son el acortamiento o la ausencia de las extremidades, de dedos y orejas, así como otras malformaciones y deficiencias en las funciones cerebrales y auditivas (Gilbert y Epel 2009). Cuando entran en contacto con el embrión durante el desarrollo, algunos compuestos como son el alcohol, el ácido retinoico y otras sustancias como alcaloides y hormonas vegetales, pueden actuar como teratógenos. Los *disruptores endocrinos*, por otro lado, son sustancias que interfieren con las funciones de las hormonas del desarrollo y producen alteraciones fisiológicas que a menudo se expresan de forma retardada en la ontogenia, produciendo patologías como disgénesis testicular, malformación de huevos y cáncer (Ibíd.). Tanto los teratógenos como los disruptores endocrinos están asociados a las actividades antrópicas, aunque también algunas sustancias naturales pueden actuar como tales. En en los humanos donde han sido más evidentes los efectos de estas sustancias, a través de casos clínicos preocupantes y escandalosos, concretamente, con la administración de dos fármacos especialmente nocivos: la talidomida, un teratógeno asociado a graves malformaciones del cuerpo y las extremidades que afectó a más de 7000 neonatos durante la década de 1960; y el dietilestilbestrol, un disruptor endocrino promocionado por la comunidad médica que estuvo en el mercado desde 1947 hasta su prohibición en 1971, que provocaba anormalidades en la estructura de los órganos reproductores de las mujeres y triplicaba el riesgo de padecer cáncer de mama a partir de los 50 años en sus hijas (Ibíd.). Además de la farmacéutica, otras actividades humanas son fuente de tóxicos ambientales que afectan al desarrollo, especialmente la industria de los metales pesados, del mercurio y del cadmio, implicadas en la preocupante aparición de defectos del desarrollo y deficiencias mentales en el pasado y que todavía suponen un factor de riesgo reconocido en aquellas zonas donde persiste la actividad; y en la agricultura bajo el uso de algunos pesticidas y herbicidas comerciales, como el DDT, cuya bioacumulación aun tras décadas de prohibición persiste a lo largo de las redes tróficas, de los peces y anfibios hasta el hombre (Ibíd.).

Aunque teratógenos y disruptores endocrinos son incuestionables ejemplos de que el desarrollo es sensible las señales del medio externo (así como un alarmante aviso de

las consecuencias de haber ignorado esta interacción), estos sólo ponen de manifiesto cómo la anomalía en el medio afecta al organismo en desarrollo. Pero la información del medio no sólo puede resultar nociva en última instancia, por el contrario, la condición natural del ambiente establece los parámetros necesarios del desarrollo y provee de una información explícita pero fundamental a los organismos. Los factores físicos y químicos del ambiente, además de establecer un “*nisus formativus*”³, característico sobre el que se asienta la maquinaria molecular de desarrollo (pH, temperatura, etc.), pueden interpretarse como instrucciones que afectan de manera discreta al nuevo organismo. Así, la temperatura es el factor que dispara el desarrollo de polifenismos (fenotipos estables disparados por las condiciones del medio que son alternativos y excluyentes entre sí) de la mariposa *Bicyclus anyana*, a través de la hormona ecdisona, así como la diferenciación sexual de muchos reptiles (tortugas, cocodrilos, etc.) mediada por la actividad enzimática de la aromatasa. La temperatura es también determinante para la configuración de fenotipos de pigmentación anómala de conejos, gatos, cobayas y otros mamíferos relacionados con variantes termodependientes de la tirosinasa (Gilbert y Epel 2009, Gilbert 2005). Otros factores ambientales importantes para la diferenciación del fenotipo son aquellos relacionados con la alimentación, puesto que las condiciones de nutrición pueden dirigir la diferenciación de las castas de los himenópteros eusociales en general (abejas, avispas y hormigas), la formación de la cornamenta de algunos coleópteros (*Onthophagus taurus*, *O. acuminatus*), e incluso producir características adaptativas, normales de la especie, en la mandíbula de ciertas especies de peces cíclidos (*Amphilophus spp.*) durante los primeros meses de vida (Muschick 2011, Gilbert y Epel 2009). Además, la alimentación puede ser importante en algunos fenómenos adaptativos a través de condiciones transgeneracionales que modifican la media poblacional con independencia de los procesos de sustitución genética, los cuales son invocados muy frecuentemente como solución general a los problemas evolutivos. Concretamente, se ha estudiado cómo la población ovina del archipiélago de Saint Kilda (Escocia) ha reducido su tamaño y peso corporal a lo largo de los últimos 20 años, de forma oscilatoria pero progresiva en la media. Esta variación está asociada a cambios en la alimentación (derivados a su vez del cambio climatológico local) que afectan al crecimiento de los adultos y al desarrollo de los fetos (Ozgul et al. 2009). Por otra parte, la gravedad es también un condicionante importante durante el desarrollo, y participa de forma decisiva en el establecimiento de los ejes embrionarios de anfibios y aves, así como en la formación y el mantenimiento de los músculos humanos, estimulando la síntesis de factores de transcripción como la MyoD y la miogenina, pero también de proteínas de las mitocondrias (Gilbert y Epel 2009).

Además del medio físico, la información del ambiente incluye las señales de otros seres vivos, de la misma o de otras especies. La densidad de población, medida a través del

³En el sentido dado por Saint-Hilaire, según lo expuesto en el capítulo primero.

contacto mecánico directo entre los individuos, es, por ejemplo, el factor desencadenante del polifenismo gregario de la langosta migratoria (*Schistocera gregaria*), que se vuelve más dinámica y de colores parduscos; así como del cambio de sexo espontáneo de algunos peces, capaces de interpretar las concentraciones hormonales y el *sex-ratio* poblacional (Ibíd.). La presencia de depredadores puede inducir cambios fenotípicos en los animales en desarrollo, algo especialmente evidente en los polifenismos defensivos de diversos animales como renacuajos, percebes, caracoles, rotíferos, cladóceros y peces (Gilbert y Epel 2009, Gilbert 2002). Sin embargo, quizá las relaciones más interesantes en este aspecto, tanto por su abundancia como por su peso específico, sean aquellas de carácter simbiótico que involucran a los microorganismos en el desarrollo y la biología normal de animales y vegetales. De hecho, la interacción de los microorganismos simbioses con sus huéspedes durante la ontogenia no es precisamente un suceso excepcional. Como apuntan Scott Gilbert y David Epel:

“... *this situation – where the complete development of an organism is dependent on symbionts with foreign genomes – is probably not the exception; in fact it appears to be the rule [...] in <At home in the universe>, Stuart Kauffman (1995) stated, <All evolution is co-evolution>. We may now have to conclude that <all development is co-developmet>...*” (Ibíd. p. 78, 114).

La interacción simbiótica entre distintos organismos puede generar importantes propiedades emergentes. Algunos de los casos más conocidos de este tipo son las simbiosis entre leguminosas y bacterias del género *Rhizobium*. Éstas se asocian induciendo en la planta el desarrollo específico de nódulos y participan activamente en la fijación del nitrógeno, integrándose así en una extensa red fúngica y microbiana que conecta a través del suelo a las plantas de la comunidad, permite un eficiente intercambio y reciclado de nutrientes, y favorece la correcta germinación de las semillas (Whithfield 2007, Gilbert y Epel 2009, Bonkowski 2004). Según se ha indicado con anterioridad, esta maraña de relaciones puede entenderse como una “*wood wide web*” (Gilbert y Epel 2009), una red global que funciona conjuntamente como un gran órgano sistémico y simbiótico. También es notoria y está muy bien descrita la importancia de la microbiota intestinal de los animales, la cual realiza gran parte de los procesos bioquímicos digestión y fermentación. Como apuntan Xu y Gordon:

“...*the microbiota functions as a multifunctional organ whose component cell lineages provide metabolic traits that we have not evolved in our own genome. These traits include the ability to break down otherwise undigestible plant poly-*

saccharides, biotransformation of conjugated bile acids, degradation of dietary oxalates, and synthesis of certain vitamins...” (Xu y Gordon 2003).

Este “*órgano multifuncional*” está compuesto fundamentalmente por bacterias que dirigen el funcionamiento del digestivo. Pero también por grandes cantidades de virus asociados a éstas, que desempeñan un papel esencial como reguladores poblacionales de la microbiota y como un importante repositorio genético, ya que los bacteriófagos intestinales portan gran variedad de secuencias funcionales (por ejemplo, enzimas) que son potencialmente accesibles a las bacterias por integración y transferencia horizontal (Reyes et al. 2010). Esto confiere al ecosistema intestinal un potencial de adaptación metabólico enorme, incluso entre poblaciones y comunidades de la misma especie huésped. En lo que se considera un ejemplo sorprendentemente específico, estudios recientes indican que la microbiota de los grupos humanos es variable en su composición y, concretamente, la microbiota de la población japonesa presenta una enzima única capaz de digerir las algas (alimento tradicional japonés), que, rizando el rizo, ha sido adquirida mediante eventos de transferencia horizontal genética entre las bacterias endógenas y las que crecen sobre las algas (Hehemann et al. 2010). En las especies animales fitófagas y xilófagas, la microbiota intestinal además confiere las enzimas necesarias para la degradación de la celulosa y otros componentes de la célula vegetal, que de otra forma son inaccesibles (Xu y Gordon 2005, Gilbert 2002, McFall-Ngai 2002). Algunas bacterias (*Bacillus subtilis* y clostridios) del tracto digestivo de los mamíferos están implicadas, además de en la digestión, en la correcta estimulación y funcionamiento del sistema inmunitario (Gilbert y Epel 2009, Gilbert 2005, Cebra 1999, Umesaki et al. 1999). De hecho, según John Cebra:

“... Microbial colonization and infection of the gut can profoundly influence the status of specific and nonspecific cellular and humoral elements of the gut mucosal immune system. These interactions contribute to the normal development of the neonatal gut mucosal immune system...” (Cebra 1999).

La desestabilización de esta microbiota puede estar asociada a trastornos como el asma, la obesidad y el cáncer gástrico; y la correcta adquisición de la misma parece garantizarse mediante su herencia a través de las heces (termitas) o de la vagina materna (mamíferos) (McFall-Ngai 2002, Gilbert y Epel 2009). Además, según estudios recientes, la composición de la microbiota del intestino tiene efectos sobre el comportamiento y la bioquímica cerebral de sus huéspedes (ratones) con independencia del sistema nervioso autónomo, de neurotransmisores gastrointestinales específicos o de procesos de inflamación, y las alteraciones sobre esta microbiota pueden contribuir a la aparición de trastornos psiquiá-

tricos (Bercick et al 2011). También es un hecho destacable la presencia de microbios simbioses sulfooxidantes y fotosintéticos en diversas especies de invertebrados marinos, como poliquetos, gasterópodos y cnidarios, que facilitan la nutrición de los animales a través de la autotrofia (McFall-Ngai 2002, Rumpho et al. 2008). Además, algunas bacterias y simbioses pueden inducir o modificar el desarrollo de órganos, tal como ocurría con *Rhizobium*. Por ejemplo, la microbiota del sistema digestivo participa activamente en la morfogénesis del epitelio intestinal de los mamíferos. Concretamente, la bacteria *Bacteroides thetaiotaomicron* induce la angiogénesis a través de las células de Paneth, mientras que *Bacteroides fragilis* y *Bacillus subtilis* son necesarias para la formación del tejido linfático asociado al intestino (Gilbert y Epel 2009, Gilbert 2005, Xu y Gordon 2003, Stappenbeck et al. 2002). Del mismo modo, algunas bacterias bioluminiscentes participan de forma crucial en la formación del “órgano de luz” del calamar *Euprymna scolopes*, y la presencia de nematodos en los renacuajos de la rana toro (*Rana catesbeiana*) alteran la morfología del intestino, potencian el metabolismo y aceleran la metamorfosis de los mismos (Pryor y Bjorndal 2005, Gilbert y Epel 2009, Mcfall-Ngai 2002). Además, las simbiosis bacterianas parecen esenciales para llevar a buen término la reproducción de ciertos animales. Tal es el caso de los huevos de algunos cefalópodos, que requieren de la colonización de bacterias en un órgano especializado, llamado “glándula nidamental accesorio”, para formar la cápsula huevo. De manera exógena, algunas especies bacterianas colonizan la superficie de los huevos de las langostas (*Homarus americanus*) y las gambas (*Palaemon macrodactylus*), formando una capa protectora con propiedades antifúngicas que favorece su desarrollo (McFall-Ngai 2002). Finalmente, bajo una perspectiva más evolutiva, Rosana Alegado y colaboradores han demostrado la capacidad de algunas bacterias para disparar la agregación colonial de los coanoflagelados (*Salpingoeca rosetta*) mediante factores de inducción lipídicos (RIF-1), y sugieren que fenómenos de este tipo podrían haber contribuido a la evolución primigenia de la morfogénesis pluricelular de los animales (Alegado et al. 2012).

Pero las interacciones simbióticas no están solamente limitadas a animales y plantas. De hecho, las relaciones entre microorganismos constituyen un verdadero mundo aparte, marcado por importantes y complejas relaciones colectivas entre microbios, y muy especialmente entre bacterias. En contraste con las cepas mono-específicas cultivadas en los laboratorios, las bacterias crecen en la naturaleza formando biofilms y tapetes que involucran a una gran diversidad de especies que se relacionan de forma sintrófica y simbiótica, mediante el acoplamiento de rutas metabólicas y el reciclado de nutrientes (Nikolaev y Plakunov 2007). Los *biofilms* constituyen entidades colectivas construidas por la agregación selectiva de una o varias especies bacterianas (eubacterias y arqueas) que cumplen frecuentemente con roles específicos y complementarios entre sí, y que son atraídas hacia la estructura mediante señales quimiotácticas “consensuadas”, a través del mecanismo co-

nocido como “*quorum-sensing*” (Czáran y Hoekstra 2009, Nikolaev y Plakunov 2007). El potencial de los biofilms es enorme, dado que, como exponen Ben Jacob y colaboradores:

“... *Bacteria can self-organize into hierarchically structured colonies of 10⁹ to 10¹² bacteria, each utilizing a great variety of biochemical communication agents, such as simple molecules, polymers, peptides, complex proteins, genetic material and also <cassettes of genetic information> such as plasmids and viruses. Bacteria use their intracellular flexibility, involving signal transduction networks and genomic plasticity, to collectively maintain self and shared interpretations of chemical cues, exchange of meaning-bearing chemical messages, and dialogues...*” (Ben Jacob et al. 2004).

La formación del biofilm, por tanto, es debida a la integración de distintas células comunicadas por señales químicas en el medio. Es decir, constituye un agregado celular con propiedades emergentes, autoorganizado a partir de la información ambiental. Entre estas propiedades es posible destacar la evidente adquisición de una estructura multicelular de varios órdenes de magnitud mayor que las células individuales (con sus consecuencias directas), pero también la diferenciación y compartición de roles, la emergencia de comportamientos complejos y capacidad de memoria, facilitación del intercambio de información genética (transferencia horizontal) e incluso principios de morfogénesis por muerte celular programada a través de provirus integrados (Ben Jacob et al. 2004, Webb et al. 2003, Shapiro 2007). En algunos casos, los procariontes se organizan en tapetes microbianos, una versión extendida del concepto de biofilm que abarca varios centímetros de grosor y constituye un verdadero ecosistema en sí mismo. En estos, los nutrientes se reciclan y optimizan, se favorece la transferencia horizontal genética, la captación de nitrógeno y se mejora la protección frente a radiación UV y otros agentes estresantes (Guerrero et al. 2002). Por tanto, tapetes y biofilms constituyen ecosistemas en miniatura, que emergen de estrechas relaciones simbióticas y se manifiestan en estructuras complejas, y no en simples agregados celulares. Esta dimensión colectiva de los procariontes no es una cuestión meramente anecdótica, sino que constituye un punto crucial para la ecología microbiana y la medicina (dado que el comportamiento de los biofilms difiere completamente del de las bacterias individuales), y puede considerarse como un hito representativo de la historia evolutiva de nuestro planeta (Ben Jacob et al. 2004, Webb et al. 2003, Shapiro 2007, Nikolaev y Plakunov 2007). De hecho, los tapetes microbianos se asocian a los fósiles de estromatolitos, formaciones biosedimentarias que alternan la actividad biológica de los tapetes con eventos cíclicos de sedimentación geológica en una estructura estratificada, son la primera prueba fósil de la existencia de un verdadero ecosistema primigenio (Guerrero et al. 2002) y, en cierto modo, representan el punto de partida sobre el cual

se habría desarrollado la biosfera en función de las relaciones ecológicas eminentemente sintróficas y microbianas que dominan los ciclos biogeoquímicos y los flujo de energía.

Hasta este punto se ha presentado cómo el medio puede ser considerado una fuente de información fundamental, que es explícita frente a aquella de transmisión intracelular (es decir, de la información genética y epigenética) y que configura en gran medida la morfología, el comportamiento y la biología en general de los organismos. No obstante, no es posible establecer una categorización discreta entre los canales de información biológica, dado que existe una influencia recíproca entre los mismos y, especialmente, porque la información del ambiente (orgánico) puede ser integrada en los canales genético y epigenético a través de la adquisición de endosimbiontes y de secuencias genéticas foráneas.

De esta forma, algunos organismos integran en sus células a simbioses que, con una reorganización y estabilización modular (McShea y Anderson 2005), pasan a constituirse como orgánulos del (anteriormente) huésped y a heredarse epigenéticamente en la línea reproductiva de los mismos. Evidentemente, el caso más representativo de este fenómeno constituye lo que a día de hoy se considera un punto insalvable de cualquier manual sobre biología: la adquisición de la organización eucariota mediante la *teoría de endosimbiosis serial* (SET), desarrollada por Lynn Margulis (1967). Según dispone la SET, las células eucariotas constituyen un complejo simbiótico de bacterias y arqueas. Las mitocondrias y los plastos deberían su origen a bacterias respiradoras de oxígeno y fotosintéticas respectivamente (Sagan 1967, Margulis et al. 2000, Witzany 2006). Pero, además, la propia información genética básica de los eucariotas podría ser consecuencia de la fusión ancestral (previa a la incorporación de plastos y mitocondrias) de, como mínimo, los genomas de una arquea (tipo *Thermoplasma*) y de una bacteria (tipo *Spirochaeta*), que aportarían la maquinaria de la transcripción y del metabolismo respectivamente, así como posiblemente de estructuras como el citoesqueleto y el núcleo (Margulis et al. 2000, Witzany 2006, Sampedro 2002, López-García et al. 2006). Sin embargo, pese a su notoriedad, este no habría sido un fenómeno aislado en la historia de la vida. De hecho, la incorporación de nuevos endosimbiontes ha sido un proceso recurrente en la evolución de los eucariotas unicelulares y, concretamente, la filogenia de las algas es en gran medida producto de múltiples simbiosis secundarias, e incluso terciarias, que han generado una enorme diversidad morfológica y funcional (Delwiche 1999).

También en los animales, los fenómenos de simbiosis celular no sólo son posibles, sino incluso relativamente frecuentes en algunos grupos, como nematodos, esponjas, anélidos, briozoos, cnidarios, moluscos, y, sobre todo, en insectos (Gilbert et al. 2010, Stewart

et al. 2008, Stat et al 2008, Moran et al. 2008). De hecho, diferentes familias de los principales órdenes de insectos (áfidos, psílidos, blatodeos, himenópteros, hemípteros, coleópteros y dípteros), incluyen especies que se caracterizan por el establecimiento de simbiosis, generalmente intracelulares y de transmisión matrilineal (Moran 2007, Heddi et al. 1999, Moran et al. 2008, Wernegreen 2004). Estos simbioses participan activamente en la biología de los insectos, proveyendo de aminoácidos esenciales, vitaminas y otros complementos alimenticios, así como modulando la actividad de las mitocondrias celulares mediante la síntesis de ácido pantoténico y rivo flavina, y afectando en última instancia a la expresión de caracteres fenotípicos, como el tiempo de desarrollo y la capacidad de vuelo (Heddi et al. 1999, Moran 2007, Moran et al. 2008, Wernegreen 2004). En otros casos, como el de las hormigas *Camponotus fellah*, la asociación con endosimbiontes potencia el desarrollo de las colonias y la defensa inmunitaria (De Souza et al. 2009).

Por otra parte, las bacterias del género *Wolbachia* son endosimbiontes generalizados, bien conocidos por su presencia en gran cantidad de especies invertebrados. De hecho, sólo la especie *W. pipitiensis* está ya presente en el 20% de las especies de insectos, en los cuales puede heredarse epigenéticamente vía materna, así como en otros artrópodos y algunos nematodos (Hotopp et al. 2007, Moran et al. 2008). Los efectos de *Wolbachia* en los insectos han sido principalmente asociados con alteraciones sobre la biología reproductiva, fundamentalmente “*incompatibilidad citoplasmática*” (inviabilidad de los cruces entre individuos con y sin *Wolbachia*) y feminización de los machos en algunas especies de ortópteros. Estos efectos pueden haber tenido un papel importante en la especiación de dichos grupos (Moran 2007, Moran 2008, Heddi et al. 1999). Sin embargo, *Wolbachia* puede participar en funciones más específicas, además de contribuir en los procesos demográficos y ecológicos. Por ejemplo, *Wolbachia* es capaz rescatar la función reproductora de mutantes *sex-lethal* de *D. melanogaster*, y, de forma natural, tanto ésta como bacterias del género *Rickettsia* son requeridas para la oogénesis normal de algunos escarabajos y avispas (Gilbert y Epel 2009, Moran et al. 2008). Del mismo modo, se ha demostrado recientemente que *Wolbachia* se encuentra asociada a las larvas minadoras (fitófagos) de la polilla *Phyllonorycter blancardella* y, sorprendentemente, la actividad de la bacteria es capaz de reiniciar la actividad fotosintética de las hojas marchitas de las plantas sobre las que se alimentan sus insectos huéspedes, y, por tanto, se encuentra en el eje central de una compleja adaptación fisiológica, que juega con la bioquímica de los tres reinos (Kaiser et al. 2010).

Un último ejemplo de interés, entre los abundantes disponibles (Gilbert et al. 2010, Stewart et al. 2008, Stat et al 2008, Moran et al. 2008, entre otros), puede encontrarse en la asociación de la salamandra *Ambystoma maculatum* con algas que nutren al embrión en

el huevo e invaden las células y tejidos durante el desarrollo, y que son transmitidas por el oviducto de una generación de salamandras a la siguiente (Kerney et al. 2011).

Otra forma de integrar la información del ambiente dentro del contexto celular es a través de la inclusión y la adquisición del material genético disponible en el medio inmediato. En la actualidad se admite que la *transferencia horizontal genética* (HGT) ha sido, y es, un fenómeno realmente fundamental en la evolución de los procariotas, y, al menos puntualmente, de los eucariotas (Boucher et al. 2003, De la Cruz y Davies 2000, Dagan et al 2008, Keeling y Palmer 2008, Thomas y Nielsen 2005, Shi y Falkowsky 2008). La HGT puede considerarse como un fenómeno de intercambio, de importación y exportación, de paquetes de información genética desde el medio y hacia el medio, a través de mecanismos generales o específicos. Dichos mecanismos son de tres tipos: transformación, conjugación y transducción. La *transformación* consiste en una captación directa de moléculas de DNA que se encuentran libres en el medio externo a la célula, y se ha observado en diversos géneros de bacterias y arqueas cuando éstas son sometidas a situaciones de estrés que desencadenan un cambio hacia el estado receptivo o “*competente*”, aunque también parece que el fenómeno de transformación pueda estar implicado en la formación de biofilms (Thomas y Nielsen 2005). Pese a que la transformación está limitada por la disponibilidad del material genético libre en el medio, la presencia de DNA desnudo no es tan excepcional como pudiera parecer, puesto que han sido encontrados cantidades importantes en muestras de suelo (1 g/g), y agua dulce y marina (0,3–88 g/l), así como trazas en el intestino, la saliva y las heces de mamíferos; constituye un reservorio de secuencias disponible para la inmensa cantidad y variedad de bacterias susceptibles a desarrollar “*estados competentes*” (Thomas y Nielsen 2005, Fuhrman 1999, Gewin 2006). La *conjugación*, por otra parte, es un mecanismo específico de intercambio (bacteriano) de paquetes de información genética, a través de uniones celulares (*pili*) y de poros por los que pasa el DNA cromosómico y, sobre todo, plásmidos que confieren propiedades accesorias a sus células portadoras. Es interesante resaltar el hecho de que la integración y la escisión de plásmidos (cadenas de DNA doble, circular y accesorio) está vinculada a secuencias de inserción (IS) del cromosoma: elementos móviles bacterianos en los que se da la recombinación homóloga y que hacen de señales de empalme para los plásmidos por medio de su enzima transposasa (Thomas y Nielsen 2005). Aunque es difícil estimar la contribución real de cada mecanismo a la tasa global de HGT, debido a las limitaciones espaciales, temporales y mecánicas de los procesos de transformación y conjugación, parece coherente que sea la transducción el mecanismo de mayor impacto evolutivo. La *transducción* es un mecanismo basado en la movilización de secuencias genéticas a través de partículas virales, incluidas durante la replicación y el encapsulamiento (Hamilton 2006).

Mediante unos u otros mecanismos, lo cierto es que la HGT parece haber tenido un papel decisivo en la evolución de procariotas y, en consecuencia, de la vida en general. De hecho, las evidencias apuntan a que la HGT está detrás del establecimiento y la evolución de los principales metabolismos biológicos, como la fotosíntesis, la respiración aerobia, la fijación de nitrógeno, la sulfato-reducción y la metiltrofia; así como en la síntesis de biomoléculas esenciales como los isoprenoides, el establecimiento del *quorum-sensing* y las adaptaciones a modos de vida particularmente extremos como la termofilia y la halofilia (Boucher et al. 2003). Además, un extenso análisis comparativo entre los genomas procariotas ha puesto de manifiesto que la HGT ha contribuido enormemente a la composición actual de dichos genomas y su evolución, dado que al menos el 81 % de media de los *genes* de los procariotas han estado envueltos en algún fenómeno de HGT entre grupos y, por tanto, la evolución procariota responde a una iconografía filogenética muy reticulada (Dagan et al. 2008). En consonancia con dicho patrón, Luis Villarreal y Guenther Witzany exponen:

“...both [eu]bacteria and archaea show dominant force of evolution is mediated by horizontal gene transfer (HGT). Comparing metabolic pathways of 160 prokaryotic species, shows acquisition of gene sets not by point mutation but by rapid and massive acquisition of gene groups...” (Villarreal y Witzany 2010).

También se ha sugerido un rol privilegiado para la HGT en las primeras etapas de la vida en la Tierra, ya que algunos autores han planteado un escenario primigenio alternativo fuera del axioma darwiniano de un “*último ancestro común y universal*” (LUCA) como punto de partida de una filogenia estrictamente arborescente. En contraste, Carl Woese y colaboradores han propuesto que la vida primigenia tomaría la forma de una comunidad mínima heterogénea (*progenote*), y la (cuasi) universalidad del código genético y la complejidad mínima de los genomas que observamos en la actualidad sería consecuente a un proceso de homogeneización temprana sobre esta heterogeneidad inicial vía HGT (Woese 1998, Vetsigian et al. 2006). Por tanto, bajo este modelo (y el aparato matemático que presentan) la homología basal de los sistemas genéticos actuales no necesita ser explicada en términos de ascendencia común última, sino que es perfectamente factible un escenario alternativo marcado por el “*consenso*” sobre el lenguaje de la información en tiempos arcaicos (Vetsigian et al. 2006).

Por otra parte, aunque el impacto de la HGT es más evidente y está mejor conocido en los procariotas, este no es un fenómeno restringido al mundo bacteriano. Según indican algunos estudios, los eventos de HGT han sido identificados en adquisiciones puntuales de la

evolución eucariota, como, por ejemplo, en la transferencia de enzimas de origen bacteriano hacia protistas y levaduras (Syvanen 1994), de *genes* mitocondriales entre especies vegetales (Won y Renner 2003), e incluso, en la adquisición clave del metabolismo del fenilpropanoide en las plantas terrestres (Emiliani et al. 2009). Mucho más frecuentes (o al menos más evidentes) han sido los casos de HGT desde los orgánulos y endosimbiontes al núcleo celular (Martin 2003). De hecho, la mayor parte del DNA original de cloroplastos y mitocondrias ha sido integrado en los genomas nucleares de las células eucariotas, configurando en mayor o menor grado la composición de los mismos. Por ejemplo, cerca del 18% de los *genes* de *Arabidopsis thaliana* proceden de cianobacterias, y plausiblemente derivan de sus plastos (Ibíd.). Entre las adquisiciones más recientes por HGT intracelular se pueden citar las integración de material genético desde *Wolbachia* al genoma nuclear de varias especies de moscas del género *Drosophila*, así como de mosquitos, nematodos y avispas (Hotopp et al. 2007). Un fenómeno que aparece también en la transferencia desde las bacterias endosimbiontes *Buchnera aphidocola* a los áfidos de la especie *Acirthosiphon pisum* (Nikoh y Nakabachi 2009) y, de forma especialmente llamativa, en la integración de parte del genoma nuclear de algas en la babosa marina fotosintética *Elysia chlorotica*, la cual es facultativamente autótrofa gracias a la adquisición de los plastos algales que se mantienen activos por la expresión de las secuencias transmitidas por HGT (Rumpho et al. 2008). Otro caso interesante es el de los rotíferos bdeloides, cuyo genoma contiene un elevado número de secuencias codificantes adquiridas por HGT desde bacterias, hongos y plantas, que parecen suplir la variabilidad genética del sexo en estos animales partenogénicos (Gladyshev et al. 2008).

Aunque estos casos indican que la movilización de secuencias codificantes es posible y tiene cierta importancia en la evolución de los organismos pluricelulares, su incidencia sigue pareciendo menor que en procariotas. No obstante, quizá esta baja representación en los genomas, en comparación con los procariotas, se deba a un sesgo conceptual. Al fin y al cabo, como se expuso en apartados previos, los componentes principales de los genomas eucariotas no son las secuencias codificantes, sobre las que se busca HGT, sino los TE, y precisamente estos estarían implicados en la mayoría de casos conocidos de flujo genético entre los eucariotas (Shaack et al. 2010). De hecho, la *transferencia horizontal de transposones* (HTT) es un fenómeno que ha sido documentado en más de 200 casos entre diferentes taxones animales (insectos, reptiles, mamíferos placentarios y marsupiales, anfibios, turbelarios, etc.), así como hongos y vegetales, implicando tanto a transposones DNA como a retroelementos (Shaack et al. 2010, Piskurek y Okada 2007, Bartolomé et al. 2009). Y hay razones para pensar que esto es sólo la punta del iceberg (Shaack et al. 2010). En *Drosophila*, por ejemplo, cerca de un tercio de las familias de TE (especialmente retroelementos con LTR) han sido transferidas por HTT entre especies del genero de forma relativamente reciente (Bartolomé et al. 2009). La HTT en eucariotas, al igual que la

HGT, puede ocurrir a través de la captación directa y la integración celular de moléculas de DNA y RNA en libre circulación por los fluidos corporales (dado que están presentes en sangre, plasma, linfa, saliva y leche), aunque el mecanismo más plausible compromete a vectores como bacterias y, muy especialmente, virus (Shaack et al. 2010, Piskurek y Okada 2007). Además, el fenómeno de HTT tiene importantes consecuencias sobre la composición de los genomas (algo comprobado tanto de forma experimental como por simulaciones) en los que acontece. La entrada de nuevos tipos de TE no sólo introduce nuevas secuencias, sino puede disparar una serie de eventos de transposición que modifican activamente la arquitectura genómica y pueden dar lugar a innovaciones biológicas, lo que se discutirá más adelante (Schaack 2010). Finalmente, la HTT se encuentra detrás de fenómenos de evolución paralela entre diferentes especies. Por ejemplo, la familia de transposones DNA hAT ha sido adquirida de forma independiente en mamíferos placentarios (primates y quirópteros), mamíferos marsupiales, anfibios y planarias. Esto sugiere que, primero, la HTT puede ser más común de lo hasta ahora considerado y, segundo, que esta HTT no ocurre de forma puramente estocástica, sino que parece haber cierta especificidad (o al menos ciertas restricciones) entre los elementos que se movilizan y los genomas en los que se insertan (Novick et al. 2010).

Por último, y para terminar con esta revisión sobre el flujo de información desde el ambiente hacia los organismos y el impacto en su biología y evolución, se quiere centrar la atención sobre los más diminutos pero fundamentales actores de este escenario de intercambios genéticos: los virus. Como bien es sabido, los virus se encuentran en grandes cantidades en todos los ecosistemas, actuando como reguladores de las poblaciones bacterianas y pluricelulares, en distinto grado, aunque su papel ecológico se expande incluso hasta los ciclos biogeoquímicos y el ciclo del agua (Yau et al. 2011, Williamson 2003, Fuhrman 1999). Por otra parte, los virus, dada su ubicuidad, su extrema variabilidad y abundancia, son considerados como los principales responsables de los flujos horizontales de información genética (Dinsdale 2008, Rohwer y Thurber 2009). Los virus portan información propia y adquirida (de las células huésped), y el conjunto de viomas⁴ constituye un verdadero reservorio de información integrable para los procariotas, conteniendo secuencias para la fotosíntesis o el metabolismo del fosfato, así como gran cantidad de proteínas para la motilidad y la quimiotaxis, e incluso información para la producción de moléculas características de los animales como el ácido hialurónico o la quitina (Hamilton 2006, Dinsdale 2008). Es más, los análisis metagenómicos para sistemas marinos indican que los *genes* envueltos en la síntesis de cofactores y vitaminas, en la respuesta al estrés mediante chaperonas, o asociados a la motilidad y la quimiotaxis son más comunes en los viomas que en sus correspondientes microbiomas⁵ (Dinsdale 2008, Rohwer y Thurber

⁴Anotación de los genomas víricos de una muestra ecológica dada.

⁵Anotación de los genomas microbiológicos de una muestra ecológica dada.

2009). En lo que se refiere a su impacto neto sobre las poblaciones, se estima que 1024 secuencias genéticas son movidas por transducción al año en los océanos, desde los virus a sus huéspedes (Rohwer y Thurber 2009). Además, según indican Forest Rohwer y Rebecca Vega Thurber:

“...Viruses not only move genetic material from an organism to another, but from an ecosystem to another. Several phage sequences have been found to be ubiquitously through the biosphere. . . Viruses can move throughout the world and contribute to global genetic pool. It may be the case that although local viral diversity is very high, total global diversity is limited by the worldwide movement of virions...” (Ibíd.).

Pero los virus no sólo han intervenido e intervienen decisivamente en la evolución de los procariotas. Una fracción considerable de los genomas de animales y plantas está compuesta por virus endógenos (en especial retrovirus, que se comportan como TE y caen dentro de la categoría de retroelementos con LTR) que han moldeado la estructura de los cromosomas y están implicados en la adquisición de nuevas funciones genéticas (Zeilfelder et al. 2007, Horie et al. 2010, Sentís 2002, Sandín 1997, Roosinck 2011, Shapiro 2005ab, Oliver y Greene 2011, Zeh et al. 2009). Concretamente, los retrovirus endógenos (ERV) son especialmente representativos al conformar cerca del 9% de los genomas de mamíferos de distintas familias como roedores (ratón), marsupiales (zarigüeya) o primates (humanos), en los cuales participan funcionalmente a través tanto de sus secuencias codificantes y de las LTR, asociadas a exones y regiones reguladoras respectivamente (Mikkelsen et al. 2007, Faulkner et al. 2009, Landry et al. 2003, Hedges 2005).

La incidencia de los ERV ha sido estudiada especialmente en primates, lo cual ha hecho posible extraer conclusiones filogenéticas y evolutivas sobre el efecto de las inserciones episódicas sobre este grupo. Por ejemplo, se conoce que gran parte de estos ERV son específicos de las diferentes familias de primates y, de hecho, su distribución global indica que la adquisición y expansión de varias clases y familias específicas de ERV coincide con la separación entre catarrinos y platirrininos, fenómeno que se repite de forma algo más moderada con la aparición de los hominoideos (Greenwood et al. 2005, Blikstad et al. 2008). Al parecer, la integración de ERV en los genomas no sólo altera la composición y estructura general de los mismos, sino que también está implicada en la exhibición de patrones de expresión diferentes entre especies de primates. Por ejemplo, se ha demostrado la expresión específica en tejido cerebral de 215 transcritos de ERV en los seres humanos, mientras que estos mismos elementos no se expresan, o lo hacen muy levemente, en

los catarrinos y se sugiere algún tipo de conexión con la evolución del sistema nervioso (Stengel et al. 2006).

Del mismo modo, los ERV están implicados en un buen número de casos de regulación genética (Faulkner et al. 2009, Landry et al. 2003, Shapiro 2005b), e incluso son directamente responsables de una parte muy sustancial de las diferencias totales de expresión entre ratas y ratones (Pereira et al. 2009). Los ERV también pueden conceder ciertas funciones clave para la biología de algunas especies, a través de secuencias codificantes que derivan de las proteínas de las cápsidas (Dupressoir 2009, Dunlap et al. 2006, Hunter 2010, Bézier et al. 2009). Tal es el caso de las sincitinas, proteínas fusogénicas que participan en la formación del sincitiotrofoblasto, y por tanto resultan esenciales para el desarrollo correcto de la placenta y del embrión de los mamíferos euterios (Sentís 2002, Sandín 1997, Dupressoir 2009). De hecho, la inactivación experimental de la sincitina en ratón da lugar a malformaciones de la interfaz materno-fetal que afectan al feto y finalmente conducen a la muerte del mismo, demostrando que esta proteína de origen vírico es esencial para la reproducción, por lo menos, de esta especie (Dupressoir 2009). Más sorprendente aún es el hecho de que las proteínas víricas necesarias para la formación del sincitiotrofoblasto hayan sido adquiridas de forma paralela en primates (sync-1, sync-2), roedores (sync-A, sync-B) y bóvidos (JSRV), lo que implica el origen reiterado y recurrente del mismo carácter y la misma función molecular en líneas aparentemente independientes (Dupressoir 2009, Dunlap et al. 2006).

Otros ERV cumplen con funciones no reproductivas y, por ejemplo, en humanos algunos ERV están implicados en la morfogénesis de la piel y del ojo, en el desarrollo del sistema inmunitario y en la producción de enzimas digestivas como la amilasa (Hunter 2010), así como en proteínas de membrana celular, de unión a DNA y empaquetamiento de RNA, enzimas de degradación (UTPasa y proteasa) y de replicación (polimerasa con RNAsa H), además de actuar como *enhancers*, promotores y señales de *splicing* que regulan la expresión de elementos genéticos asociados (Blickstad et al. 2008). Por otra parte, aunque los ERV son sin duda los mejor caracterizados, estos no son los únicos virus endógenos de los genomas. Recientemente se ha demostrado que otras secuencias víricas existen en los genomas de mamíferos: los bornavirus (Feschotte 2010, Horie et al. 2010, Belyi et al. 2010) y los filovirus (Belyi et al. 2010, Taylor et al. 2010), elementos integrados independientemente por diferentes especies, que pueden desempeñar un papel sobre la inmunidad y otras funciones aún por determinar (Belyi et al. 2010, Taylor et al. 2010). En otros eucariotas también se han identificado diferentes virus endógenos que han repercutido de forma directa en la biología de las especies. Concretamente, algunas avispa bracónidas están asociadas con poliadenovirus que facilitan su ciclo reproductor parasitoide, pero,

además, estas avispas tienen integradas en sus genomas partículas virales de otros virus que sirven para el mismo propósito (Bézier et al. 2009, Whitfield y Asgari 2003). La integración de virus ha sido también descrita en algas (Delaroque y Boland 2008), en hongos (Taylor y Bruen 2009, Roosinck 2011), en plantas (Roosinck 2011), por su puesto en bacterias (Roosinck 2011, Weinbauer 2004, Hunter 2010), e incluso, a modo de muñecas rusas, en los mismos virus (La Scola et al. 2008). Algo que sugiere que no se trata de un fenómeno precisamente aislado ni restringido sobre la biodiversidad. Finalmente, varios autores han argumentado repetidamente que el papel de los virus habría sido crucial en la adquisición de algunas de las características clave de la organización eucariota, actuando como reorganizadores de la estructura nuclear (Claverie 2006, López-García et al. 2006) y como mediadores en la fusión de membranas entre los “*presimbiontes*” (Sentís 2002), aportando parte importante de la maquinaria de replicación (Villarreal y DeFilippis 2000) y contribuyendo al salto hacia los ciclos de vida complejos, caracterizados por la meiosis y el sexo (Livingstone Bell 2006).

Además, es posible dirigir hacia los virus la búsqueda del origen de los TE, que, como se ha expuesto previamente, constituyen una parte fundamental de los genomas y aportan un mecanismo muy importante en la evolución molecular. En el caso de los retroelementos con LTR, la relación directa con los retrovirus es más que patente y no requiere de gran argumentación. Sencillamente, algunos retrovirus quedarían permanentemente integrados en los genomas, evadiendo la barrera somatogerminal dispuesta por Weismann, al alcanzar la línea germinal y propagarse con la descendencia (Sandín 1997, Sentís 2002, Blikstad et al. 2008). Aparentemente, durante el proceso de endogenización subsiguiente, las secuencias codificantes destinadas a la formación de la cápsida pueden degenerar hasta perder su función original, convirtiendo al ERV en un retroelemento con LTR sin capacidad de transfección. Pero, además, algunos estudios comparativos sobre la enzima transcriptasa inversa y los dominios de la ribonucleasa HI sugieren que, más allá de la relación directa con los ERV, los retroelementos han tenido una compleja historia marcada por el quimerismo y la hibridación entre secuencias de origen interno, que puede ser trazada hasta los intrones de tipo II de bacterias (TE quizá precursores de los intrones con *splicing* de los eucariotas) y, en último término, hasta los virus retroides (Malik et al. 1999, Malik y Eickbush 2001, Pyle y Lambowitz 2006, Llorens et al. 2009, Villarreal y Witzany 2009). Por tanto, la evolución de estos virus está profundamente marcada por fenómenos de hibridación dentro de sus huéspedes, lo que puede entenderse como una dinámica de intercambio de información genética con y a través del medio.

En resumen, el medio puede ser considerado como un gigantesco canal de información que interactúa con la información genética y epigenética, transmitida verticalmente en la

reproducción. Esta información ambiental actúa sobre la formación del fenotipo, a través de la ontogenia y, especialmente, del desarrollo. Tanto los factores bióticos como abióticos del ambiente establecen los parámetros sobre los se lleva a cabo el desarrollo y, además, actúan como señales que son procesadas por los organismos, los cuales emiten repuestas activas o pasivas a las mismas. La información del medio es esencial para el desarrollo correcto de las especies, y el establecimiento de múltiples simbiosis es una prueba de que el medio juega un papel importante en la construcción de los organismos. Esta información del medio orgánico es transferida entre generaciones por la ocupación sucesiva de un mismo nicho, pero, en ocasiones, también de forma especializada (epigenética) a través de fluidos corporales, heces, etc. Finalmente, la información del medio puede ser asimilada a los canales celulares mediante la integración de simbioses y de secuencias genéticas. La transferencia horizontal, la endosimbiosis y la integración de virus representan los mecanismos capaces de introducir físicamente la información del medio en los genomas, demostrando que la información biológica no es una calle de único sentido, sino una vía recíproca, un bucle. Porque el medio, además de proporcionar nuevos componentes a las células y configurar los parámetros ontogenéticos, puede disparar la modificación de la información genética y epigenética en los organismos, a través de mecanismos de respuesta activa ante las condiciones ambientales.

3.5. Sobre el azar y la necesidad: el bucle organismo-ambiente

A raíz del triunfo del neodarwinismo, el ambiente ha sido considerado más como un agente selectivo que instructivo (Gilbert y Epel 2009) y, desde la imposición de la síntesis, éste ha sido esencialmente descartado como una verdadera fuente de información hereditaria. No obstante, según se ha expuesto, la concepción de los organismos como sistemas informacionalmente cerrados, cuya su evolución gira en torno a dinámicas de mutación aisladas del medio, es insostenible en función del abundante conjunto de evidencias en favor de los flujos de información recíprocos a través del canal epigenético y ambiental. Por otra parte, el ambiente es capaz de influir sobre la evolución de los organismos, accediendo a las rutas de desarrollo, entrando en las células, integrándose en sus genomas y en su citoplasma, estableciendo relaciones hereditarias que fijan la información del medio en los canales genéticos y epigenéticos. Además, aun remarcando su crucial importancia, la integración de moléculas, células y paquetes genéticos no es la única influencia del medio sobre la información intrínseca de los organismos, dado que estos últimos poseen la capacidad de desarrollar respuestas moleculares generales y específicas ante las circunstancias del medio. Estos mecanismos convertirían a los seres vivos en sujetos activos de su propia evolución, que dejaría de ser ciega y azarosa para

desarrollarse bajo la influencia del ambiente, y pueden ser agrupados en las siguientes categorías: herencia epigenética de caracteres adquiridos, capacitación mutacional, movilización facultativa de TE e intensificación de la HGT. A partir de este punto se hará referencia a este conjunto bajo el concepto de **mecanismos de potenciación evolutiva**.

Como se ha expuesto anteriormente, la información epigenética puede ser transmitida en las divisiones celulares y, al menos en ocasiones, ésta puede pasar a la descendencia de organismos pluricelulares complejos (animales y plantas). La herencia estructural y la citoplasmática, pero también las marcas químicas sobre la cromatina, sirven como canal de transferencia entre generaciones (Gilbert y Epel 2009, Jablonka y Lamb 2009, Gissis y Jablonka 2011, Halfmann y Lindquist 2010). Es interesante recordar que la información epigenética surge como una interfaz que conecta la información genética con la información del medio, es decir, los mecanismos epigenéticos responden a las condiciones ambientales y regulan la expresión fenotípica de la información genética en estados estables y hereditarios. En consecuencia, sería posible hablar de una herencia epigenética (de caracteres adquiridos) cuando el estado epigenético es conservado transgeneracionalmente y ha sido inducido *de novo* en respuesta a señales procedentes del medio, como la alimentación o la temperatura (Jablonka y Raz 2009, Gilbert y Epel 2009).

Un ejemplo ilustrativo puede encontrarse en los ratones clónicos de la línea agutí, cuya variación en el color del pelo está fuertemente influenciada por la dieta que recibe la madre durante la gestación. Desde el plano molecular, estos ratones son portadores de un alelo característico (*Avy*) que incorpora un elemento móvil (IAP), cuyo estado de metilación afecta a la expresión de la proteína codificada (proteína *agouti*), que se manifiesta fenotípicamente a través de pelajes de color marrón, amarillo y de tipo variegado, aunque también parece estar implicados en otros caracteres como la acumulación de tejido adiposo (Gilbert y Epel 2009, Jirtle y Skinner 2007). Dado que la alimentación de la madre afecta al estado de metilación del elemento IAP, existe un vínculo directo entre las condiciones ambientales y la adquisición de los caracteres en la descendencia. Concretamente, la administración de complementos alimentarios como el ácido fólico, vitamina B12, colina y betaina, favorecen las metilaciones sobre el IAP y desplazan la media fenotípica de la descendencia hacia una mayor proporción con pelaje oscuro (Jirtle y Skinner 2007). Pero lo más interesante es que estos patrones de metilación, y el fenotipo resultante, son transmitidos a la descendencia, tanto si permanece el estímulo como con independencia de éste, en por lo menos las dos siguientes generaciones (Gilbert y Epel 2009, Jirtle y Skinner 2007, Feil 2006, Jaenisch y Bird 2003). Del mismo modo, otros compuestos administrados durante la gestación se asocian a efectos transgeneracionales. Algunos disruptores endocrinos, como son el dietilestilbestrol (en humanos), el viclozo-

lin y el methoxychlor (en roedores), producen alteraciones sobre el sistema reproductor y otras patologías que persisten en la descendencia durante al menos tres generaciones desde su exposición (Gilbert y Epel 2009). En *C. elegans* alimentados con bacterias con RNA marcado se producen efectos en el tamaño y la forma de la descendencia, y se observan patrones de silenciamiento directo de dichos RNA durante más de 40 generaciones sucesivas (Gilbert y Epel 2009, Jablonka y Raz 2009). La temperatura puede afectar a la coloración de los ojos y la forma de las alas de *D. melanogaster* durante las cuatro siguientes generaciones al estímulo (Gilbert y Epel 2009, Jablonka y Raz 2009).

Otros ejemplos interesantes están relacionados con efectos sobre el sistema nervioso central. En ratón (*M. musculus*), se ha demostrado que la exposición durante el crecimiento a un ambiente enriquecido (lo que incluye nuevos objetos, elevadas interacciones sociales y ejercicio voluntario) mejora la potenciación a largo plazo de la memoria (*long-term potentiation*), e incluso es posible recuperar de este modo la actividad de los mutantes defectivos (Arai et al. 2009). Lo más sorprendente es que el efecto del ambiente enriquecido sobre los mutantes defectivos, es decir, la recuperación de la actividad normal, es transmitido a la descendencia aunque ésta nunca haya experimentado dicha estimulación (Ibíd.). En la gallina doméstica (*G. gallus*), el acceso a la comida en condiciones imprevisibles (iluminación discontinua y variable) provoca respuestas adaptativas sobre el comportamiento alimenticio de las aves, que se transmiten a los descendientes sin recursividad del estímulo, a través de mecanismos epigenéticos (Nätt et al. 2009). Y no deja de ser interesante el que, precisamente, la evolución molecular de la gallina doméstica está marcada por profundos cambios en los patrones de regulación epigenéticos (metilación de la cromatina) con efectos fenotípicos claves en el proceso de domesticación (Nätt et al. 2012). En *D. melanogaster*, la exposición a un compuesto neuroactivo (pentilenetetrazol) genera alteraciones en el transcriptoma del sistema nervioso central, y produce modificaciones epigenéticas en el soma y los espermatozoides, que son transmitidas durante al menos dos generaciones (Sharma y Singh 2009). De nuevo en ratones, la exposición de hembras gestantes a un ambiente en el cual hay individuos con infecciones bacterianas (aunque estén aislados y no haya posibilidad alguna de contagio a las hembras gestantes), desencadena cambios en los niveles de corticosterona y en el tamaño de los riñones de las hembras, y sus descendientes desarrollan una capacidad de respuesta inmune acelerada a estas infecciones (aunque la madre nunca las haya padecido) y un carácter menos agresivo de lo habitual (Curno et al. 2009).

En conclusión, aunque a día de hoy no se puede saber el alcance real de esta epigenética transgeneracional sobre la biología de las especies, ni valorar toda su importancia en la evolución y la adaptación al medio, lo cierto es que las evidencias siguen acumulándose.

Como apuntan Eva Jablonka y Marion Lamb:

“... epigenetic inheritance has been found in every taxon in which it has been sought, and that it can affect every type of locus in the genome...” (Jablonka y Lamb 2008).

Además, esta autora ha realizado, en colaboración con Gal Raz, una completa revisión que incluye más de 100 casos conocidos de este fenómeno, muchos de ellos como consecuencia de detonantes ambientales, a través de diferentes mecanismos y en diferentes especies de los cinco reinos, y constituye una referencia recomendable para ampliar sobre la representatividad de este fenómeno (Jablonka y Raz 2009). De forma complementaria, Hauser y colaboradores han realizado una revisión similar centrada en la herencia epigenética de vegetales y ofrecen un interesante listado de casos representativos, en la que concluyen:

“... Recent studies on epigenetic variations between populations, individual organisms, and upon different environmental conditions, suggest their importance for phenotypically relevant adaptations. The emerging theme is that epigenetic mechanisms buffer developmental programs and at the same time maintain plasticity. Periodic breakdown of this epigenetic buffering potentially causes increased phenotypic variations that might be a future source for increasing the variability in germplasm...” (Hauser et al. 2011).

Mientras que los casos anteriores conllevan alteraciones hereditarias sobre los estados epigenéticos en función de las señales del medio, los siguientes mecanismos activos de cambio inducido afectan directamente a la información genética. Tal es el caso de los mecanismos de hipermutación y de capacitación mutacionales ante situaciones de estrés ambiental y pérdida de adaptación, que conllevan la liberación crítica de mutaciones acumuladas y elevan su tasa de aparición (Gilbert y Epel 2009, Bridges 2001, Erwin 2000, Tenallion et al. 2004, Badyaev 2005, Shorter y Lindquist 2005, Jarosz y Lindquist 2010).

En primer lugar, los mecanismos de *hipermutación* están bien descritos en bacterias, y disparan la tasa de mutación bajo situaciones de estrés (físico, químico o biológico) en una respuesta acotada en el tiempo. A diferencia de las situaciones experimentales de laboratorio, en donde prevalecen las cepas con una tasa de mutación alta y constitutiva

(Galhardo et al. 2007), la frecuencia de mutaciones facultativas en las poblaciones naturales es relativamente baja, y por contra, es de lejos la mutagénesis inducida la que tiene una mayor contribución estas poblaciones (Koonin y Wolf 2009, Galhardo et al. 2007). Este es un dato revelador, dado que implica que la principal fuente de variabilidad mutacional (según la síntesis) no es puramente fortuita, sino que está ligada a la interacción con el medio y obedece a dinámicas puntuales más que continuas. La mutagénesis inducida está asociada a mecanismos generalistas como el sistema de reparación SOS (Shapiro 2011, Tenallion et al. 2004), encargado de reparar los daños sobre el DNA inducidos por un ambiente hostil, aunque para ello introduzca modificaciones sobre la secuencia original (Piqueras et al. 2002). Diferentes tipos de estrés (desnutrición, alta osmolaridad, baja temperatura y pH, etc.) son los detonantes para este y otros sistemas de reparación e hipermutación en bacterias (SOS, MRS, dinB), que potencian la creatividad del individuo inadaptado a través de mutaciones genéticas que se traducen en alteraciones citológicas (Tenallion et al. 2004, Galhardo et al. 2007). Además de estos mecanismos inespecíficos, también se conocen fenómenos de mutagénesis inducida bajo respuestas reguladas, dirigidas hacia *loci* determinados (Jablonka y Lamb 2005). La hipermutación local está restringida a regiones específicas del genoma, por lo que los efectos de la mutagénesis están acotados y dirigidos hacia secuencias genéticas o conjuntos ligados de *genes*, en una suerte de “*evolución concertada*” (Koonin y Wolf 2009, Galhardo et al. 2007, Tenallion et al. 2004, Jablonka y Lamb 2005).

Por otro lado, también es posible potenciar la creatividad, no ya incrementando la tasa de mutación, sino liberando las mutaciones latentes acumuladas (silenciadas) bajo el efecto de los *capacitadores mutacionales*. Como ya se expuso en la segunda parte, los sistemas biológicos exhiben una gran robustez al cambio gracias a los efectos de la redundancia, la degeneración y la modularidad, pero sobre todo a través de los mecanismos de reparación del DNA y el silenciamiento de las mutaciones (Kitano 2004, Gilbert y Epel 2009). Sin embargo, bajo condiciones de estrés ambiental, los sistemas de tamponamiento mutacional pueden verse inhibidos, convirtiéndose en capacitadores evolutivos con la liberación abrupta del conjunto de mutaciones silenciadas (Badyaev 2005, Gilbert y Epel 2009, Erwin 2000, Tenallion et al. 2004, Shorter y Lindquist 2005, Jarosz y Lindquist 2010). Por ejemplo, tanto en animales como en plantas, la proteína (chaperona) Hsp90 actúa como un tamponador mutacional que silencia las mutaciones y difumina la variación genética en torno a fenotipos estables, manteniendo la correcta conformación tridimensional de muchas proteínas y corrigiendo el plegamiento de las proteínas mutantes (Gilbert y Epel 2009, Queitsch et al. 2002). Sin embargo, cuando el organismo es expuesto a condiciones estresantes (compuestos químicos, altas temperaturas) la actividad de la Hsp90 se ve comprometida y muchas mutaciones ocultas salen a la luz de golpe, produciendo alteraciones en los fenotipos que pueden estabilizarse en la descendencia una vez se recupera

la normalidad fisiológica y ambiental (Gilbert y Epel 2009, Queitsch et al. 2002, Jarosz y Lindquist 2010, Erwin 2000). De hecho, tanto en animales (*D. melanogaster*) como en plantas (*A. thaliana*), los ensayos experimentales sobre la Hsp90 producen serias alteraciones que afectan a la morfología y a la fisiología de los organismos, que se manifiestan como cambios discontinuos de magnitud variable (Erwin 2000, Queitsch et al. 2002, Gilbert y Epel 2009). Otro ejemplo interesante puede encontrarse en levadura (*S. cerevisiae*), donde la conformación activa del prión [PSI+] actúa como un capacitador evolutivo bajo condiciones de estrés, y su actividad se asocia con la liberación de mutaciones ocultas y la aparición de nuevos fenotipos (Tyedmers et al. 2008, Halfmann et al. 2012). Como apuntan Jens Tyedmers y colaboradores:

“... Under conditions of extreme stress, when the phenotype is poorly suited to the environment, an increase in the acquisition of [PSI+] provides an opportunity for cells to alter the phenotypic read-out of their genome, providing an immediate access to complex traits...” (Tyedmers et al. 2008).

Por tanto, [PSI+] actúa como un elemento epigenético (hereditario y autorreplicativo) que interactúa con las mutaciones y las libera en situaciones críticas de supervivencia. Estos fenómenos de inducción y liberación son interesantes para explicar cómo las mutaciones genéticas son producidas y expresadas bajo condiciones estresantes del ambiente, y, junto con las modificaciones epigenéticas, pueden ser importantes para explicar la adaptación de los organismos a las condiciones circunstanciales. No obstante, los genes mutados y los nuevos estados epigenéticos no son suficientes para explicar la evolución general de los genomas, dado que, según lo expuesto al comienzo de este capítulo, la evolución de los genomas eucariotas y procariotas se debe fundamentalmente a reordenaciones sobre la arquitectura de los cromosomas y a la reorganización de las redes genéticas, tanto por cambios en las interacciones (regulación y expresión), como por integración de elementos nuevos. Precisamente, estos cambios están fuertemente asociados a la actividad de TE y a la HGT, mecanismos que se caracterizan por su sensibilidad frente a las condiciones del medio.

En primer lugar, los TE han sido planteados por distintos autores como principales responsables de la evolución de los genomas (Kazazian 2004, Sandín 1995, Zeh et al. 2009, entre otros). Su abundancia, su capacidad para modificar la arquitectura de los genomas, sus roles en la regulación e innovación de la información biológica, su distribución y conservación, y, finalmente, sus propiedades dinámicas hacen de los TE unas secuencias de un enorme potencial evolutivo. La actividad de los TE (copia, movilización, y, en

ocasiones, transducción) que tanta importancia parecen haber tenido en la evolución de los genomas, según lo expuesto previamente, no es un mero fenómeno estocástico. Las condiciones del medio y el contexto genómico modulan la actividad de los elementos móviles, por lo que estos convierten al genoma en un “*órgano sensible*” frente al ambiente. Una idea que recoge las intuiciones de la propia Barbara McClintock décadas atrás:

“... *In the future, attention undoubtedly will be centered on the genome, with greater appreciation of its significance as a highly sensitive organ of the cell that monitors genomic activities and corrects common errors, senses unusual and unexpected events, and responds to them, often by restructuring the genome...*”
(McClintock 1984 citada en Shapiro 2010).

Y lo cierto es que, a día de hoy, existen numerosas evidencias que apuntan a que los TE son efectivamente sensibles a las situaciones altamente desfavorables del medio externo y a la inestabilidad interna del genoma, lo que se traduce en respuestas de carácter sistémico conocidas como *estallidos de transposición* (Mansour 2007, Zeh et al. 2009, Shapiro 2005-2011, Sandín 1995-2006, Shaack et al. 2010, Oliver y Greene 2011). Diversos factores como la radiación UV, el frío extremo, las concentraciones hipersalinas, las drogas químicas o el daño mecánico, son capaces de alterar la regulación epigenética de los TE e inducir la movilización específica de familias o elementos concretos con susceptibilidad frente al agente detonante (Mansour 2007). Otros agentes inductores son de origen biológico, como las inserciones virales, la desnutrición, la llegada de nuevos TE por HTT e hibridación, o las duplicaciones completas del genoma (Mansour 2007, Schaack 2010, Shapiro 2010). Por otra parte, no sólo existe una gran especificidad entre factores inductores y los elementos inducidos, también es característica la especificidad entre estos últimos sobre las localizaciones del genoma en las que insertan sus copias. Esta especificidad sobre “*dianas de inserción*” puede variar entre elementos, abarcando desde preferencias relajadas sobre secuencias y regiones de carácter general (secuencias UTR, regiones teloméricas y pericentroméricas, etc.), hasta la inserción sobre secuencias altamente específicas (Zhang y Saier 2009, Sandmeyer et al. 1990, Craig 1997, Sandmeyer 1998, Grandbastien 2005, Schmidt y Anderson 2006, Federoff 2012). Es un dato interesante el que un buen número de estas inserciones específicas de sitio residen, dentro del genoma humano, en secuencias codificantes involucradas en la respuesta celular ante estrés ambiental y estímulos externos (Grandbastien 2005, Schmidt y Anderson 2006). En cualquier caso, como resume Nancy Craig:

“... *Some elements display considerable target site selectivity and others dis-*

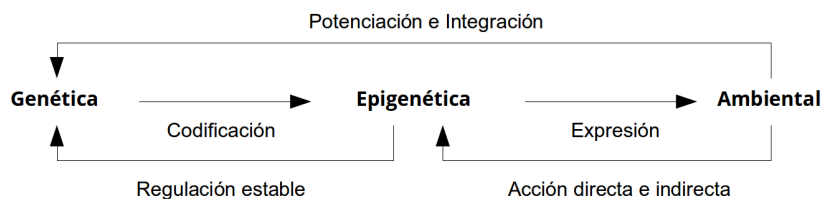
play little obvious selectivity, although none appears to be truly <random>..."
(Craig 1997).

Los efectos de la movilización masiva de los TE han sido estudiados experimentalmente y, como se expondrá en el capítulo quinto, sus efectos han sido caracterizados en la evolución de algunos grupos representativos. En lo que se refiere al estudio experimental, Tsukahara y colaboradores han reproducido la movilización masiva de TE en *A. thaliana* por medio de mutantes defectivos en la metilación y, por tanto, en la regulación de varias familias de retroelementos. Como resultado, las plantas contienen una variedad de inserciones que se relacionan con la diversidad TE activos (recordando que el método usado es totalmente inespecífico) y producen alteraciones evidentes sobre el fenotipo (Tsukahara et al. 2009). Del mismo modo, Naito y colaboradores han realizado un estudio sobre una línea de arroz (*O. sativa*) bajo transposición de un elemento específico, el mPing, que es sensible a la baja temperatura y a la salinidad. Según los autores, el número de copias de mPing está en aumento, con 40 nuevas inserciones por generación, y éste se inserta de forma preferencial en las secuencias flanqueantes 5' de las secuencias codificantes (Naito et al. 2010). Respecto a sus efectos fenotípicos, su actividad ha sido asociada a la generación de una nueva GRN, en la que un subconjunto de inserciones de mPing confieren patrones de expresión alternativa a 10 elementos genéticos adyacentes (Naito et al. 2010).

Finalmente, la HGT también se caracteriza por su sensibilidad ante el estado ambiental y celular, y, de hecho, diversas situaciones son capaces de inducir la intensificación la tasa de transferencia horizontal. Por ejemplo, se ha comprobado que las situaciones de estrés y daño celular por la exposición a radiación UV y antibióticos (ciprofloxacina y trimetoprim) inducen la actividad del sistema de reparación SOS, y éste, además de facilitar la hipermutación, promueve la HGT por conjugación en bacterias (Beaber et al. 2003). Además de los estímulos externos (agentes que producen lesiones en el DNA) las células son susceptibles a estímulos internos que potencian la HGT, como el volumen total de partículas virales que contiene integradas en su genoma que, al superar un umbral crítico, abandonan el ciclo lisogénico y se vuelven infectivos, lo cual a su vez favorece la transducción (Frost et al. 2005, Weitz et al. 2008). En este punto es interesante recordar que la transformación es inducida en estado natural de forma facultativa bajo situaciones estresantes, como inanición y acceso limitado a algunos nutrientes, densidad poblacional (*quorum sensing*) y otras condiciones alteradas (Thomas y Nielsen 2005). La formación de biofilms está también vinculada a la HGT, mejorando el flujo de información y activando las algunos profagos, y, de forma recíproca, algunos plásmidos y bacteriófagos son capaces de disparar la formación de los biofilms (Jefferson, 2004).

En lo referente a los eucariotas, los ERV son sensibles a las condiciones del ambiente, como los TE en general, y su activación no sólo produce movilizaciones dentro del genoma propio, sino que algunos ERV retienen la capacidad para producir partículas no defectivas, capaces de infectar a otros organismos por transfección. Por ejemplo, el retrovirus HERV-K de humanos se activa y emite partículas en situaciones de desregulación del ciclo celular, asociándose a algunos tejidos cancerígenos (Bannert et al. 2004, Boller et al. 2008). Otros ERV son capaces de saltar la barrera de la especie, ya sea *in vivo* o *in vitro*. Por ejemplo, el elemento endógeno ALV de gallinas es capaz de infectar más fácilmente a otras aves como pavos, codornices y faisanes que a las propias gallinas (Weiss 2006). El virus endógeno de ratón MLV es capaz de formar partículas efectivas e infectar a ratas y humanos, así como el ERV de gato RD114 está asociado a la línea celular cancerosa del rhabdomyosarcoma en humanos (Ibíd.). Aunque la asociación a las enfermedades es con mucha frecuencia el primer resultado de los descubrimientos biológicos, ya sea la existencia de bacterias en el siglo XIX o el reconocimiento de las mutaciones en el XX, lo cierto es que no todos los casos de transfección son eminentemente patogénicos. De forma retrospectiva, se ha demostrado que algunos ERV han sido introducidos desde unas especies a otras, integrándose en la línea germinal sin comprometer la supervivencia de los organismos. Por ejemplo, el anteriormente citado RD114 felino es en origen un ERV adquirido por transfección desde el genoma del babuino, el BaEV (Ibíd.). Existen casos similares conocidos en un buen número de animales como gibones, cerdos, koalas, ratones, conejos, ovejas, etc., y bajo este panorama no parece que la transfección entre especies sea un fenómeno excepcional (Weiss 2006, Tartlinton et al. 2006, Schaack et al. 2010). El estrés ambiental y citológico, por lo tanto, parece potenciar la activación de los ERV al inducir su transposición en los genomas y (en algunos casos) produce la liberación de partículas víricas que facilitarían la HTT. Esta relación podría retroalimentarse con la integración de los ERV y TE en los nuevos genomas, ya que según indican los estudios sobre el tema la entrada de nuevos elementos es seguida por la amplificación masiva de los mismos y la consecuente reestructuración de los genomas (Shaack 2010, Shapiro 2010, Piqueras et al. 2002, Sandín 2002).

En resumen, los organismos no son sujetos pasivos en la dinámica de la evolución. No son sistemas cerrados de mutación aleatoria, aislados del entorno, cuya supervivencia diferencial es lo único que modula la información biológica. El ambiente es, en primer lugar, más que un mero agente selectivo. Es un canal de información fundamental para el desarrollo, para la generación normal del fenotipo, y su modificación altera de forma directa la biología de las especies. Por otra parte, los organismos son sensibles al estado ambiental y son capaces de responder activamente a las condiciones del medio. La necesidad, no el puro azar, dirige los principales fenómenos de cambio genómico en procariontes y eucariotas. Esto no significa que las respuestas activas de los organismos sean siempre las



- **Figura 3.1:** El bucle organismo-ambiente. La información biológica fluye bidireccionalmente a través de tres canales: genético, epigenético y ambiental. La información genética codifica la maquinaria molecular de la epigenética, y ésta se expresa bajo la influencia del medio. Dicha expresión influye en el ambiente a través del metabolismo, la termodinámica o la construcción de nicho. De forma recíproca, el ambiente influye sobre los estados epigenéticos de la ontogenia de forma directa (por los parámetros formativos) e indirecta (respuestas sentidas), que se transmiten a su vez en la regulación de la información genética. Finalmente, el ambiente es capaz de alterar la información genética mediante fenómenos de potenciación (hipermutación, capacitación, etc.) e integración (simbiosis, HGT, virus, etc.).

adecuadas para su supervivencia, pero, sin lugar a dudas, potencian sus capacidades de cambio en situaciones muy desfavorables o inestables, y constituyen una salida coherente ante una situación crítica. Además, en el caso de las inserciones virales, la transposición de TE y la hipermutación local, los cambios no sólo están acotados en el tiempo, sino también en magnitud y lugar de acción (*loci*). Las preferencias de inserción, en algunos casos con dianas muy específicas, así como la especificidad entre el detonante ambiental y el elemento inducido, hace imposible considerar a la inducción de TE como un evento estocástico. Finalmente, la creciente evidencia de la epigenética transgeneracional sobre rasgos adquiridos en la vida de los parentales o en respuesta a su instrucción en el desarrollo, incita a pensar que este puede ser un fenómeno más común de lo esperado, y que la continuidad de las células lleve consigo gran cantidad de información adaptativa entre generaciones, en ocasiones con bastante inercia tras el estímulo. Por lo tanto, este nuevo escenario recupera la noción del sistema informacionalmente abierto para los seres vivos, a través de lo que se identifica como el **bucle organismo-ambiente**. Un bucle en el que la información fluiría desde el genoma hasta el ambiente, pasando por el epigenoma, y viceversa (figura 3.1). La información, de este modo, circularía de forma continua a través de los canales genético, epigenético y ambiental (Heredia 2012), lo cual es concordante con las pautas de organización de los sistemas biológicos y recupera las nociones más básicas del evolucionismo primigenio, al devolver al organismo ese papel activo en su evolución. *El fantasma de Lamarck ha vuelto para quedarse.*

3.6. Corolario y conclusiones del capítulo tercero

De entre las conclusiones extraíbles de este capítulo, quizá la más evidente y más general sea que la información biológica constituye la pieza central del cambio evolutivo, que ésta es compleja y que está definida por la herencia celular en contacto con la información del medio. La información genética, por tanto, no es la única fuente de información biológica, sólo la más fácil de estudiar bajo las herramientas analíticas derivadas del paradigma cartesiano y, en consecuencia, la mejor conocida hasta ahora.

En lo referente a la información genética, se quiere subrayar brevemente algunos puntos como conclusiones importantes: 1) no toda la información biológica es genética; 2) no toda la genética es mendeliana; 3) no todo el genoma son *genes*; 4) ni todas las secuencias funcionales son codificantes. Los descubrimientos de la última década sobre la información genética, a través de la biología de sistemas, han llevado a una situación insostenible, en la que el uso de las unidades (el *gen*) y dinámicas (el DCBM) clásicas confronta con una realidad actual compleja que evade y contradice estas asunciones. Se plantea que el concepto de gen como unidad de información genética es más un artefacto, producto de la visión cartesiana de la ciencia del siglo XX y de la búsqueda no desinteresada de marcadores hereditarios específicos que determinasen la “*calidad*” de un organismo (incluyendo seres humanos), que una realidad tangible. Existe información genética y ésta, a todas luces, parece compartimentada y modulada, pero no parece posible reconocer con seguridad ninguna otra unidad de información genética funcional que no sea el genoma, el cual constituye un sistema contextual e indivisible a efectos prácticos.

Continuando con las conclusiones, se considera de especial relevancia los siguientes puntos sobre los genomas: 1) los genomas son unidades dinámicas y complejas en contenido y expresión; 2) las secuencias codificantes (*genes*) evolucionan esencialmente por duplicación, combinación y cambios en su regulación; dado que 3) gran parte de las familias génicas han sido adquiridas en tiempos tempranos de la evolución; 4) los TE son los más abundantes pobladores de los genomas; 5) los TE no son basura, son funcionales en muchos casos, 6) y presentan un gran potencial evolutivo para dirigir la reordenación del genoma y la reorganización de la información genética.

Además, según se ha presentado en el texto, la información genética sólo cobra sentido dentro de un contexto celular activo, y éste es el dominio de la epigenética. Sobre ésta, se concluye que: 1) es una categoría heterogénea de mecanismos, que hace de interfaz entre la información genética y el ambiente; 2) la epigenética responde a las condiciones del contexto celular, ontogenético y ambiental, fijando estados estables de regulación y

expresión; 3) los cambios epigenéticos pueden, en general, heredarse con la mitosis y, en ocasiones, con la reproducción sexual; y 4) la epigenética garantiza la continuidad celular y la correcta diferenciación tisular.

El último canal de información se ha considerado es el ambiental. La información del medio, al no heredarse implícitamente en la reproducción celular y orgánica, no ha sido considerada seriamente en biología evolutiva salvo como un agente selectivo. Esta percepción no parece ser un reflejo de la realidad que plantean los datos actuales. En consecuencia, se quiere recalcar que: 1) el medio es una fuente de información en toda regla ya que; 2) establece el *nisus formativus* y los parámetros de desarrollo; 3) porta información procesable por los organismos que induce cambios en su biología; 4) puede producir alteraciones del desarrollo que presentan cierta inercia hereditaria tras el estímulo; 5) el medio es también orgánico y, de hecho, todo desarrollo es codesarrollo; y 6) este componente es integrable a los canales celulares por simbiosis, HGT e inserción vírica; 7) siendo estos fenómenos fundamentales en la evolución de los organismos.

Genética, epigenética y ambiente, aunque aquí separados por cuestiones prácticas, constituyen una realidad interrelacionada, un conjunto de canales información biológica que interaccionan en lo que se ha denominado *bucle organismo-ambiente*. Los organismos, lejos de las asunciones del neodarwinismo de Weismann y de la síntesis moderna, no serían sujetos pasivos definidos por mecanismos de cambio azaroso y subsumidos a la selección. Estos son sensibles al ambiente, y desarrollan respuestas complejas para adecuarse a las circunstancias a través de ajustes epigenéticos que, en cierta medida, pueden pasar a las siguientes generaciones. Pero también, bajo circunstancias generalmente estresantes y muchas veces críticas, los organismos reaccionan desde el plano genético, liberando las mutaciones silenciadas y produciendo rápidamente otras nuevas, así como induciendo la movilidad de TE e incrementando la tasa de HGT. Más aún, la actividad de TE y de retrovirus es (en mayor o menor medida) específica entre inductores e inducidos, así como en su lugar de actuación, acotando las probabilidades de cambio y modulando la capacidad de evolución en función de los agentes estresantes y del nivel de inestabilidad frente al medio. La unión de estos fenómenos, ya sean adaptativos o una propiedad emergente de la actividad celular, da como resultado una respuesta muy compleja ante la adversidad. Por ejemplo, el estrés ambiental en las bacterias no da lugar a uno u otro fenómeno aislado, sino que éstas desarrollan un conjunto de respuestas que se manifiestan combinadas parcial o totalmente, como son la formación de biofilms, la entrada en estado de hipermutación, la movilización de TE y el aumento de la tasa HGT y de partículas virales. Además, estos mecanismos recuperarían la esencia de las tesis lamarckianas, en tanto que el medio es capaz de interaccionar activamente con los organismos e inducir modificacio-

nes hereditarias y estables el tiempo. Evidentemente, el propio Lamarck no podría haber considerado siquiera sus teorías en estos términos, pero, al igual que reconocieron los neolamarckistas posteriores como Saint-Hilaire o Depéret, la esencia es lo que perdura.

De acuerdo con la nueva concepción de la información biológica, que está emergiendo de forma tan inusitada como reveladora, así como otras fuentes de evidencia, el marco general dado por la síntesis moderna parece inadecuado para explicar la evolución de las especies, y, por tanto, como eje teórico de la biología. No en vano, cada vez son más los científicos que parecen reivindicar una nueva visión unificada de la biología evolutiva, en la mayoría de los casos, una nueva síntesis ampliada y actualizada, pero, en ocasiones, un verdadero cambio de dirección, un cambio de paradigma sobre el que se centrará el siguiente capítulo.

Parte II

DISCUSIÓN: HIPÓTESIS Y PROPUESTAS

Capítulo 4

HACIA UN NUEVO PARADIGMA: DEL DARWINISMO A LA INTEGRACIÓN DE SISTEMAS COMPLEJOS

“Normal science does not aim at novelties of fact or theory and, when successful, finds none.”

Thomas Kuhn.

4.1. Introducción

La teoría darwinista de la evolución es el marco teórico y general de la biología. Su reformulación genética bajo la forma de la síntesis moderna es, todavía a día de hoy, el núcleo de la biología evolutiva y un capítulo insalvable de cualquier manual sobre biología, sea del grado que sea. Del mismo modo, la veracidad de selección natural como explicación fundamental de la evolución no es puesta en duda por la inmensa mayoría de los científicos, y ésta es asumida dogmáticamente como una realidad perfectamente demostrada. Los nuevos descubrimientos biológicos han sido sistemáticamente absorbidos por el paradigma darwinista desde el establecimiento de la síntesis, bien como ratificaciones, bien como excepciones a sus premisas, pero en ningún caso considerados como contradicciones fatales a sus postulados. Sin embargo, esta situación de holgada comodidad, que contrasta con la diversidad teórica característica del panorama evolucionista de tiempos pasados, parece estar llegando a su fin.

Como se dispone a desarrollar en este capítulo, las evidencias en contra de las premisas de

la síntesis, y el abundante número de excepciones e insatisfacciones acumuladas durante décadas, están detrás de la motivación reformista de un creciente número de autores que reivindican una ampliación formal de los estrechos márgenes de la teoría sintética, cuando no una nueva síntesis evolutiva. Sin embargo, la intención de esta tesis es proponer una revisión radical, hasta las bases mismas, no sólo de la síntesis, sino del darwinismo.

Antes de entrar en materia, se presenta una breve recapitulación de las diferencias entre darwinismo, neodarwinismo y síntesis moderna. Aunque las tres teorías han sido ya presentadas en los capítulos previos, se considera interesante remarcar en este punto sus principales características, antes de proceder con el análisis crítico que constituye la parte central de este capítulo y uno de los objetivos generales de esta tesis.

El darwinismo es una corriente evolucionista cuyo origen se atribuye a Charles Darwin, quien publicó sus ideas acerca de la variación y la “*supervivencia de las razas más favorecidas en la lucha de la existencia*” en su entonces polémica obra “*El Origen de las Especies*” (1859). La idea fundamental del darwinismo, su núcleo teórico, es que la competencia por los recursos limitados lleva a una situación mantenida de supervivencia y reproducción diferencial dentro de las poblaciones, de manera que los individuos más competentes y mejor adaptados dejan descendencia mientras el resto pasan a ser parte de la historia. Asumiendo que las características ventajosas de estos individuos “*más aptos*” se heredan, su descendencia vuelve a obtener una ventaja en las mismas condiciones, lo cual lleva finalmente a un remplazo de la población y a la homogeneización de estos caracteres. En esencia, de lo que se trata es de una quimera del pensamiento poblacional de Malthus y del liberalismo de Adam Smith “*aplicada al conjunto de los reinos animal y vegetal*”. Esta idea de “*supervivencia de los más aptos*” es lo que se ha denominado sin demasiada formalidad (como el propio Darwin reconocía) como “*selección natural*”. Es importante recordar, no obstante, que el darwinismo clásico contenía otros elementos fundamentales e indisolubles para Darwin: gradualismo, uniformismo, adaptacionismo, ancestro final único, variabilidad individual no finita y filogenia arborescente (no reticular). A lo largo de los años y de las siguientes ediciones que incluían cambios y ampliaciones, asesorado por Hooker, Lyell y Huxley, Darwin incorporó ideas externas (Lamarck, Geoffroy Saint-Hilaire) a su construcción teórica, en buena parte como respuesta a las críticas recibidas desde el colectivo científico de la época: herencia de caracteres adquiridos por acción directa (respuesta orgánica) e indirecta (*nisus formativus*) de las condiciones del medio, teoría de la pangénesis, etc.

Respecto al neodarwinismo, éste puede ser considerado como una purificación de las proposiciones del darwinismo clásico que rechaza la pangénesis y la herencia de caracteres

adquiridos, al tiempo que considera que la fuente de las variaciones se encuentra en el “*plasma germinal*”, que es ajeno a las modificaciones somáticas y a las señales que recibe del medio (Koonin 2009, Løvtrup 1987). Su formulación se atribuye fundamentalmente a August Weismann, quien se ha hecho célebre a partir de sus experimentos en los que mutilaba el rabo a ratas de laboratorio para falsar la herencia de esta “*modificación*”. Aunque a día de hoy pueda resultar sorprendente, no es de extrañar que estos experimentos no tuviesen una gran aceptación en su época, dado que difícilmente puede considerarse una mutilación como un carácter adquirido, y de hecho el neolamarckismo se consolidó y continuó siendo una corriente importante durante varias décadas posteriores. En cualquier caso, el neodarwinismo puede ser definido sin problemas como una teoría que reconoce a la selección natural como el único “*mecanismo*” capaz de producir la evolución gradual de los seres vivos.

Por último, la síntesis moderna (también llamada teoría sintética o síntesis neodarwinista) puede considerarse como la unificación de la teoría neodarwinista y la teoría mendeliana de la herencia bajo la forma de la genética de poblaciones, iniciada por Fisher, Wright, Haldane y Dobzhansky, que se extendería a otras ramas clásicas de la biología como la paleontología (Simpson) o la zoología (Mayr, Huxley), y, finalmente, se aplicaría al conjunto de las ciencias de la vida (Gould 2004, Jablonka y Lamb 2005, Gilbert y Epel 2009). La síntesis incorpora la genética como base de la evolución, otorgando a las mutaciones espontáneas y “*azarosas*” el papel de “*fuerza primaria de variación*” y tomando las segregaciones mendelianas como fundamentación de los procesos de la herencia. La selección natural es la encargada (en sentido metafórico) de garantizar la reproducción diferencial, basada en la expresión de los caracteres codificados determinísticamente en los genes y la supervivencia de los individuos con variantes génicas (alelos) más adecuadas. Como consecuencia, se da un “*cambio en las frecuencias alélicas de la población en el tiempo*” que favorece a los individuos con mayor “*eficacia biológica*”. Tal como ocurría con el neodarwinismo, la síntesis rechaza cualquier influencia del ambiente en el tiempo y las direcciones de variación del material genético (neolamarckismo), así como el cambio saltativo (mutacionismo) y las tendencias internas (ortogénesis). No obstante, a diferencia del neodarwinismo, la síntesis considera que existen otros procesos evolutivos secundarios (dentro de la genética de poblaciones) que se escapan a la selección natural y que entran dentro de la deriva genética.

A lo largo de este capítulo se hará referencia al conjunto de criterios, hipótesis, métodos y términos propios de esta corriente como **paradigma darwinista**, y tan sólo denominando como **paradigma sintético o neodarwinista** cuando se refiere explícitamente a las adiciones de la teoría sintética. En cualquier caso, es necesario resaltar que, más que teo-

rías articuladas, darwinismo, neodarwinismo y síntesis son interpretaciones más o menos completas de un mismo eje teórico. Es este eje teórico, más que las particularidades, lo que se dispone a analizar. Para ello, se hará un recorrido por las críticas clásicas al paradigma darwinista (elaboradas a lo largo de los últimos 150 años), para después retomar algunas de las conclusiones de capítulos previos y revisar el estado del darwinismo, y, finalmente, ofrecer nuevos enfoques y alternativas.

4.2. Críticas clásicas al paradigma darwinista

Desde sus orígenes, el darwinismo ha sido objeto de fuerte controversia dentro del colectivo científico. Tal como se argumentó en el primer capítulo, mientras que el concepto de evolución fue rápidamente aceptado tras la publicación de *“El Origen de las Especies”*, como obra que recogía buena parte de las pruebas preexistentes sobre el fenómeno, la teoría darwinista en sí fue objeto de numerosas críticas de carácter puramente científico, emitidas incluso desde dentro del círculo interno de amigos y protectores de Darwin (Templado 1974, Løvtrup 1987, Abdalla et al. 2010).

De hecho, a lo largo de su historia, el darwinismo ha sido objeto de críticas diversas, que hacen referencia a la obra de Darwin como tal y a sus numerosas contradicciones, absurdos, vaivenes de arreglos y cuestiones sobre la autoría del concepto de selección natural y de la teoría de la evolución (Løvtrup 1987). También se ha criticado repetidamente la dudosa validez de la transferencia de los fundamentos socioeconómicos sobre los que se construye el darwinismo (Sandín 1997, Abdalla et al. 2010), así como el funesto papel que ha desempeñado éste en la práctica y la justificación teórica de crímenes contra la humanidad, a través de la eugenesia y del darwinismo social (Sandín 2000, Larson 2006, Abdalla et al. 2010).

Sin embargo, este apartado se centrará únicamente en aquellas críticas dirigidas contra la lógica interna del darwinismo y su correspondencia con la realidad natural en el plano más elemental. Algunas de estas críticas se remontan hasta la fecha de publicación de *“El Origen”* y, aún hoy, siguen sin una respuesta totalmente satisfactoria tras 150 años. Por otra parte, con la incorporación de la genética mendeliana al neodarwinismo (la transformación del darwinismo en la síntesis moderna) otras críticas del mismo cariz se han ido sumando y acumulando en un grueso de objeciones nada despreciable. En este apartado se ofrece una recopilación de estas críticas *“clásicas”*, agrupadas en seis puntos: 1) insuficiencia de la selección natural; 2) azar como fuente de creatividad; 3) límites de variación microevolutiva; 4) discontinuidad en la macroevolución; 5) reduccionismo

biológico y genético; y 6) deficiencias semánticas y epistemológicas.

4.2.1. Insuficiencia de la selección natural

El primer argumento crítico en contra del paradigma darwinista se puede resumir en la insuficiencia de la selección natural para explicar la evolución y el origen de las especies, dado el carácter demográfico, no creativo, que se le atribuye. La selección natural per se no aporta una verdadera mecánica de cambio, ya que ignora los orígenes últimos de la creatividad evolutiva, que es la cuestión central en la evolución. El darwinismo sólo aporta un enfoque ecológico-demográfico, que en ningún caso puede explicar todo aquello que pretende.

En contra de la propuesta central del darwinismo, muchos críticos han recalcado que la selección natural, no puede ser una explicación válida, ni una causa suficiente para producir la evolución orgánica. De hecho, esta es una apreciación temprana, que se remonta hasta los primeros detractores de Darwin. En una muestra del sentimiento crítico de la época, Von Baer deja clara su insatisfacción con la teoría darwinista y su incapacidad para explicar consistentemente el fenómeno evolutivo, que como tal es perfectamente posible y coherente:

“... I cannot refrain from believing that transformation is highly probable, but cannot accept Darwin’s selection-hypothesis as a satisfactory explanation of it...” (Citado en Groeben 1993).

Y del mismo modo:

“... Although I cannot disclaim the transformation, I do not hesitate to contradict vigorously the <mechanism> imagined by Darwin. In order to state something about this, I must empathically point out... that the so-called Darwinism or Darwin’s hypothesis is nothing but an attempt to give a specific explanation of the transformation, and the belief in the transmutation prevailed long time before Darwin...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 78).

No deja de ser llamativo que incluso los más cercanos a Darwin, amigos, seguidores y protectores, tuvieran reservas en aceptar la selección competitiva como una explicación válida y suficiente para la evolución. Tal es el caso de Lyell, quien denunciaba que las bondades y competencias que Darwin atribuía a la selección natural exceden con creces los límites de su capacidad explicativa real, otorgándole un poder y un carácter que rozan la omnipotencia divina. Y así se lo comunica en una carta al Duque de Argyll:

“... I objected in my 'Antiquity of Man' to what I there called the <deification of natural selection>, wick I consider as a law or force <quite subordinate> to that variety-making or creative power to wick all the wonders of the organic world must be referred. [...] They [Darwin and Wallace] in fact admit that we know nothing of the power with gives rise to variation, in form, colour, structure or instinct...” (Citado en *Ibíd.* p. 186).

Esta crítica de Lyell a la omnipotencia otorgada por Darwin a la selección parece no ser en absoluto aislada, ni siquiera ajena a su círculo interno de amistades, tal como queda patente en una carta de Darwin a su amigo y colega Hooker, quien parecía (junto a otros críticos no citados explícitamente) tener la misma impresión: *“Such men as you and Lyell thinking I make too much a Deus of Natural Selection is a conclusive argument against me”* (*Ibíd.* p. 190).

La razón fundamental de este rechazo hacia la teoría de la selección natural como explicación fundamental de la evolución queda bien retratada por Alpheus Packard, al afirmar: *“Natural selection is not a <vera causa>, an initial or impelling cause in the origination of new species and genera”* (Citado en *Ibíd.* p. 277). O como expone Hugo de Vries, *“La selección no puede crear nada, sólo puede cribar lo creado”* (Citado en Templado 1974 p. 111). El problema con la selección natural es, en este sentido, bastante evidente. La selección no es un mecanismo creativo, sólo un hipotético tamiz que actuaría en función de la utilidad de los caracteres existentes. La selección tan solo restringe una creatividad cuyas causas se ignoran y se instan a ignorar. En consecuencia, no se puede esperar que la selección pueda crear nada. Como expone Stuart Kauffman:

“... la teoría de Darwin es una teoría de descendencia con modificación. No explica la génesis de las formas, sino cómo se transforman estas una vez han sido generadas <Es como obtener un manzano a base de cortar todas las ramas>, decía un detractor a finales del siglo XIX...” (Kauffman 2003).

Así, el enfoque demográfico que ofrece el darwinismo resulta insatisfactorio e insuficiente. Aun entre aquellos críticos que no rechazan de base la selección natural, su papel queda restringido a una cuestión de prevalencia y distribución ecológica de carácter restrictivo. En el mejor de los casos, tal como plantea Arthur Harris, reutilizando el título del libro de Edward Drinker Cope (1887), “*Natural selection may explain the survival of the fittest, but it cannot explain the arrival of the fittest*” (Citado en Gilbert y Epel 2009 p. 324).

Como consecuencia, la patente incapacidad de la selección para explicar el origen de las novedades, convierte al componente nuclear del darwinismo en una cuestión de segundo grado en lo que se refiere a la evolución, cuando no en un argumento vacío de contenido. Tal como lo expone Theodor Eimer:

“... The Darwinian principle of utility, the selection of the useful in the struggle for existence, does not explain the first origin of new characters. It explains only – and that in my opinion only partially – the progress and the gradually effected pre-eminence of these characters. It explains only - and that in my opinion only partially - the progress and the gradually pre-eminence of these characters [...] By the unconditional assumption of this supremacy it was quite overlooked that utility is a purely relative conception, and therefore it cannot possibly be the fundamental principle of the forms of the organic world. Before anything can be useful it must first be. Why, by what means, is it brought into existence? That is the wider question I have to put on my self...” (Eimer 1890 p. 2).

Del mismo modo, en pleno auge del macromutacionismo, William Bateson no ocultaba su insatisfacción hacia la explicación darwinista de la evolución, haciendo énfasis en que es en las causas materiales (aun cuando éstas sean en gran medida desconocidas) donde radica la esencia del fenómeno evolutivo:

“... Las diferentes clases de pruebas convergen tan claramente hacia el hecho central del origen de las formas orgánicas mediante un proceso de evolución, que nos vemos forzados a aceptar esa deducción; pero hemos de confesar una ignorancia casi completa sobre las condiciones esenciales, tanto de causa como de modo, mediante las cuales la diversidad de las especies ha llegado a ser tal como la vemos [...] la transformación de masas de población por grados insensibles guiados por selección es – según consideramos actualmente la mayor parte de nosotros – tan inaplicable a los hechos de variación y de especificidad que no

podemos sino asombrarnos, tanto de la falta de penetración mostrada por los defensores de tal proposición, como de la capacidad oratoria mediante la cual se hizo que pareciese admisible siquiera por algún tiempo..." (Bateson 1913, citado en Templado 1974 p. 113).

Incluso en tiempos modernos, la crítica a la insuficiencia de la selección natural ha seguido presente. A lo largo de la segunda mitad del siglo XX, con la síntesis, se tendió a reforzar la posición de la selección hasta un punto no muy lejano del que en su día criticaban Lyell y Hooker, aunque ahora amparada bajo la genética clásica. Algunos autores han criticado con gran solidez los excesos del programa adaptacionista, que no deja de ser una dogmatización del recurso de la selección natural para la explicación de cualquier fenómeno observado, sin importar el contexto organizmático ni la viabilidad real de los supuestos estadios intermedios que estas afirmaciones implican. En esta misma línea argumenta, por ejemplo, José Carrión, afirmando:

"... La evolución adquiere y mantiene muchas adaptaciones que no parecen tener nada que ver con la selección natural. Existen estados evolutivos para los cuales es difícil imaginar fases intermedias viables, o que requieren de cambios improbables para que resulten útiles en conjunto, tales como el aparato eléctrico de ciertos peces, muchas pautas de instintivas complejas o la adquisición de la inteligencia..." (Carrión 2003).

También Von Bertalanffy critica que la selección natural sea esgrimida como un argumento válido para cualquier fenómeno, especialmente para aquellos que requieren de unos principios de organización que, por pura consistencia lógica, no pueden ser consecuencia de un fenómeno selectivo que se anida sobre los mismos: *"la selección, la competencia y la supervivencia de los más aptos" <presuponen> la existencia de sistemas que se automantengan; así que no pueden ser <resultado> de la selección.*" (Bertalanffy 1971 p. 159).

Por otra parte, si la selección natural *per se* no puede explicar el origen de las novedades, tampoco puede ser capaz de explicar el paso de una especie a otra, que es el paso mínimo que se espera en un fenómeno evolutivo. Tal como explican algunos de sus críticos y detractores, no deja de ser paradójico que Darwin escogiera para su libro el título de *"El Origen de las Especies por Medio de Selección Natural"* cuando el contenido del mismo apenas era capaz de asumir la variación poblacional y la divergencia de las razas domésticas. En esta línea se encuentra, por ejemplo, la siguiente declaración de Edward D. Cope:

“... *In first place, Darwin’s demonstration contained in ‘Origin of Species’ extends little further than as stated in the title of his work. He proves little more than the species of the same genus or other restricted groups have had a common origin; and further his theory of natural selection is to the plainest understating incomplete as an explanation of their origin, as it author indeed freely allows...*” (Cope 1887).

Esta paradoja no ha pasado desapercibida para autores más recientes, como Douglas Futuyma, al exponer:

“... *One of the ironies of the history of biology is that Darwin did not really explain the origin of new species in The Origin of Species, because he didn’t know how to define species. The Origin was in fact concerned mostly with how a single species might change in time, not how one species might proliferate into many...*” (Futuyma 1983 p. 152).

Incluso Ernst Mayr, figura clave de la síntesis moderna, considera que “*It is not nearly so widely recognised that Darwin failed to solve the problem indicated in the title of his work*” (Mayr 1970 p. 10). Y del mismo modo, según Robert Wesson, “*Darwin’s problem was the origin of species, although he did not tackle directly. It is still unsolved*” (Wesson 1991 p. 196). Quizá, en este sentido, hubiera sido más coherente que en sus sucesivas ediciones el título se hubiera recortado en sentido contrario al actual, dejándolo en “*El Mantenimiento de las razas más favorecidas en la lucha por la existencia*”. Algo que sin duda es menos elogiado, pero está en mayor consonancia con el contenido general del mismo.

Como corolario, Søren Løvtrup llega a lo que se entiende como el núcleo de la cuestión, dando un toque formal al problema de la insuficiencia de la teoría de la selección natural. Para Løvtrup, la teoría de la evolución debe de ser descompuesta en cuatro dominios: 1) la realidad de la evolución; 2) la historiografía filogenética de la evolución; 3) la epigénesis de las nuevas formas; y 4) la distribución ecológica de las mismas (Løvtrup 1987). Sólo las dos últimas pueden explicar la *mecánica* de los fenómenos evolutivos. En este sentido, el enfoque darwiniano de la evolución es un enfoque puramente ecológico-demográfico y, aun apartando por el momento el resto de críticas existentes, este es y será siempre un enfoque acotado e insuficiente. En palabras del propio Løvtrup:

“... *The mechanisms of evolution thus comprise two radically different types*

of event, the successive creation of novel organism through innovations of various kinds, an epigenetic phenomenon, and their survival, and ecological phenomenon. Obviously, these disparate phenomena cannot be explained by the same theory, rather we need an epigenetic and a ecological theory of the mechanics of evolution...”(Løvtrup 1987 p. 11).

En consecuencia, aun con independencia de la consistencia real de la teoría de la selección, ninguna explicación basada en criterios demográficos podría optar a ser una explicación completa de la evolución.

Por supuesto, la síntesis moderna, al considerar las mutaciones azarosas como fuente última de variación, introdujo un mecanismo de cambio al que poder otorgar el origen de la creatividad de una forma que pudiera ser acoplada a la selección natural sin restarle su papel primordial. De hecho, la naturaleza azarosa atribuida a las mutaciones no deja de ser una reconducción de la variabilidad inherente que Darwin reclamaba para la consistencia de la selección. No obstante, por un lado, esto no le quita fuerza al hecho de que la selección se centra en un enfoque demográfico, secundario e insuficiente por si mismo, y por otro, cae de lleno en la siguiente cuestión en el punto de mira de los críticos al paradigma darwinista: el azar como fuente de creatividad.

4.2.2. Azar como fuente de creatividad

El segundo argumento crítico en contra del paradigma darwinista se centra en el hecho de que el enfoque demográfico inherente al darwinismo tiende a obviar los mecanismos de cambio, la epigénesis (en el sentido de Løvtrup), escudándose en el azar y asumiendo una variación isotrópica que garantiza la necesidad de la selección natural. La variación fortuita (o la mutación al azar en la síntesis), no es una explicación sino la ausencia de una explicación. Si, como se exponía en el anterior apartado, el punto crucial de la evolución es la creatividad, conocer la mecánica detrás de las novedades no es una cuestión trivial a obviar o a subyugar dentro del marco preexistente, sino, por el contrario, ésta debe de ser la base sobre la que desarrollar cualquier teoría evolutiva.

Tal como se expuso en el apartado anterior, el enfoque demográfico del darwinismo tiende a obviar los mecanismos causales detrás de las novedades evolutivas, hasta el punto

de considerarlos innecesarios para comprender el fenómeno evolutivo. En palabras de Stephen Jay Gould:

“... Darwin argumenta una y otra vez que debemos eludir la cuestión vital de cómo funciona la herencia y cómo surge la variación, y limitarnos a estudiar cómo puede tener lugar la evolución, dada la observación trivial de que <existe> variación de sobra, buena parte de la cual se hereda...” (Gould 2004 p. 126).

Aunque difícilmente pueda considerarse una trivialidad el origen de las variaciones biológicas, lo cierto es que Darwin tiende a minimizar su importancia considerándolas meramente casuales. Sin embargo, como él mismo reconoce, lo que se esconde detrás de esta afirmación es el más puro desconocimiento:

“... Hasta aquí he hablado algunas veces como si las variaciones tan comunes en los seres orgánicos en domesticidad, y en menor grado en los que se hallan en estado natural, fuesen debidas a la casualidad. Esto, por supuesto, es una expresión completamente incorrecta, pero sirve para expresar nuestra ignorancia de las causas de cada variación particular...” (Darwin 2008 p. 199).

En su teoría, Darwin da por hecho que, simplemente, existe variabilidad, que ésta surge accidentalmente sin necesidad de una explicación material determinada, que es copiosa y carece de dirección espacial ni acotamiento temporal, es decir, es puramente fortuita. No hay que ir muy lejos para percatarse de que el azar, en este sentido biológico, no es una explicación sino la ausencia de una explicación. Lo que plantea algunas dudas sobre las bases científicas sobre las que se desarrolla el darwinismo. En un interesante apunte histórico, Søren Løvtrup comenta: *“Evidently, Lamarck’s explanation of the mechanism of progressive evolution is not much an explanation. But it is not inferior to the ways used by Darwin to account for the origin of variations”* (Løvtrup 1987 p. 51).

George Mivart, por ejemplo, incide sobre la debilidad del argumento (o la falta de argumento) del azar, de las pequeñas variaciones fortuitas que son el sustrato necesario de la evolución por selección natural:

“... Mr. Darwin’s theory requires minute, indefinite fortuitous variations

of all parts in all directions, and he insists that the sole operation of 'Natural Selection' upon such is sufficient to account for the great majority of organic forms, with their most complicated structures, intricate mutual adaptations, and delicate adjustments [...] It is not, for instance, in the strictest sense of the word, impossible that a poem and a mathematical proposition should be obtained by the process of shaking letters out of a box; but it is impossible to a degree that could not be distinguished from impossibility; and the improbability of obtaining an improvement in an organ by means of several spontaneous variations, all occurring together, is an improbability of the same kind..." (Mivart 1871 p. 75, 65).

Y usando un ejemplo muy gráfico, Mivart considera que la variación ligera y fortuita, así como la supervivencia de los organismos de esta forma modificados, sería extremadamente improbable:

"... ¿Es concebible que la cría de algún animal se salve alguna vez de la destrucción chupando accidentalmente una gota de líquido apenas nutritivo, procedente de una glándula cutánea accidentalmente hipertrofiada de su madre? Y aún cuando esto ocurriese alguna vez ¿Qué probabilidades hubo de que se perpetuase tal variación?..." (Citado en Darwin 2008 p. 311).

Con el neodarwinismo de Weismann, la variación azarosa asume no sólo el *papel principal* en la variación, sino que, al negar la herencia de caracteres adquiridos y la pangénesis de Darwin, asume el *único papel posible* en la teoría de evolución por selección natural. De nuevo, azar significa desconocimiento. Con la síntesis, finalmente el azar encuentra un refugio en las mutaciones del DNA, que aportan por primera vez un soporte tangible a la variación fortuita. Pero conocer el fenómeno no es conocer el mecanismo subyacente. El azar sigue siendo un concepto esencialmente vago e insatisfactorio que aporta poco más que las asunciones de Darwin, tan sólo una fenomenología que no remite a las causas últimas de dichas mutaciones. O al menos así lo recogen algunos de sus críticos, como D'Arcy Thompson:

"... En tanto que la <variación fortuita> y la <supervivencia del mejor adaptado> sigan siendo consideradas como hipótesis fundamentales y satisfactorias en la filosofía biológica, estas <satisfactorias y engañosas causas> tenderán a frenar la investigación seria y diligente... con gran perjuicio de los

futuros descubrimientos [...] El lector comprenderá que no me refiero aquí a la <investigación grave y diligente> de la variación o del azar, sino simplemente a la fácil suposición de que estos fenómenos son una base suficiente en la que apoyarse para, con la todopoderosa ayuda de la selección natural, elaborar una teoría de la evolución definida y progresiva...” (Thompson 1980 p. 5).

Aún más recientemente, es posible referirse a las críticas de Michael Behe sobre la evolución molecular por azar y selección:

“... No hay publicación en la literatura científica [...] que describa cómo la evolución molecular de cualquier sistema bioquímico real, complejo, ocurre o pudo haber ocurrido. Hay afirmaciones de que tal evolución ocurre, pero ninguna de ellas con base en experimentos o cálculos apropiados. Ya que nadie conoce la evolución molecular por experiencia directa, y al no haber autoridad sobre cuál alegar este conocimiento, podemos decir con certeza que [...] la afirmación de la existencia de la evolución molecular darwinista es simplemente una bazofia...” (Citado en Abdalla 2006).

Lynn Margulis, en su crítica a la síntesis moderna y los mecanismos que plantea asegura:

“... Nunca se ha demostrado la capacidad de la actual teoría neodarwinista para explicar los orígenes de nuevos caracteres hereditarios de la vida y nuevas especies...” (Sandín 2006 p. 286).

Y Von Bertalanffy, en lo que respecta a la organización general de los seres vivos, expone:

“... La generación de condiciones locales de orden superior (y correspondiente improbabilidad) es físicamente posible sólo si intervienen <fuerzas organizacionales> de alguna clase; tal es el caso en la formación de cristales, donde tales fuerzas son las valencias, las fuerzas reticulares, etc. Estas fuerzas, sin embargo, son negadas explícitamente cuando el genoma se considera [una] acumulación de <errores mecanográficos>...” (Bertalanffy 1971 p. 159).

El concepto de variación al azar es, de acuerdo a estas y otras críticas, insostenible para el desarrollo de una teoría evolutiva consistente y completa. Sin embargo, pese a su posible invalidez científica, existirían razones internas de peso para que el azar se encuentre en la base de las asunciones darwinistas. Tal como relata Brian Goodwin:

“...Quizá el lector haya advertido una inconsistencia en la versión original de la teoría darwiniana de la evolución. Darwin creía que los padres podían transferir a su descendencia los rasgos adaptativos que habían adquirido en vida. Esto es herencia lamarckiana. Pero si todos los organismos de una población tienen esta capacidad, entonces son todos igualmente capaces de evolucionar, y no hay ninguna necesidad de selección de las variantes mejor adaptadas [...] Weismann salvó al darwinismo de la inconsistencia dividiendo al organismo en dos partes bien diferenciadas, una mortal y transitoria (el cuerpo) y otra potencialmente inmortal, transmisora de las instrucciones hereditarias.” (Goodwin 1998. p. 42, 50).

Aunque expresado de un modo algo más formal, Gould llega a la misma conclusión:

*“... El espectro de la variabilidad dirigida es una amenaza más seria para el darwinismo [...] [ésta] permite prescindir por completo de la selección natural. Si las presiones adaptativas inducen automáticamente una variación heredable en las direcciones favorecidas, entonces las tendencias pueden proceder en regímenes de mortalidad aleatoria [...] [sólo] si la variación es auténticamente **isotrópica** en el sentido de Darwin [esto es, según Gould, copiosa, de pequeña magnitud y no direccional], entonces la selección impera sin riendas como causa de cambio...” (Gould 2004 p. 171, 1056).*

Básicamente, según estos argumentos, el azar en el darwinismo, y más concretamente en la síntesis moderna, no es sólo la ignorancia y la falta de penetración en los mecanismos causales últimos de cambio: es el antagonismo a la modificación del material hereditario inducida por el ambiente. Es la negación de un papel activo de los individuos en su propia evolución, de la reciprocidad no-lineal entre el organismo y el medio. En esencia, es la exorcización del lamarckismo, del evolucionismo primigenio. Y existen muy buenas razones, de lógica interna, para ello. El lamarckismo contempla un tipo de evolución no selectiva, coordinada, que induce una transformación de las poblaciones a través de los individuos que cambian al unísono. El proceso de homogeneización está implícito en el

mecanismo de cambio. Y, bajo estas circunstancias, la selección no sólo es innecesaria, sino que es imposible. En consecuencia, la variación azarosa e individual es una imposición lógica del darwinismo. Una imposición vacía de contenido real, pero sobre la que es posible reivindicar la acción de la selección natural.

4.2.3. Límites de variación microevolutiva

El tercer argumento clásico en contra del paradigma darwinista se basa en la manifestación de unos límites finitos de variación que, en contra de las asunciones básicas del darwinismo, acotan la transformación gradual de los organismos dentro de unos márgenes determinados. En consecuencia, no todas las transformaciones son posibles, ni todas las posibles son equiprobables, configurando buena parte de la biodiversidad con independencia de la acción de la selección natural, que pierde así buena parte de su poder explicativo. Además, cuando se considera la variabilidad cuantitativa como la responsable de los cambios graduales, sólo es posible variar las proporciones de los caracteres preexistentes dentro de unos límites. La aparición de nuevos caracteres y el paso de una organización (con sus límites de variación propios) a otra requiere de cambios cualitativos, no cuantitativos, que excederían las competencias microevolutivas de las teorías darwinista y sintética.

Una de las apreciaciones más básicas y generales de la taxonomía es que existe un orden en la naturaleza, que puede ser estudiado y estructurado de acuerdo a un marco teórico determinado. Los seres vivos se catalogan en varios órdenes de categorías discretas, no continuas, que poseen una estabilidad y unos caracteres propios que los distinguen cualitativamente del resto. Estas categorías son las establecidas por el sistema linneano. El carácter discreto de las categorías taxonómicas, especialmente las superiores a la especie, confronta con la asunción de una evolución gradual y continua a lo largo de la filogenia que defiende el darwinismo. La variabilidad dentro de una especie, al menos la variabilidad ligera requerida por el darwinismo, se concentra sobre caracteres esencialmente cuantitativos. De hecho, cualquier cambio cualitativo sobre un carácter supone una modificación no gradual, sino saltativa por definición, que es capaz de modificar la clasificación de una especie y, por lo tanto, puede explicar el origen de las especies (o, al menos, la epigénesis) sin la necesidad de invocar una serie infinitesimal de cambios imperceptibles guiados por selección competitiva.

Sin embargo, si la evolución por selección tan solo actúa sobre caracteres cuantitativos, entonces ésta tenderá hacia la modificación en grado de los caracteres ya existentes, refinándolos en función de las condiciones imperantes, pero sin alterar realmente la composición original. Fleeming Jenkin, importante crítico contemporáneo de Darwin, expone el problema de la siguiente manera:

“... We freely admit that if an accumulation of slight improvements is possible, natural selection might improve hares as hares, and weasels as weasels, that to say, it might produce animals having every useful organ of their ancestors developed to higer degree [...] Darwin’s theory require that there shall be no limit to the possible difficulties between descendants and their progenitors, or, at least, that if there be limits, they shall be at so great distance as to comprehend the utmost differences between any know forms of life. The variability requiered, if not infinite, is indefinite...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 238, 237).

Algo que en su opinión, y la de otros críticos, parece fuera de toda lógica. Máximo Sandín recoge una cita más sobre el mismo tema, y las consecuencias últimas de estos límites de variación, y expone:

“... Experimentados naturalistas contemporáneos a Darwin tenían claro este hecho: según Fleeming Jenkin <‘Una planta o un animal no puede modificarse más que dentro de ciertos límites. Existe una esfera de variación de la que un organismo no puede salirse’>. Además, como se puede comprobar con los animales seleccionados [artificialmente] cuando retornan a la libertad <‘no solamente no pueden variar indefinidamente, sino que muchos sujetos vuelven a la condición primera’>...” (Sandín 2006 p. 142).

La opinión de Jenkin a este respecto, y de Sandín al citarle, no es aislada ni carente de fundamento. De hecho, Von Baer, a quien se considera una de las figuras más destacadas de la embriología, y de la biología en general, se suma a la crítica declarando:

“... Darwin’s teaching is wrong already in its first foundation, in so far as it allows for the origination of the differences between the organisms with the reference to the small variations wich exists between parents and some of their progeny. This variations are only shifting imperfections in the reproduction, and

if they are not complete monstrosities, they will return to the basic form during the following generations...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 78).

Con la fundación y el establecimiento de la síntesis, el discurso sobre la variabilidad toma un nuevo matiz amparado bajo la genética mendeliana. Tal como apunta Ernst Mayr:

“... Los proponentes de la teoría sintética mantienen que toda evolución se debe a la acumulación de pequeños cambios genéticos, guiada por la selección natural, y que la evolución transespecífica no es más que una extrapolación de lo que ocurre dentro de las poblaciones y las especies...” (Gould 2004 p. 587).

Sin embargo, aunque la mecánica de la teoría cambia, las asunciones más básicas sobre los infinitos e indefinidos grados de la variación se mantienen en la síntesis, lo que deja sin resolver definitivamente las críticas anteriores. Y a éstas se incorporan otras nuevas en la misma dirección. Por ejemplo, Wilhem Johannsen, figura clave de la biología de principios del siglo XX, declara a partir de sus experiencias en genética:

“... The variations upon which Darwin and Wallace placed their emphasis cannot be selectively pushed beyond a certain point, that such variability does not contain the secret of 'indefinite departure'...” (Citado en Macbeth 1971 p.33).

Otra crítica basada en la existencia de límites de variabilidad, es planteada por Conrad Waddington, quien, en este caso, pone de manifiesto cómo la canalización durante el desarrollo embrionario acota el espectro de variación a un número finito de fenotipos finales:

“... In a normal animal, there are only a certain number of possible resultants of the interacting developmental processes. The final products of development, the adult tissues, do not, it seems, vary continuously from one type to another, but fall into a comparative few tolerable sharply defined kinds...” (Waddington 1975 p. 12).

La misma idea es planteada con gran claridad por Richard Goldschmidt:

“... Los procesos de desarrollo individual están tan cuidadosamente entretejidos y tan bien ordenados en el tiempo y el espacio que el resultado típico sólo es posible si el proceso de desarrollo entero en cualquier caso concreto se pone en marcha y se lleva a cabo sobre la misma base material. Los cambios conducentes a nuevas formas estables son sólo posibles siempre que no destruyan o interfieran la ordenada progresión de los procesos de desarrollo [...] [En consecuencia] Si sólo hay unas pocas avenidas libres para la acción de cambios mutacionales sin trastocar el debido equilibrio del sistema de reacciones entero, habrá una probabilidad sumamente alta de mutaciones repetidas en la misma dirección ontogenética [...] Hemos señalado hace tiempo y todavía sostenemos que la ortogénesis no es un resultado de la acción de la selección ni de ninguna tendencia mística, sino una consecuencia necesaria del modo en el que los genes controlan el desarrollo ordenado, un modo que deja sólo unas pocas direcciones disponibles para cambios mutacionales...” (Citado en Gould 2004. p. 493-4).

Este desarrollo de Goldschmidt y Waddington coincide de lleno con interpretaciones mucho más recientes, como la de Gilbert y Epel, quienes denominan el problema bajo el nombre de la **paradoja de la robustez**. Como se expuso con anterioridad, estos autores formulan esta cuestión capital desde el ámbito de la robustez del desarrollo. Una cuestión que tratará de ser resuelta en el capítulo quinto, y que es enunciada de este modo:

“... If development is so robust, so canalized, how does the variation that is a hallmark of natural selection arise?...” (Gilbert y Epel 2009 p. 125).

En conclusión, estas críticas sugirieren que el espectro de variación real no es infinito, ni continuo, ni indefinido, y, en consecuencia, la capacidad de selección es limitada y el darwinismo pierde buena parte de su capacidad explicativa. Si la variabilidad continua se concentra dentro de límites definidos, la superación de dichos límites no puede ser explicada en función de los criterios que se aplican las modificaciones graduales de dentro de los mismos. Es decir, se requiere de mecanismos diferentes de los planteados por el darwinismo clásico y por la síntesis. De hecho, la evolución dentro de los límites de variación específicos caería íntegramente en el dominio de la microevolución, sin poder ir más allá en su rango de acción. Una consideración que es claramente expuesta por Richard Goldschmidt:

“... Microevolution, especially geographic variation, adapt the species to the

different conditions existing in the available range of distribution. Microevolution does not lead beyond the confines of the species, and the typical products of microevolution, the geographic races, are not incipient species. There is not such category as incipient species... (Goldschmidt 1982 p. 396).

De hecho, según Goldschmidt, las categorías por debajo de la especie no son verdaderas categorías naturales. La superación de los límites de variación específica, es decir, el paso de una especie a otra, no puede producirse por la mera extrapolación de los fenómenos microevolutivos, sino que requiere de otros mecanismos. Según expone el mismo Goldschmidt:

“... Las subespecies no son ni especies incipientes un modelos para el origen de las especies. Son callejones sin salida más o menos diversificados dentro de las especies. El paso decisivo en evolución, el primer paso hacia la macroevolución, el paso de una especie a otra, requiere de otro método evolutivo distinto a la mera acumulación de micromutaciones...” (Citado en Gould 2004 p. 482).

En este sentido, el paradigma darwinista sería inadecuado para explicar la macroevolución, dado que el darwinismo se centra en un plano eminentemente microevolutivo que toma las poblaciones como sujetos de estudio, y carece de aparato teórico diferente para explicar la macroevolución. Al fin y al cabo, y a modo de corolario de la mano de Henry Gee:

“... Darwin studied tiny variations in external features, suggested how variations might be favored by external circumstances, and extrapolated the process to the entire tree of life. But surely, there are deeper questions to be asked than why moths have wings that are black rather than white, or why orchids have petals that are this shape or that? Why, do moths have wings at all, and why do orchids have petals? What creates these structures in the first place?...” (Gee 2000).

4.2.4. Discontinuidad en la macroevolución

El cuarto argumento crítico contra el darwinismo se basa en las evidencias en favor de discontinuidades en el plano macroevolutivo, que sugieren que

los procesos microevolutivos no son representativos ni extrapolables a los fenómenos de evolución a gran escala, y que deben de ser explicados por mecanismos y procesos diferentes a los planteados por la teoría darwinista y la síntesis. Existen evidencias neontológicas y paleontológicas que sugieren que los “saltos evolutivos”, es decir la aparición brusca y no gradual de nuevos caracteres biológicos en la evolución orgánica, son posibles y teóricamente consistentes. De hecho, a juzgar por el ingente número de críticas referentes al asunto, incluso entre los colegas más cercanos de Darwin, la asunción inflexible de una evolución estrictamente gradual es una grave limitación del paradigma darwinista.

La falta de gradualidad en el registro fósil fue, desde el principio, uno de los principales hechos en contra de la teoría darwinista. El propio Charles Darwin era consciente de esta cuestión, especialmente tras ser remarcada una y otra vez por sus detractores, y así la plantea en su obra:

“... Pero [si] el número de variedades intermedias que han existido en otro tiempo tiene que ser verdaderamente enorme, en proporción, precisamente a la enorme escala a la que ha obrado el proceso de exterminio. ¿Por qué, pues, cada formación geológica y cada estrato no están repletos de eslabones intermedios? La geología, ciertamente, no revela la existencia de tal serie orgánica delicadamente gradual, y es ésta, quizá, la objeción más grave y clara que puede presentarse contra mi teoría...” (Darwin 2008 p. 414).

Y de hecho, según relata el mismo Darwin:

“... aun cuando encontramos en las formaciones geológicas muchas formas de unión entre las especies que ahora existen y las que existieron anteriormente no encontramos un número infinito de delicadas formas de transición que una estrechamente a todas ellas [...] la manera brusca como grupos de especies aparecen súbitamente en ciertas formaciones, ha sido planteada por varios paleontólogos – por ejemplo Agassiz, Pictet y Sedwick – como una objeción fatal a mi teoría...” (Ibíd. p. 447, 437).

Evidentemente, lo que aquí está exponiendo Darwin es un problema de peso. No se trata

de que no existan estadios intermedios en las series filogenéticas. De hecho, la aparición de estados intermedios es una característica esperable del registro fósil bajo la asunción de un proceso evolutivo ininterrumpido. La continuidad es una propiedad definitoria de la teoría de la evolución. El problema radica en que, de seguirse patrón gradualista darwiniano, debería de poder describirse una serie infinita de formas intermedias en el registro fósil, es decir, un registro en el no existiesen caracteres o especies estables sino sólo un continuo de estados transitorios. Algo que ya no armonizaba con los datos de paleontológicos de la época. Sin embargo, como bien es sabido, Darwin recurrió a la falta de completitud del registro fósil como “*argumento*” (si esto puede ser tomado como tal, teniendo en cuenta que la ausencia de evidencias no es una evidencia en sí) para evitar afrontar el problema. De hecho, según indica Løvtrup:

“... [Darwin’s work is a] *long argument trying to convince the reader of the validity of the micromutation theory in spite of the fact that all available empirical evidence speaks against it. Darwin’s collection of facts, wether real or imagined, might corroborate Lamarck’s theory on the reality of evolution, but never found any data supporting the micromutation theory...*” (Løvtrup 1987 p. 167).

Un siglo después de la publicación de “El Origen”, con un registro fósil no completo pero sin duda mucho más representativo que el conocido en los tiempos de Darwin, el problema persiste. De hecho, George Gaylord Simpson, figura clave en la síntesis moderna, admite:

“... *Que la mayoría de las especies aparece bruscamente es una característica conocida del registro fósil. No se llega a ellos a través de una secuencia casi imperceptiblemente cambiante de precursores, tal como Darwin creía que debería ser la regla en evolución. Se conoce un gran número de secuencias completas de dos o unas pocas especies que se integran en el tiempo, pero incluso a este nivel, la mayoría de las especies aparece sin ancestros intermedios conocidos, y las secuencias completas de numerosas especies son extremadamente raras...*” (Citado en Gould 2004 p. 786).

Más recientemente, Eldredge y Gould pusieron una vez más el problema sobre la mesa, al estudiar y confirmar que, incluso en series filogenéticas con un alto grado de conservación, “*Una nueva especie no surge por la lenta transformación de todos sus antepasados.*

Muchas discontinuidades del registro fósil responden a situaciones reales” (Citados en Larson 2006 p.351). De hecho, el patrón del *equilibrio puntuado* descrito por Eldredge y Gould no era nuevo para muchos paleontólogos, tal como como sugiere el propio Gould (2004). Así, por ejemplo, lo exponía Charles Depéret a principios de siglo XX:

“... *Les stades d'évolution, qui marquent les changements de l'organisation, marquent les changements en même temps les principaux divisions des temps géologiques [...] Peut-être aussi doit-on penser que le développement des séries a été caractérisé par de courtes périodes de changements rapides séparés pas des périodes plus larges de constance relative [...] le passage d'une forme à une autre, ou d'une série de mutations a autre série de mutations avait dû faire par sauts brusques...*” (Depéret 1922, p. 99, 72).

A día de hoy, pese a la reticencia de algunos darwinistas, las evidencias en favor de la discontinuidad del registro fósil es reconocida por gran parte del colectivo científico, lo que mantiene esencialmente válida la crítica hacia la gradualidad del darwinismo y la síntesis. Por ejemplo, Bak y Sneppen consideran:

“... *There is a good deal of evidence that biological evolution is not gradual, but episodic, with long periods of stasis interrupted by burst of rapid activity [...] Darwin's theory may thus be thought of as the 'atomic theory' for evolution. However, there is no theory driving the consequences of Darwin's principles for macroevolution...*” (Sneppen y Bak 1995).

El patrón descrito por el equilibrio puntuado y los saltos en el registro, una vez aceptada su suficiencia representativa, ha tratado de ser explicado dentro de la ortodoxia gradualista como la consecuencia de una divergencia peripátrica seguida de la expansión de estas poblaciones marginales (Gould 2004). No obstante, lo cierto es que, por lo menos desde un punto de vista histórico, la principal solución a este patrón de cambio saltativo pasa por el reconocimiento de mecanismos de cambio abrupto y, por lo tanto, de dinámicas evolutivas diferentes a las que defiende el darwinismo. En este sentido, Von Baer se percata de la aparente insuficiencia del modelo darwinista ortodoxo para explicar la macroevolución en términos microevolutivos, y considera:

“... *if these wholly purposeless, but still efficient slight variations apparently are unacceptable, although the transmutation still may be conceived as possible,*

then we must ask in which form it may be imagined. I answer unconditionally: as a saltatory process in which the development is somewhat changed, while the ensuring result is substantially modified...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 78).

Del mismo modo, George Mivart propone:

“... The difficulties with regard to incipient and closely-similar structures respectively, together with paleontological considerations to be noticed later, appear to point strongly in the direction of sudden and considerable changes...” (Mivart 1871 p. 112).

Así pues, en opinión de muchos de sus detractores, pero también de algunos de sus más fieles seguidores, el uniformismo gradualista al que Darwin se aferraba era inconsistente con los hechos disponibles y un *handicap* añadido para su teoría. Incluso colegas cercanos y fieles a la causa como T. H. Huxley disentían en este punto con Darwin al afirmar:

“... We greatly suspect that she (ie., Nature) does make considerable jumps in the way of variation now and then, and these saltations give raise to some of the gaps which appear to exist in the series of known forms...” (Citado en Ibíd. p. 119).

Y Huxley le hizo saber su postura a Darwin a través de correspondencia:

“... The <only> objections that have occurred to me are, 1st that you have loaded yourself with an <unnecessary difficulty> in adopting <Nature no facit saltum> so unreservedly... And 2nd, it is not clear to me why, if continual physical conditions are so little moment as you suppose, variation should occur at all...” (Citado en Løvtrup 1987 p. 196).

De hecho, el saltacionismo macroevolutivo ha sido una propuesta recurrente a lo largo de la historia del evolucionismo. Con el auge del macromutacionismo de finales del siglo XIX y principios del XX, esta idea se volvió mayoritaria entre los evolucionistas. Así, por ejemplo, Hugo de Vries consideraba:

“... Las especies han surgido unas de otras por un proceso discontinuo y no continuo. Cada unidad recién formada constituye un nuevo paso en este proceso que separa de manera clara y completa la nueva forma de aquella de la que surgió. La nueva especie aparece de una vez; se deriva de la especie ancestral sin ninguna preparación visible y sin ninguna sucesión obvia de formas transicionales...” (De Vries 1909, citado en Gould 2004 p. 456).

Pero la crítica a la gradualidad como ritmo universal ha seguido siendo esgrimida con mucha posterioridad, sobreviviendo a las propuestas de la síntesis sobre la extrapolación de la genética de poblaciones. Del mismo modo, el eminente físico Erwin Schrödinger reconocía en la naturaleza un patrón de cambio saltativo, y, en lo que quizá se pueda considerar como la primera aproximación interdisciplinar entre la física cuántica y la biología evolutiva, afirmaba:

“... We know definitely, today, that Darwin was mistaken in regarding the small, continuous, accidental variations, that are bound to occur even in the most homogeneous population [...] The significant fact is the discontinuity. It reminds a physicist of quantum theory – no intermediate energies occurring between two neighbouring energy levels...” (Schrödinger 1944 p. 35).

Finalmente, a día de hoy sería interesante valorar, al hilo de críticas más actuales, la siguiente reflexión de Goldschmidt a la naciente síntesis moderna, que plantea de forma directa la cuestión y sus consecuencias últimas:

“... The facts of development, permit huge changes to take place in a single step. The facts of physiological genetics and their explanation in terms of coordinated rates of processes of differentiation furnish insight into the possibilities of macroevolution by single steps. A considerable role is assigned to such genetic changes as affect early embryonic processes and automatically entail major deviations in the entire organization. The general picture of evolution resulting from such deliberations is in harmony with the facts of taxonomy, morphology, embryology, paleontology, and the new developments of genetics. The neo-Darwinian theory of the geneticist is no longer tenable...” (Goldschmidt 1982 p. 397).

4.2.5. Reduccionismo biológico y genético

La quinta crítica al darwinismo se centra en el excesivo reduccionismo del que hace gala la síntesis moderna, al delegar en la genética de poblaciones como marco general del fenómeno evolutivo. El paradigma cartesiano, con la asunción de lineales relaciones simples entre los componentes de los sistemas estudiados, es llevado hasta el extremo por la síntesis moderna y su enfoque “genocentrista”. Al dirigir toda la atención sobre la genética mendeliana, la síntesis obvió buena parte de las disciplinas biológicas hasta entonces fundamentales en el estudio de la evolución, al tiempo que estableció un marco de causalidad lineal de una sencillez inaplicable a la complejidad real de los sistemas biológicos. Como consecuencia de las limitadas premisas simplistas de la síntesis, los neodarwinistas han tendido a explicar todos los fenómenos vitales, todas las estructuras y adaptaciones observadas, dentro de un programa adaptacionista “panglosiano” que ignora cualquier explicación distinta de las narrativas sobre mejoras y ventajas, de caracteres favorecidos y conservados por la selección natural.

La síntesis moderna, al abrazar el reduccionismo genético y constreñir la evolución dentro de la genética de poblaciones, excluyó buena parte de los conocimientos sobre biología y evolución de otras áreas con mayor peso histórico, para construir una teoría sencilla en sus planteamientos y en su fundamentación matemática. No en vano, Conrad Waddington, en 1953, criticaba la dirección tomada por el evolucionismo de esta forma:

“... The reigning modern view is that, in nature, the direction of mutational change is entirely at random, and that adaptation results solely from the natural selection of mutations which happen to give rise to individuals with some suitable characteristics. I want to argue that this theory is an extremist one, and that, in essaying to account for adaptation, it neglects to call to its aid all the doctrines emerging in other fields of modern biology which can quite properly be combined with the conclusions of genetics in the strict sense...” (Waddington 1975 p. 24).

Porque, para Waddington, como para otros autores:

“... Un organismo vivo no se puede comparar con un saco lleno de sustancias químicas, cada una de las cuales ha sido configurada por un gen en particular.

Su carácter peculiar lo admitimos implícitamente al decir de él que es un ser vivo. Ello presupone aceptar también que tiene la propiedad de estar organizado; pero ¿qué se entiende por organización? Se trata de un concepto bastante difícil de definir por lo que quizá baste con que digamos aquí que las partes que de las que se compone un ser organizado tienen propiedades que sólo pueden comprenderse del todo poniendo cada una en relación con todas las demás partes del sistema...” (Citado en Olarieta 2009).

La misma idea es expresada mucho más recientemente por Francisco Varela:

“... El genoma no es una disposición de genes independientes (manifestados en rasgos), sino una red altamente entrelazada de múltiples efectos recíprocos mediatizados por represores y efectores, exones e intrones, genes [elementos] móviles e incluso proteínas estructurales...” (Capra 2009 p. 216).

Y, de hecho, tal como apunta Lewontin:

“... Tal vez necesitamos un nuevo enfoque, uno más holístico, en el sentido de avanzar por la jerarquía de la existencia [...] los genes no existen aisladamente, en agrupaciones aleatorias como las judías en una bolsa. Viven empaquetados con otros genes, y el modo de actuar de un gen es en gran medida una función de cómo actúan los demás [...] contexto en interacción no son simplemente efectos de segundo orden que deban superponerse a un análisis primariamente monádico. El contexto y la interacción pertenecen a la esencia...” (Lewontin 1991, citado en Carrión 2003 p. 57).

Además, tal como se argumentó en el tercer capítulo, no es descabellado afirmar, como hace José Carrión, que *“La herencia mendeliana ya no vale para explicar muchos fenómenos hereditarios”* (Carrión 2003 p. 57). Tal como exponen Jablonka y Lamb, incluso en fenómenos tan bien estudiados como son las enfermedades humanas de base hereditaria, las segregaciones mendelianas en las que se fundamenta la genética de poblaciones no se ajustan más que una porción marginal, minoritaria, de la herencia:

“... In the case of simple monogenic disorders like sickle cell anemia, people with their defective genes always have the same symptoms, whatever their

conditions of life and whatever other genes they have. However, such simple monozigotic disorders are not common: they make up less than percent of all the diseases that are known to have a genetic component. For the remaining 98 percent of 'genetic' disorders, the presence or absence of the disease and its severity are influenced by many genes and the conditions in which a person develops and lives. Unfortunately, many people's understanding of the relation between genes and characters is based in the tiny minority of monogenic diseases... (Jablonka y Lamb 2005 p. 58)

En referencia a éste y otros puntos sobre la complejidad real de los genomas y de las redes de expresión genética, estas autoras afirman que “*Molecular biology has shown that many of the old assumptions about the genetic system, which is the basis of present-day neo-Darwinian theory, are incorrect*” (Ibid. p. 1), dado que, entre otras cosas, “*wether or no a lengh of DNA produces anything, what it produces, and where and when it produces it may depend of other DNA sequences and on the environment. The stretch of DNA that is 'a gene' has meaning only within the system as a hole.*” (Ibid. p. 7). Por lo tanto, el escenario genético sobre el que se desarrolla la evolución se alejaría muy considerablemente del planteado por la síntesis moderna, dado que sus asunciones carecen de un fundamento real que las soporte.

Por otra parte, otros científicos han denunciado repetidamente la supersimplificación de la síntesis a la hora de abordar los problemas reales de la biología evolutiva, fundamentalmente la aparición de nuevos *taxa* y las radiaciones de biodiversidad, bajo la lupa microevolutiva de la genética de poblaciones. Por ejemplo así lo expone Niles Eldredge:

“... En general, la teoría sintética de la evolución ha ignorado la especiación cuando se ha enfrentado a los fenómenos de gran escala de la macroevolución, prefiriendo ver pautas tales como tendencias, las radiaciones adaptativas, etc., como una mera acumulación al por mayor del cambio adaptativo convencional darwiniano...” (Citado en Kauffman 2003).

Y esto sería un profundo error, ya que, según expone Stephen Jay Gould:

*“... La dinámica evolutiva no puede ser vista por más tiempo confinada a los procesos estudiados en una población de *Drosophila* enjaulada...”* (Citado en Carrión 2003 p. 62).

Otra crítica a la supersimplificación de los problemas evolutivos, en función a la teoría hegemónica, es la desarrollada por Richard Lewontin y Stephen Jay Gould, al poner de manifiesto los abusos del programa adaptacionista, que reduce el origen de cualquier rasgo biológico a una ventaja selectiva en un escenario muchas veces hipotético, sin diferenciar los hechos comprobables de las elucubraciones:

“... We fault the adapacionist programe for its failure to distinguish current utility from reasons of origin (male tyrannosaurus may have used their diminutive front legs to titillate female partners, but this will not explain why they got so small); for its unwillingness to consider alternatives to adaptative stories; for its reliance upon plausibility alone as a criterion for accepting speculative tales; and for its failure to consider adequately such competing themes as random fixation of alleles, production of non-adaptative structures by developmental correlation with selected features (allometry, pleiotropy, material compensation, mechanically forced correlation), the separability of adaptation and selection, multiple adaptative peaks, and current utility as an epiphenomenon of non-adaptative structures...” (Gould y Lewontin 1979).

Sin embargo, pese a la fundamentada crítica de estos autores, el programa adaptacionista sigue siendo un recurso fundamental de la biología evolutiva, y muchas publicaciones no dudan en enunciar sus hipótesis en forma de narrativas históricas, no sólo indemostrables a último término, sino, en ocasiones, basadas en escenarios tan improbables como extravagantes (por ejemplo, Morgan y Carrier 2013 y Knight 2012).

Finalmente, en vista a la problemática supersimplificación con la que ha venido operando la biología evolutiva bajo la guía de la síntesis moderna, quizá sea posible recoger las siguientes palabras de Pierre Grassé:

“... Hoy, tenemos el deber de destruir el mito de la evolución, [como un] fenómeno simple, comprendido y explicado que continúa desarrollándose rápidamente ante nuestros ojos. Hay que hacer reflexionar a los biólogos en la ligereza de las interpretaciones y las extrapolaciones que los doctrinarios [neodarwinistas] presentan como verdades demostradas...” (Grassé 1977 p. 23).

Porque, según indica Máximo Sandín:

“... La incongruencia que resulta de intentar explicar hechos de gran complejidad mediante conceptos elaborados para explicar procesos muy simples sólo puede conducir a nuestra disciplina a una gran confusión...” (Sandín 2005).

4.2.6. Deficiencias semánticas y epistemológicas.

El sexto bloque de críticas no va dirigido, a diferencia de los anteriores, a las limitaciones del paradigma darwinista como explicación científica general para la biología, sino a las importantes deficiencias en su bases epistemológicas. Según sus críticos, el darwinismo es una teoría sin una base científica formal, bien definida, tanto a nivel matemático como lingüístico, y sus planteamientos arrastran inconsistencias (en esencia, tautología y no falsabilidad) que son totalmente inadmisibles para una teoría científica, y más de una de tanto alcance como la defendida. Esta crítica no es menor, ni anecdótica, y no puede ser evitada mediante argumentos funcionales. La indeterminación terminológica, el lenguaje contaminado y las inconsistencias lógicas hacen del darwinismo un programa metafísico, y no una teoría científica al uso, y por tanto debería de ser automáticamente rechazada por la ciencia como una explicación válida.

La importación de conceptos y el uso de términos, metáforas y analogías socioeconómicas es un tónico general de la literatura darwinista, desde la selección natural de Darwin hasta el gen egoísta de Dawkins. El uso de un lenguaje antropocéntrico, de corte socioeconómico y sesgado, es una práctica de dudoso rigor científico que, por otra parte, podría conllevar graves errores de interpretación de los hechos empíricos.

Tal es la postura que, por ejemplo, parece mantener Lynn Margulis al afirmar que “*El lenguaje de la evolución a veces parece ofuscar más que iluminar*” (Citada en Sandín 2006 p. 286). Del mismo modo Margulis acomete contra la simplista y sesgada categorización de las relaciones ecológicas en su formato económico-darwinista corriente, y expone: “*Rechazo los términos financieros (coste-beneficio, gasto, desventaja) y los símbolos matemáticos simples (+ para la simbiosis y – para el parasitismo) para remplazarlo con descripciones más adecuadas.*” (Ibíd.).

En el mismo sentido, Maurício Abdalla denuncia que el uso de la terminología antropocéntrica vaga y sesgada filosóficamente, que impera en el darwinismo, se encuentra fuera

de los fundamentos generales de la ciencia:

“... Desde el nacimiento de la ciencia moderna, ha prevalecido el discurso de que todo lo que no estuviese relacionado con las características cuantitativas de los objetos o que no estuviese relacionado con la observación rigurosa de la Naturaleza debería ser excluido de la ciencia. Así se creó la idea de un pensamiento puramente racional y objetivo que se convirtió en la meta de todas las ciencias. Un verdaderamente científico debería de ser aséptico: la racionalidad y la objetividad sólo sería expresadas en un pensamiento libre de las contaminaciones de cualidades, principios subjetivos, sentimientos e ideologías y sólidamente basado sólo en la experiencia, en la razón objetiva y en el cálculo. [...] Así, tendríamos que conceptos como <odio>, <lucha individualista por la supervivencia>, <competición> y <egoísmo> no deberían de formar parte del vocabulario científico o, al menos, no deberían ser usados como conceptos clave en la explicación de la Naturaleza...” (Abdalla et al. 2010 p. 23).

Según expone Máximo Sandín, resolver este problema de “contaminación lingüística” sería fundamental para poder avanzar hacia nuevos horizontes, ya que:

“... Si no conseguimos depurar el lenguaje científico de la Biología de estos conceptos deformadores que en la mayoría de los casos conducen a interpretaciones que son exactamente contrarias de los datos, no será posible construir una verdadera teoría científica elaborada a partir de hechos reales (no hipótesis) y explicadas mediante procesos y términos científicos (no mediante metáforas)...” (Sandín 2005).

Mientras que tampoco el lenguaje matemático formal usado a partir de la síntesis moderna, las ecuaciones de la genética de poblaciones, estaría libre de crítica. De hecho, según Margulis:

“... el neo-darwinismo [sic.] es fundamentalmente defectuoso, no sólo porque se basa en conceptos reduccionistas ya desfasados, sino también por estar formulado en un lenguaje matemático inadecuado...” (Citada en Sandín 2006 p. 164).

Y de una forma similar, Pierre Grassé afirma:

"... La teoría matemática de la selección natural en cuanto a sus relaciones con la evolución no debe hacer ilusiones. Vale lo que los principios sobre los que se funda..." (Grassé 1977 p. 128).

Por otra parte, parece que las asunciones clásicas de la genética de poblaciones distan cada vez más de la realidad compleja de los genomas, de los organismos y de los ecosistemas, y las herramientas matemáticas que se basan en la idealización de dichas asunciones (como el equilibrio Hardy-Weinberg) son inadecuadas. Esta es la idea que transmite José Carrión al admitir:

"... A los científicos nos gusta darle forma numérica a nuestras ideas para proporcionarles un halo de credibilidad. De ahí que la genética de poblaciones se mantenga saludable e influyente en muchos ámbitos. Pero lo cierto es que esta disciplina ha resultado ser menos firme que la mecánica clásica. Su principal variable independiente, la aptitud o eficacia (fitness), es difícilmente abstraíble porque es imposible determinar en qué medida la supervivencia es el resultado de genes especiales o de circunstancias accidentales..." (Carrión 2003 p. 57).

Como consecuencia, la genética de poblaciones sería inoperante al usar unas variables matemáticas con descripción abstracta y, por lo tanto, sin una causalidad fehacientemente demostrable.

Por otra parte, se han esgrimido importantes críticas hacia la lógica y la práctica epistemológica del darwinismo. Desde la publicación de "*El Origen de las Especies*", el darwinismo arrastra, según sus críticos, importantes fallos de contenido y de forma, falta de rigor, así como inconsistencias lógicas que sugieren que éste es impracticable e inadmisibles en última instancia. De hecho, partiendo del origen del problema, la metodología "*científica*" de Darwin a la hora de desarrollar su obra ha sido duramente criticada por autores como Løvtrup, quien afirma:

"... Darwin always considered his greatest contribution to evolutionary thought to be his collection of facts – supporting the notion of evolution in general, and his own ideas in particular. However as early as this first chapter we learn about

the the way handled his facts; when did not fit his views he ignored them or tried to explain them anyway...” (Løvtrup 1987 p. 108).

Lo que evidentemente no tiene nada que ver con la honestidad científica que reclama Løvtrup, ni con los “*principios baconianos*” sobre los que Darwin asegura haber trabajado en su autobiografía (Darwin 1977). En función de estas carencias metodológicas, y de la plétora de dificultades que el propio Darwin reconoce a lo largo de su obra, Løvtrup continúa:

“... Darwin’s admirers, then and now, have praised him for the honesty and candour he thus displayed. I am not sure this attitude is justified. If a theory has to many ‘difficulties’ it should not be published, but rejected, indeed I believe this is the procedure adopted by most scientist...” (Ibíd. 126).

Por otra parte, como indica Máximo Sandín:

“... En el libro de Darwin se pueden encontrar especulaciones tan variadas, confusas y contradictorias, que los darwinistas pueden encontrar antecedentes para cualquier versión de la evolución...” (Sandín 2002).

Y este hecho, que dice muy poco en favor de la consistencia lógica del darwinismo primigenio, fue ya puesto en evidencia por su contemporáneo George Mivart, criticando a Darwin tanto en su teoría como en su metodología, algo que según Løvtrup podía hacer con justicia puesto que:

“... Darwin was changing, modifying, correcting, and generally ‘wriggling’ in order to appease every form of criticism, and very often he did not heed the contradictions which thereby ensued...” (Løvtrup 1987 p. 262).

Pero las críticas metodológicas no son las únicas dentro del apartado epistemológico. El darwinismo es, además, criticado por su deficiente lógica interna, hasta el punto de que, según William Hopkins, coetáneo de Darwin:

“... *La teoría del señor Darwin no puede explicar nada, ya que es incapaz de asignar una relación necesaria entre los fenómenos y las causas que les atribuye...*” (Citado en Sandín 2000).

Siguiendo en esta línea, el darwinismo no ofrecería una explicación causal a los fenómenos observados, sino que plantearía poco más que un simple esquema sobre el que desarrollar narrativas históricas, basadas en presiones selectivas y adaptaciones a lo largo de una cadena de transiciones, cuya longitud varía subjetivamente en función de la complejidad de los fenómenos a explicar. Esta es una cuestión sin resolver de la que ya se percataron los coetáneos de Darwin y, por ejemplo, es expuesta con claridad por Fleeming Jenkin:

“... *The believer who is at liberty to invent any imaginary circumstances, will very generably be able to conceive some series of transmutations answering his wants. He can invent trains of ancestors of whose existence there is no evidence; he can marshal hosts of equally imaginary foes, he can call up continents, floods, and peculiar atmospheres, he can dry up oceans, splits islands, and parcel out eternity at will; surely with these advantages he must be a dull fellow if he cannot scheme some series of animals and circumstances explaining our assumed difficulty quite naturally...*” (Citado en Løvtrup 1987 p. 239).

Es posible encontrar la misma línea argumental en D'Arcy Thompson, en este caso centrada sobre un problema concreto:

“... *Suponer que tal o cual forma (o tamaño) de un cuerno [o cualquier otro carácter] se ha producido, alterado, adquirido o perdido por <selección natural>, porque un tipo parecía más útil que otro para la defensa, el ataque o cualquier otro propósito es una hipótesis más difícil de definir y demostrar de lo que algunos se imaginan...*” (Thompson 1980 p. 207).

El darwinismo, al dotar a la selección natural de un poder intangible e inmensurable, habría dado pie a utilizarla sin ningún tipo de reflexión como una “*explicación*” de base para cualquier fenómeno observado, y según el mismo autor:

“... Cuando la ciencia no consigue explicar el orden que reina en estos múltiples fenómenos [de complejidad orgánica], - un orden más característico en su totalidad que cualquiera de los mismos fenómenos – los hombres se apresuran a invocar un principio director, una entelequia, o como queramos llamarle...” (Ibíd. 1942 p. 8).

Y Lima-de-Faria resume la misma idea en la siguiente cita:

“... What I am trying to convey is that due to the absence of knowledge of molecular mechanisms, selection has been employed like a kind of general remedy by the biologist. Every time a phenomenon appeared in biology, and one obviously ignored its mechanism, selection was invoked as an explanation and the matter was settled...” (Citado en Lönnig y Saedler 2002).

Tal como ocurría con el azar, en las narrativas darwinistas la selección no es una explicación factual, sino la ausencia de tal explicación suplida por una *metáfora*. Porque, al fin de al cabo, *¿qué es si no la selección natural?*

La selección natural, el pilar central del paradigma darwinista, es un término con una definición esquivada que no termina de caer dentro de las categorías corrientemente utilizadas en ciencia. Aunque algunos autores la han dispuesto indistintamente como un fenómeno, un proceso, un mecanismo, un efecto o un principio, una rápida consulta a cualquier enciclopedia bastará para poner en evidencia que la selección natural es un término demasiado abstracto para entrar en ninguna de estas categorías excluyentes, ni, por supuesto, en todas ellas al mismo tiempo. No deja de ser sorprendente que, precisamente, Alfred Russel Wallace, quien en ocasiones es citado como coautor de la teoría de la selección natural, fuese una de las primeras personas en criticar el término clave de la obra de Darwin. La selección natural es, incluso para una figura tan célebre para el darwinismo, un concepto vago y mal definido, que sólo aporta confusión y un regusto sociológico (si no teológico), que no encaja dentro de la ciencia sino de la metafísica. Según le comunica a Darwin por correspondencia privada, Wallace considera:

“... I think this [critics] arises almost entirely from your choice of the term ‘Natural Selection’ and so constantly comparing it in its effects to Man’s Selection, and also your so frequently personifying nature as ‘selecting’, as ‘preferring’, as

'seeking only the good of the species', etc., etc. To the few this is <as clear as daylight>, and beautiful suggestive, but to many it is evidently a stumbling-block. I wish, therefore, to suggest you the possibility of entirely avoiding this source of misconception [. . .] Natural Selection is a metaphorical expression of [.. Spencer's 'survival of the fittest'...], and to a certain degree indirect and incorrect, since, even personifying Nature, <She does not so much select special variations as exterminate the most unfavorable ones>..." (Løvtrup 1987 p. 223).

La selección es un argumento teleológico que requiere de un seleccionador, y Wallace, como otros después de él, señala que la personificación de la naturaleza es inconveniente. Además, en esta misma carta, Wallace se percató de un segundo problema semántico en el concepto de selección natural, la utilización totalmente ambigua del término, que deriva de una falta de definición formal arrastrada a lo largo de la obra de Darwin:

"... I find you use the term 'Natural Selection' in two senses: (1) for the simple preservation of favourable and rejection of unfavourable variations, in which case it is equivalent to 'survival of the fittest'; and (2) for the effect or change produced by this preservation..." (Ibíd.).

Evidentemente, Darwin no cedió a la crítica y sugerencia de su colega Wallace, manteniendo el término selección natural en las siguientes ediciones y condicionando desde la base el uso de un lenguaje informal, mal definido y poco riguroso dentro de la biología evolutiva. Sin embargo, no deja de ser paradójico que, mientras hoy la selección natural es un término intocable, el propio Darwin llegase a considerarlo como una mala elección:

"... I must be a very bad explainer... several reviews and several letters have shown me to clearly how little I am understood. I suppose 'natural selection' was a bad term..." (Ibíd. p. 274).

La percepción de Wallace sobre la selección natural como un término más cercano a la metafísica que a las ciencias naturales no es en absoluto aislada. De hecho, parece un argumento bien fundamentado, que ha sido esgrimido con posterioridad y cuya resolución parece irrefutable. Por ejemplo, Karl Popper, figura clave de la filosofía de la ciencia, reconoce que *"Darwinism is not a testable scientific theory but a metaphysical research program"* (Popper 1976 p. 151). Quizá de forma más detallada, Richard Lewontin expone el mismo problema:

“... Darwin’s theory of evolution by natural selection in particular is hopeless metaphysical, according to the rules of etiquette laid down in the Logic of Scientific Inquiry and widely believed in by practicing scientist who bother to think about the problem. The first rule for any scientific hypothesis ought to be that it is at least possible to conceive of an observation that would contradict the theory. For what good is a theory that is guaranteed by its internal logical structure to agree with all conceivable observations, irrespective of the real structure of the world? If scientist are going to use logical unbeatable theories about the world, they might as well give up natural science and take up religion. Yes is that not exactly the situation with regard to Darwinism? The theory of evolution by natural selection states that changes in the inherited characters of species occur, given rise to differentiation in time and space, because different genetical types leave different numbers of spring in different environments [. . .] Such a theory can never be falsified, for it asserts that some environmental difference created the conditions for natural selection of a new character. It is essentially quantified so that the failure to find the environmental factor proves nothing, except that one has not looked hard enough [. . .] Can one really imagine observations about nature that would disapprove natural selection as a cause of the difference in bill size? The theory of natural selection is then revealed as metaphysical rather than scientific. Natural selection explains nothing because it explains everything...” (Lewontin 1972).

Podría parecer que, tras esta crítica, poco se puede añadir en favor del carácter científico del darwinismo. Pero por si pudiera quedar alguna duda, siempre es posible dirigirse a las palabras de Von Bertalanffy, creador de la teoría de sistemas:

“... If selection is taken as an axiomatic and a priori principle, it is always possible to imagine auxiliary hypothesis – unproven and by nature improbable – to make it work in any special case... Some adaptative value... can always be constructed or imagined [...] I think that a theory so vague, so insufficiently verifiable and so far from the criteria otherwise applied in ‘hard science’ has become a dogma, can only be explained on sociological grounds. Society and science have been so steeped in the ideas of mechanism, utilitarianism and the economic free competition, that instead God, selection was enthroned as ultimate reality...” (Citado en Gould 1978).

En resumen, con esta colección de críticas clásicas se ha puesto de manifiesto que el

darwinismo ha sido históricamente cuestionado en puntos fundamentales y sigue, a día de hoy, arrastrando importantes lastres teóricos y epistemológicos. Tras este recorrido temático e histórico, el próximo apartado se centrará en la crítica al paradigma darwinista dentro de los argumentos presentados en los capítulos anteriores, así como en evaluar las réplicas a estas críticas de algunos autores de la ortodoxia.

4.3. Recapitulación sobre la problemática de la síntesis: premisas y argumentos

Antes de seguir con este recorrido sobre la problemática en las bases del paradigma darwinista, y tras la ineludible e imprescindible muestra de las críticas clásicas, es posible hacer un alto para recuperar y recopilar algunas de las conclusiones finales de los capítulos anteriores en relación con la síntesis, que enlazan y complementan dichas críticas. Dado que todos los argumentos expuestos a continuación ya han sido convenientemente referenciados en sus respectivos capítulos, se omitirá el uso de citas en adelante. A modo de recordatorio esquemático, se consideran estos tres puntos bajo el formato *premis*a-argumento:

1. **Premisa:** *La información genética es la única responsable de los caracteres hereditarios. Ésta se encuentra aislada del ambiente en los cromosomas y está compartimentada en unidades discretas, los genes, que determinan las características biológicas de los individuos y su eficiencia biológica (fitness), aunque bajo la influencia no hereditaria del ambiente.*

Argumento: La información biológica es mucho más que la información genética. Ésta contiene, además de las complejas redes de expresión y regulación genética, los canales epigenéticos y ambientales, en una reciprocidad no lineal que establece el bucle organismo-ambiente. La epigenética emerge del propio funcionamiento celular, dando sentido a la información genética dentro del contexto ontogenético, fisiológico y ecológico, y permitiendo la herencia de estos patrones con relativa autonomía. Por otro lado, el ambiente no puede considerarse como un ruido de fondo que altera las instrucciones del genotipo sobre el fenotipo. El ambiente es, por derecho propio, un canal de información esencial para la autopoyesis y el desarrollo ontogenético de los organismos. Finalmente, los genes no pueden ser reconocidos sin problemas como unidades discretas, ni como depositarios últimos de la información hereditaria. En los genomas, la mayoría de las secuencias genéticas son no

codificantes, sino transcritas a ncRNA, y los límites físicos y conceptuales del gen son difusos si no artificiales. Los patrones de regulación y expresión alternativa, la interacción en redes complejas y la incidencia del ambiente contradicen la noción del determinismo absoluto de los genes en sentido clásico. En cierta medida, el concepto del gen como unidad mínima es consecuente con el método cartesiano y el extremo reduccionismo de la biología de mediados de siglo XX, siendo una muy bienvenida respuesta material al problema de la herencia; pero también es consecuente con un turbio contexto sociopolítico enfocado en la búsqueda de marcadores raciales que fue influida y promovida por el poderoso movimiento eugenista.

2. **Premisa:** *Existe una gran cantidad de variación genética dentro de las poblaciones, de carácter leve e isotrópico, que genera un amplio espectro continuo sobre el que puede actuar la selección natural. Estas variaciones son producidas en última instancia por mutaciones del DNA y se generan de forma azarosa en tiempo y lugar, con independencia del ambiente.*

Argumento: Los sistemas biológicos presentan organizaciones definidas, que son robustas y discretas. Esta robustez biológica es dada por mecanismos activos de reparación y tamponamiento, así como a otros fenómenos emergentes como la modularidad, la redundancia y la degeneración. Como consecuencia, la robustez genera una paradoja para aquellos que se adscriben a la síntesis: el cambio no puede ser dado por la selección sobre variantes continuas y levemente diferentes, dado que no existe tal espectro continuo de variación. Existe un número limitado de estados estables, canalizados en el desarrollo y en la diferenciación celular, que pueden describirse como atractores y se manifiestan como una serie discreta y discontinua de soluciones posibles. Por otra parte, es más que evidente que las mutaciones no son la única fuente de cambio evolutivo. El establecimiento de simbiosis, la transferencia horizontal y la integración de secuencias virales han tenido un fuerte impacto en la evolución. Además de existir cambios epigenéticos adaptativos y modificaciones por la acción directa del ambiente, la información genética ha sido moldeada por fenómenos que poco o nada tienen que ver con mutaciones puntuales, las más plausibles para la síntesis, sino con eventos de transposición, duplicación, integración y de nueva regulación de secuencias funcionales. Finalmente, el azar no es una explicación razonable al fenómeno evolutivo ni a ningún otro aspecto científico. El azar es una imposición del modelo neodarwinista que dota de sentido a la selección natural como el único agente homogeneizador de las poblaciones. Sin embargo, lejos de la variación isotrópica invocada, los mecanismos de cambio molecular de mayor peso en la evolución de los genomas, tanto en eucariotas (TE) como en procariotas

(HGT), están acotados en un sentido temporal y, en mayor o menor grado, espacial y funcional.

3. **Premisa:** *La evolución es producto de la continua adaptación de los organismos al medio, y por lo tanto, la macroevolución no es más que la extrapolación de la microevolución. La selección sobre las variaciones genéticas que mejoran la eficiencia biológica (fitness) es un fenómeno suficiente para explicar la diversidad orgánica en su conjunto, y, en consecuencia, la selección natural es la principal responsable, si no la única, de las organizaciones biológicas.*

Argumento: El fenómeno de adaptación al medio, ya sea a través de cualquier mecanismo, no es suficiente para explicar la evolución en su totalidad. Existen principios de emergencia y autoorganización biológica anidados en los procesos químicos y físicos de los sistemas complejos, que han podido tener peso fundamental en la génesis de la vida y en su posterior evolución. Del mismo modo, no todos los caracteres están descritos en la información biológica, dado que ésta se desenvuelve y hace acopio del conjunto de propiedades estructurales del sistema para construir organizaciones estables. Además de seguir los principios exhibidos por sistemas autosimilares, los sistemas biológicos podrían sufrir fenómenos de cambio abruptos de forma coherente con el concepto de punto de bifurcación. Lo que coincide con la idea de saltacionismo, que sigue siendo fundamentalmente coherente con el registro fósil y otras pruebas neontológicas, y que ha sido propuesta sucesivas veces a lo largo de la historia por científicos de las principales corrientes evolucionistas.

Por lo tanto, parece que las premisas generales de la síntesis son perfectamente cuestionables en vista a la argumentación de los capítulos anteriores, lo cual no hace más que sumar peso a las críticas clásicas expuestas en el apartado previo, añadiendo nuevas dificultades al paradigma neodarwinista.

No obstante, cabe decir que buena parte de estos argumentos y de las críticas clásicas que los preceden han sido contemplados por algunos autores darwinistas, ofreciendo una réplica a las mismas. Mientras que algunos se contentan con admitir una mayor flexibilidad en las premisas darwinistas, aun a expensas de minar el concepto del árbol de la vida y los principales mecanismos de cambio mutacional bajo una visión vagamente aperturista del darwinismo (Koonin 2009, Koonin y Wolf 2009, Kutschera y Niklas 2004), otros apuntalan la validez del mismo en confrontación directa con los datos existentes. Por ejemplo,

Juan Moreno, en su libro “*Los retos actuales del darwinismo ¿una teoría en crisis?*” (2008), da una réplica detallada a diferentes cuestiones como el saltacionismo, el orden espontáneo, así como a las críticas sobre las bases sociológicas del darwinismo (Moreno 2008). No obstante, se considera que la falta de penetración del autor sobre los argumentos que replica es patente al exponer planteamientos como, por ejemplo, “¿los cerdos con alas son imposibles por restricciones del desarrollo, o son posibles ‘monstruos esperanzados’? Gould no aclara cuál de las heterodoxias prefiere” (Ibíd. p. 99), o “[el darwinismo social] debería de llamarse <lamarckismo> o <spencerismo> social dada su falta de consonancia con el darwinismo científico” (Ibíd. p. 52). Por lo que su réplica se convierte, con frecuencia, en un desarrollo dogmático que hace acopio de convencionalismos y narrativas con el fin de proteger las bases de una selección natural pobremente definida, al tiempo que ofrece una suerte de caricatura de la heterodoxia. En cualquier caso, no es objeto de este apartado hacer una revisión exhaustiva de este libro, más cuando el bagaje argumental hasta ahora presentado debería de ser más que suficiente como para demostrar que las réplicas de Moreno tienden a la simplificación irreflexiva de los problemas de base, aunque sin duda su esfuerzo por dar una respuesta unificada en un solo libro será de gran ayuda para que cualquier biólogo heterodoxo reafirme o abandone su postura.

Hasta aquí se han considerado las críticas clásicas al paradigma darwinista y se han evaluado las premisas de la síntesis en vistas a la argumentación de los capítulos anteriores, poniendo en evidencia profundas grietas en su armazón conceptual y epistemológico. Sin embargo, aún puede realizarse una evaluación de la cuestión desde otra perspectiva y bajo otro bloque argumental, el de las anomalías concretas y su repercusión dentro de los ciclos paradigmáticos. Y para ello será necesario desarrollar el concepto de paradigma, que ya ha sido utilizado a lo largo del texto, y revisar la teoría de las revoluciones científicas de Thomas Kuhn.

4.4. Renovación o revolución: Hacia un nuevo paradigma

Sin duda, una de las obras más trascendentes de la filosofía de la ciencia del siglo pasado es “*La estructura de las revoluciones científicas*” (1962) de Thomas Kuhn. A lo largo de dicho libro, Kuhn analiza la evolución de la ciencia en comparación con la de otras áreas de conocimiento, como la psicología, para llegar a una conclusión *a priori* insospechada. El desarrollo de la ciencia, lejos de ser un mero acumulo de datos e hipótesis en continua revisión, sigue un patrón puntuado en torno a la emergencia y la caída de sistemas de teórico-metodológicos que reciben el nombre de paradigmas. Para Kuhn, los paradigmas pueden considerarse como “*realizaciones científicas universalmente reconocidas que,*

durante cierto tiempo, proporcionan modelos de problemas y soluciones a una comunidad científica” (Kuhn 1971 p. 12). Durante el tiempo en el que un paradigma es admitido, los científicos tienden a asentar el conocimiento y concentrarse en los problemas dentro del mismo. En este periodo es en el que se lleva a cabo lo que Kuhn denomina como “*ciencia normal*”, o lo que es lo mismo, la “*investigación basada firmemente en una o más realizaciones científicas pasadas, realizaciones que alguna comunidad científica particular reconoce, durante cierto tiempo, como fundamento para su práctica posterior*” (Ibíd. p. 32). La ciencia normal se concentra, por tanto, en los problemas dentro del paradigma y, de hecho, según Kuhn:

“... Ninguna parte del objetivo de la ciencia normal está encaminada a provocar nuevos tipos de fenómenos; en realidad, a los fenómenos que no encajarían dentro de los límites mencionados frecuentemente ni siquiera se los ve. Tampoco tienden normalmente los científicos a descubrir nuevas teorías y a menudo se muestran intolerantes con las formuladas por otros...” (Ibíd. p. 52).

Dentro de estos límites, el conocimiento científico parece progresar bajo una guía firme y certera, aunque en realidad “*Una de las razones por las cuales la ciencia normal parece progresar tan rápidamente es que quienes la practican se concentran en problemas que sólo su propia falta de ingenio podría impedirles resolver*” (Ibíd. p. 81). Del mismo modo, la adhesión al paradigma limita y condiciona la experimentación, que tiende a desarrollarse dentro del marco metodológico dado por el paradigma, sesgando la investigación de cara a la interpretación desde el planteamiento inicial:

“... de manera consciente o no, la decisión de emplear determinado aparato y de usarlo de un modo particular, lleva consigo una suposición de que sólo se presentarán ciertos tipos de circunstancias. Hay expectativas tanto instrumentales como teóricas, y con frecuencia han desempeñado un papel decisivo en el desarrollo científico...” (Ibíd. p. 102).

Otro punto crucial en la estabilidad y autoconservación de los paradigmas es la forma en la que estos se transmiten y en el modo en el que los nuevos conocimientos se incorporan al mismo:

“... los científicos trabajan a partir de modelos adquiridos por medio de la educación y de la exposición subsiguiente a la literatura, con frecuencia sin cono-

cer del todo o necesitar conocer qué características les han dado a esos modelos su status de paradigmas de la comunidad [...] esos libros de texto exponen el cuerpo de la teoría aceptada, ilustran muchas o todas sus aplicaciones apropiadas y comparan éstas con experimentos y observaciones de condición ejemplar..” (Ibíd. p. 83, 32)

Mientras que, por el contrario, una vez sintetizadas las bases, los avances se presentarán normalmente como *“artículos breves dirigidos sólo a los colegas profesionales, a los hombres cuyo conocimiento del paradigma compartido puede presumirse y que son los únicos capaces de leer los escritos a ellos dirigidos”* (Ibíd. p. 45). No obstante, pese a la inercia y la protección que el desarrollo de la ciencia normal brinda al paradigma dominante, o quizá como consecuencia de la misma, los paradigmas no son eternos, y, tras la acumulación de un volumen crítico de problemas irresolutos, son remplazados de golpe por otros nuevos, en lo que Kuhn denomina *“revoluciones científicas”*. Tal como apunta Máximo Sandín:

“... Para Kuhn, los criterios que definen una revolución científica son los siguientes: 1.- Una teoría consigue resolver la/s anomalías que ha generado la crisis en el anterior paradigma, lo cual conduce a uno nuevo, y 2.- Éste preserva gran parte de la capacidad de resolución de problemas concretos del viejo paradigma. Si ambos criterios se cumplen, se producirá un progreso como resultado de ‘saltos cuánticos’ de la ciencia, es decir, las diferencias serán cualitativas, no cuantitativas...” (Sandín 1997).

O en palabras del propio Kuhn:

“...las revoluciones científicas se consideran aquí como aquellos episodios de desarrollo no acumulativo en que un antiguo paradigma es reemplazado, completamente o en parte, por otro nuevo e incompatible [...] una vez que ha alcanzado el status de paradigma, una teoría científica se declara inválida sólo cuando se dispone de un candidato alternativo para que ocupe su lugar. Ningún proceso descubierto hasta ahora por el estudio histórico del desarrollo científico se parece en nada al estereotipo metodológico de la demostración de falsedad, por medio de la comparación directa con la naturaleza...” (Kuhn 1971. p. 173, 128).

El cambio de paradigma no es simplemente un cambio en las teorías predominantes, ya que, según Kuhn:

“... Al aprender un paradigma, el científico adquiere al mismo tiempo teoría, métodos y normas, casi siempre en una mezcla inseparable. Por consiguiente, cuando cambian los paradigmas, hay normalmente transformaciones importantes de los criterios que determinan la legitimidad tanto de los problemas como de las soluciones propuestas [...] [por lo tanto] los cambios de paradigmas hacen que los científicos vean el mundo de investigación, que les es propio, de manera diferente. En la medida en que su único acceso para ese mundo se lleva a cabo a través de lo que ven y hacen, podemos desear decir que, después de una revolución, los científicos responden a un mundo diferente...” (Ibíd.).

Además, el cambio de paradigma conlleva un cambio en la enseñanza de la ciencia a la que se refiere, que tiende a ajustar la historia en virtud del paradigma:

“... No es extraño que tanto los libros de texto como la tradición histórica que implican, tengan que volver a escribirse inmediatamente después de cada revolución científica. Y no es extraño que, al volver a escribirse, la ciencia aparezca, una vez más, en gran parte como acumulativa...” (Ibíd. p. 214).

En lo que respecta a la emergencia del nuevo paradigma, Kuhn encuentra algunas características interesantes. Además de responder a las cuestiones críticas del paradigma anterior sin perder capacidad explicativa para el conjunto total de los fenómenos descritos:

“... En el desarrollo de una ciencia natural, cuando un individuo o grupo produce, por primera vez, una síntesis capaz de atraer a la mayoría de los profesionales de la generación siguiente, las escuelas más antiguas desaparecen gradualmente. Su desaparición se debe, en parte a la conversión de sus miembros al nuevo paradigma. Pero hay siempre hombres que se aferran a alguna de las viejas opiniones y, simplemente, se les excluye de la profesión que, a partir de entonces, pasa por alto sus trabajos. El nuevo paradigma implica una definición nueva y más rígida del campo. Quienes no deseen o no sean capaces de ajustar su trabajo a ella deberán continuar en aislamiento o unirse a algún otro grupo...” (Ibíd. p. 45).

Finalmente, no deja de ser paradójico que la desaparición del paradigma dominante sea causada, habitualmente, por el triunfo de una de las escuelas anteriores al paradigma, que *“a causa de sus propias creencias y preconcepciones características, hace hincapié sólo en alguna parte especial del conjunto demasiado grande e incoado de informes”* (Ibíd. p. 44). Aunque, con frecuencia, bajo el amparo de nuevos descubrimientos y técnicas, ya que *“la tecnología ha desempeñado frecuentemente un papel vital en el surgimiento de nuevas ciencias”* (Ibíd. p. 42).

Volviendo a la biología evolutiva, se plantea que la síntesis moderna encaja a la perfección en el esquema desarrollado por Kuhn, aun cuando éste no la consideró en su obra como un ejemplo explícito. La síntesis moderna surgió en un periodo de conmoción teórica en la biología a raíz del *“redescubrimiento”* (Olarieta 2009) de las *“leyes de Mendel”* (Marks 2008) y del nacimiento de la genética clásica. Al incorporar la genética de poblaciones al darwinismo, la síntesis solventó, al menos en teoría, los problemas de la herencia y la adaptación, recurriendo a una escuela anterior al paradigma que se concentra en una parte restringida del problema e ignorando el resto. La nueva teoría utilizaba nuevos desarrollos matemáticos, es decir, nuevas técnicas que parecían ser capaces de unificar los conceptos en una base formal. Sin embargo, el auge del nuevo paradigma suponía también la decadencia de los paradigmas preexistentes y de sus defensores, que, debido a la historia del evolucionismo, se repartían entre varias escuelas de pensamiento. No obstante, neolamarckismo y mutacionismo, así como el más residual ortogenetismo, compartían una asunción común: la negación de la selección natural como explicación central a la evolución. En este sentido, pese a sus discrepancias, estas corrientes pueden considerarse como un paradigma no unificado confrontado al darwinismo que, tras imperar durante décadas, fue perdiendo fuerza hasta llegar a un punto residual. Además, con el auge de la metodología del nuevo paradigma, la síntesis, buena parte de los enfoques clásicos de la embriología o la fisiología, por ejemplo, fueron dados de lado.

Durante las siguientes décadas, y hasta la actualidad, la biología evolutiva ha centrado sus esfuerzos en ampliar las evidencias en favor del neodarwinismo y en resolver los problemas dentro del paradigma dominante. Los libros de texto se han escrito resaltando las figuras de Darwin, Haeckel y Mendel, y ensombreciendo (cuando no difamando) la figura de otros protagonistas por derecho de la historia del evolucionismo, educando a las siguientes generaciones de biólogos en los cánones del darwinismo como si éste fuese la culminación de un largo proceso acumulativo e ininterrumpido de conocimientos, sin contradicciones históricas y lejos de cualquier cuestionamiento posible (Gould 2004, Løvtrup 1987). Por tanto, según parece, la síntesis moderna habría seguido el esquema de las revoluciones científicas de Kuhn en su nacimiento, instalación y desarrollo. Por supuesto,

este proceso no sería ajeno a los contextos histórico, sociopolítico y económico, dado que estos habrían favorecido la emergencia y la predominancia de este paradigma en concreto al posibilitar su desarrollo y potenciar su imposición académica. Pero el paradigma neodarwinista no sólo cumple el esquema de Kuhn en sus inicios y su instalación inmediata, sino que podría encontrarse en el siguiente paso del esquema.

Durante las últimas décadas, la síntesis moderna ha ido acumulando un importante conjunto de vacíos teóricos y de insatisfacciones, de excepciones y de evidencias de incompletitud, que se han disparado en tiempos recientes a raíz del desarrollo de nuevas tecnologías bajo una filosofía de estudio no incorporada al paradigma dominante, que se agrupan dentro de la biología de sistemas. Para empezar, un buen número de evidencias sugieren que el principal mecanismo de cambio defendido por la síntesis, la mutación puntual y azarosa bajo selección, sería incapaz de explicar la evolución general de los seres vivos. No se hace referencia sólo al ingente número de publicaciones en favor de otros fenómenos como, por ejemplo, la simbiosis (Sapp 2010, Moran 2007, entre otros), la HGT (Boucher 2003, Schackk et al. 2010, Dagan et al. 2008, entre otros) o la adquisición de secuencias de origen viral (Sandín 1997, Villarreal y Witzany 2010, Roossinck 2011, entre otros) como mecanismos fundamentales del cambio evolutivo, ni tampoco a la enorme complejidad de los sistemas de información biológica bajo el bucle organismo-ambiente, que vuelven en gran medida impracticables las asunciones de síntesis y la genética de poblaciones.

Además de todo esto, existen importantes indicios de que, incluso dentro de los estrechos márgenes de la síntesis, los datos no se ajustan a la teoría o, peor aún, se ajustan porque han sido sucesivamente ajustados a la misma. Por ejemplo, se considera que existen problemas de base en la asunción fundamental de que la selección conduce a fijación de los alelos dentro de las poblaciones naturales y experimentales, la cual es quizá la única (y vaga) predicción científica que ofrece la síntesis. Según un estudio a largo plazo realizado por Burke y colaboradores, la selección artificial estricta sobre 600 generaciones de moscas de la fruta (*D. melanogaster*), en favor de ciclos vitales más largos, no fue capaz de fijar ni un solo alelo putativo en la población tras años de experimentación. Los autores concluyen que *“at least for life history characters such as development time, unconditionally advantageous alleles rarely arise, are associated with small net fitness gains or cannot fix because selection coefficients change over time”* (Burke et al 2010), lo que supone una confrontación directa con las asunciones de la síntesis que los autores parecen (o prefieren) ignorar. En cualquier caso, lo cierto es que los resultados de este estudio experimental coinciden con las observaciones de campo, ya que, según Marcel Blanc, *“el elevado polimorfismo descubierto en las poblaciones naturales ha perturbado, pues, seriamente los*

modelos clásicos de la genética de poblaciones y atenuado considerablemente la noción de la <supervivencia de los más aptos>” (Blanc 1982).

Otra de las premisas de la síntesis que ha sido rebatida es la linealidad de la expresión de los caracteres, una condición esencial para que se pueda dar una selección eficiente. A lo largo del texto se ha argumentado como las redes complejas y los diferentes niveles de regulación y expresión vuelven impracticable el reduccionismo genético de la síntesis. La expresión de la información genética es dependiente del contexto genómico y ambiental, y, salvo en los elementos marginales de las redes, no se pueden establecer conclusiones deterministas, ni mucho menos adjudicar valores de eficacia. No deja de ser sorprendente que estas conclusiones pasen desapercibidas cuando existen estudios que lo ratifican incluso al nivel más elemental, el nucleotídico. Según informan Gerke y colaboradores, en organismos relativamente sencillos como las bacterias, es imposible predecir la expresión determinista de aquellos alelos con QTN (“*quantitative trait nucleotides*”). Como explican los propios autores del estudio:

“... the phenotypic impact of a set of QTN alleles cannot be predicted from genotype alone. Our results instead demonstrate that the effects of QTN and their interactions are inextricably linked both to genetic background and to environmental variation [...] QTN effects cannot be understood without taking into account contextual factors such as the environment’s influence on cell physiology... ” (Gerke et al. 2010).

Por lo tanto, se entiende que si la expresión de los caracteres depende del contexto global a todos los niveles dentro del bucle organismo-ambiente, no es posible mantener una causalidad lineal entre genotipo y fenotipo, como tampoco lo es fijar alelos mediante la selección activa de fenotipos. Quizá sea aún más destacable el hecho de que al menos parte de la metodología de estudio aplicada durante décadas, en función de la predisposición teórica, podría errónea. De hecho, según indican varias publicaciones (Hurst 2009, Berglung et al. 2009, Ratnakumar et al. 2010), buena parte de las regiones genéticas bajo cambio acelerado que sistemáticamente han sido consideradas bajo “*selección positiva*”, reforzando la asunción que dicha aceleración se debe a la selección de nuevos caracteres adaptativos codificados por dichas regiones, en realidad serían consecuentes a fenómenos moleculares espontáneos de reparación de bases, que nada tienen que ver con la selección ni la eficiencia. Tal como lo resume Laurence Hurst:

“... In principle, genes thought to be hotspots for positive selection can be

discovered by genome scans that pinpoint especially fast evolutionary change in DNA sequences. Work by Berglund et al. and Galtier et al., however, undermines the assumed connection between fast evolution and pervasive positive selection. Instead, it seems that hotspots have probably accelerated evolution by means of a biased DNA repair process, not because the changes were good for us. Indeed, many changes are probably detrimental...” (Hurst 2009).

Lo que implica que gran parte de las interpretaciones sobre la evolución genética de las últimas décadas, que tiende a realzar siempre que puede el papel de la selección, pueden ser equivocadas desde su misma base analítica. De forma similar, la metodología de la genética de poblaciones ha sido también puesta en evidencia, de nuevo, desde la base aplicativa y no sólo desde los fundamentos teóricos. Concretamente, Francisco Bosco y colaboradores han demostrado que, desde un punto de vista matemático, el *equilibrio Hardy-Weinberg* (HW) sería inadecuado para los estudios de cambio poblacional. El HW, que es uno de los conceptos más básicos y clásicos de la genética de poblaciones, se sostiene en las siguientes premisas:

“... If a genetic population in such that (1) organisms are diploid, (2) reproduction is sexual, (3) generations do not overlap, (4) matings are random, (5) the size of the population is significantly large, (6) allele frequencies are equal in sexes and (7) there is not migration, mutation or selection, then the genotype frequencies in the population are given by weighted products of allele frequencies. In the case of the one locus two allele system the allele frequencies ($\{A,a\} = \{p,q\}$) give directly the genotype frequencies ($\{AA,aa,Aa\} = \{p^2,q^2,2pq\}$) [...] for a population satisfying the HW conditions the allele frequencies are constant in time [...] [y] assuming that selection 'forces' are not acting on the population, the system would be free of external forces and would be in a 'genetic state' for which allele frequencies are constant in time...” (Bosco et al. 2012).

El HW ha sido históricamente usado, y aún se usa con frecuencia, como hipótesis nula para los estudios de genética de poblaciones. Sin embargo, según demuestran Bosco y colaboradores, cuando se simulan estas condiciones y se deja que el modelo avance en el tiempo, el HW tiende matemáticamente a la evolución neutra de las frecuencias genéticas, en una situación de equilibrio estadístico global del sistema pero fluctuante a nivel local, es decir, no se comporta de forma invariante en el tiempo y, por tanto, no es válida como una hipótesis nula estática. Esto implica que los numerosos estudios que han usado test estadísticos con el HW como frecuencias fijas esperadas pueden ser erróneos, y, si

se tienen en cuenta otras desviaciones iniciales, es posible que hayan llegado a falsos positivos y negativos (Bosco et al. 2012). Por lo tanto, aun sin entrar en la dudosa validez de las premisas del HW y la aserción de que la desviación sobre las frecuencias del mismo se debe a la acción de la selección natural, se plantea que su uso estadístico sería inválido y los resultados obtenidos cuestionables.

Sorprendentemente, ni siquiera los clásicos casos “*de libro*” parecen salvarse de estos ajustes subjetivos, añadiendo una sombra de duda sobre si la interpretación a lo largo de décadas de investigación ha sido desvirtuada (y en qué medida) en favor del paradigma dominante. Porque, según indica Jonathan Wells, incluso el clásico experimento del melanismo industrial en las polillas del abedul (*Biston betularia*), que todavía hoy se expone en los manuales como la prueba paradigmática de la selección natural, sería esencialmente erróneo, estaría mal diseñado y no se ajustaría a las frecuencias ni a la distribución biogeográfica esperada. De hecho, ni siquiera respetaría las condiciones naturales de la especie, al fijar artificialmente sobre los troncos a unos animales que habitualmente reposan en la copa de los árboles (Wells 1999). Tal como concluye el autor:

“... *Yet this classical story of evolution by natural selection, as it continues to be retold in many textbooks, is seriously flawed. In particular, the illustrations which typically accompany the story [...] mislead students by portraying peppered moths on tree trunks where they do not normally rest. Unknown to Kettlewell, his experiments had less to do with natural selection than with unnatural selection, and the true causes of industrial melanism in peppered moths remain largely unknown...*” (Wells 1999).

Tras esta conclusión, no deja de ser sorprendente que el caso del melanismo industrial, y la variación en las frecuencias fenotípicas de las polillas, haya sido, y aun es, sistemáticamente tomado como una prueba de la selección natural, aun cuando estudios relacionados sugieren que dicho melanismo podría haber ser inducido en los insectos por factores ambientales (Ibíd.). Del mismo modo, la evolución del cuello de la jirafa, otro de los grandes clásicos, tampoco se salva de un duro análisis crítico. De hecho los datos paleontológicos y anatómicos no armonizan en ningún sentido con la narrativa darwinista de una evolución gradual guiada por selección, una conclusión que incluso un neodarwinista como Richard Dawkins se ve forzado a aceptar (Lönnig 2010). Tal como expone Stephen Jay Gould:

“... *No data from giraffes then [in Darwin’s time] existed to support one*

theory of causes over another, and none exist now [...] ancestral species are relatively short necked, and the spotty evidence gives no insight into how the long-necked modern species arose [...] The standard story, in fact, is both fatuous and unsupported..." (Citado en Ibíd.).

Por lo tanto, parece que, incluso en los ejemplos más claros, usados hasta con fines didácticos, el paradigma darwinista habría tendido a un sesgo y un ajuste de los datos, que tiende a mezclar la evidencia de los fenómenos con la justificación causal de la teoría propuesta.

Otras anomalías se pueden encontrar, ya no al nivel de la mecánica de cambio, sino de los patrones de cambio macroevolutivo y de distribución macroecológica. Sin salirse de una de las críticas más clásicas y mejor fundamentadas de la historia del darwinismo, a día de hoy los patrones de cambio del registro fósil siguen sin coincidir con el gradualismo universal predicho por la síntesis moderna (Kidwell y Holland 2002). Como se expuso anteriormente y se tratará más en detalle en el quinto capítulo, el patrón discontinuo del equilibrio puntuado descrito por Gould y Eldredge, definido por prolongados periodos de estasis morfológica alternados por un remplazo abrupto y puntual, es admitido por buena parte del colectivo científico y ha sido ratificado en numerosas líneas filogenéticas con un registro suficientemente representativo (profusamente argumentado en Gould 2004 p. 781-903). Y si esto es así, el patrón discontinuo del registro sería esencialmente universal, es decir, existirían saltos paleontológicos a todos los niveles taxonómicos. Además, según indican algunos estudios, hay evidencias de que este fenómeno puede ser aún más marcado, con vacíos adicionales en las filogenias de algunos grupos. Al menos esto es lo que podría estar sucediendo con los fósiles ubicados en el inicio de los cordados, donde los procesos tafonómicos y la preconcepción del marco teórico tienden a construir falsos estados intermedios adicionales sobre restos parcialmente degradados, enmascarando la magnitud real de los saltos morfológicos (Sansom et al. 2010). Lo cual, de ser un artefacto habitual en el estudio de los restos de tejidos blandos, estaría suavizando el carácter abrupto de las principales transiciones filogenéticas.

En cualquier caso, no cabe duda que existen grandes lagunas en lo que se refiere, por lo menos, a las explosiones de biodiversidad del Cámbrico (Sandín 1995, Sentís 2005, Valentine 2005, Jeremiin et al. 2005, entre otros), del Ordovícico (Kerr 2007, Droser y Finnegan 2003, Schmitz et al. 2008) y del Devónico (Carrión y Cabezudo 2003, Carrión 2003), que difícilmente pueden ser abarcadas dentro de la síntesis moderna y de sus pretensiones microevolutivas. Por otra parte, existen evidencias que sugieren la existencia y la consistencia de mecanismos de cambio abrupto que, por un lado, podrían dar una

explicación alternativa y coherente a los saltos del registro, y, por otro, contradicen las premisas de la síntesis sobre la magnitud de cambio de las mutaciones. Las monstruosidades de Saint-Hilaire y Von Baer, de Mivart y de Bateson, los monstruos esperanzados de Goldschmidt, siguen siendo una realidad plausible y una objeción insalvable para el gradualismo darwinista. Aun cuando estos saltos morfológicos fuesen infrecuentes, como considera Günter Theißen, quien toma la asunción de una fenomenología puramente fortuita:

“... saltational changes are not more bizarre scenarios of evolutionary change than whole genome duplications, endosymbiosis or impacts of meteorites. In conclusion I argue that the complete dismissal of saltational evolution is a major historical error of evolutionary biology tracing back to Darwin that needs to be rectified...” (Theißen 2009).

Los saltos morfológicos no sólo se plantean como una necesidad para explicar el origen de novedades profundas, como son el origen de la estructura floral angiosperma, la mandíbula de los vertebrados o el plan corporal de los quelonios (Theißen 2009, Rieppel 2001), e incluso el bipedalismo (Filler 2007, entre otros) y la cognición humana (Lanyon 2010); sino que su ratificación es posible al rastrear los mecanismos moleculares implicados en dichos saltos. Como es bien conocido, la duplicación de secuencias homeóticas produce profundas alteraciones fenotípicas de carácter saltativo, y las modificaciones sobre estas secuencias parecen estar detrás de innovaciones clave de los planes corporales de plantas y animales, según indica la confluencia de datos moleculares y filogenéticos (Wagner et al. 2003, Ronshaugen 2002, Theißen 2009, entre otros). Y no sólo las secuencias homeóticas. Según indican Davidson y Erwin:

“... Macroevolutionary theories have largely invoked multilevel selection, among species and among clades. But neither class of explanation provides an explanation of evolution in terms of mechanistic changes in the genetic regulatory program for development of the body plan, where it must lie...” (Davidson y Erwin 2006).

Ante esta situación, los autores anteriores responden con un interesante modelo de cambio macroevolutivo que, en esencia, sugiere que en los fenómenos evolutivos se producen alteraciones fenotípicas con varios grados de magnitud, y que dicha magnitud está en fun-

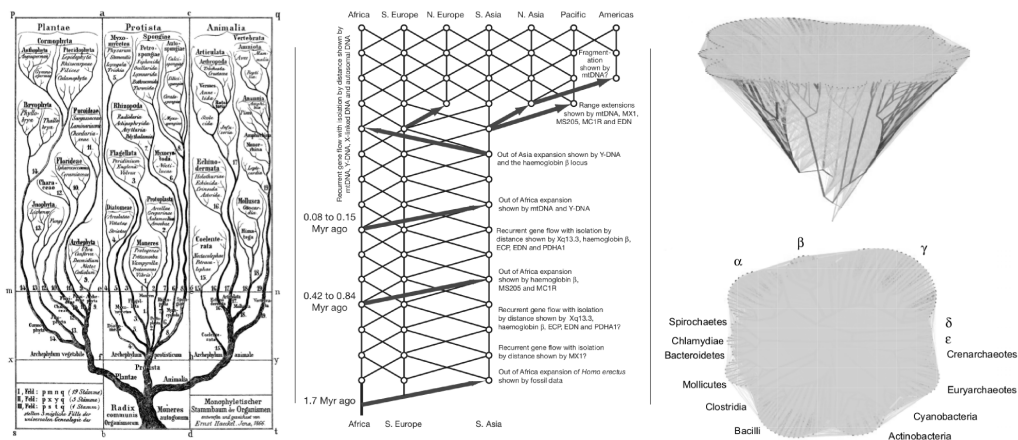
ción del nivel de jerarquía funcional dentro de las GRN del desarrollo que se ve afectado con la mutación. De hecho, según resumen ellos mismos:

“... We propose that architectural changes in animal body plans have been produced over the past 600 million years by changes in GRNs of at least three general classes, with extremely different developmental consequences and rates of occurrence. This challenges the generally time-homogeneous view of most evolutionary biologists [...] the different levels of change that have occurred in evolution are imperfectly reflected at different levels of Linnean classification, and we think that these inhomogeneous events have been caused by architectural alterations in different locations in the underlying GRNs...” (Ibíd.)

Otros fenómenos, como las duplicaciones completas de genoma, la poliploidía y las reordenaciones cromosómicas pueden llevar a la aparición abrupta de fenotipos y genotipos (Sandín 2002, Filler 2007, Lönnig y Saedler 2002, Rieseberg y Willis 2007, Sémon y Wolfe 2007), y, finalmente, a la formación de nuevas especies (Blanc 1984). Por otro lado, el cambio abrupto es característico de los abundantes fenómenos de adquisición de información biológica, como la simbiosis, la HGT y la integración de virus, los cuales han sido contemplados por la síntesis moderna como molestas excepciones a sus premisas. Tal como expone Jan Sapp:

“... Symbiosis has long been associated with saltational evolutionary change in contradistinction to gradual Darwinian evolution based on gene mutations and recombination between individuals of a species, as well as with super-organismal views of the individual in contrast to the classical one-genome: one organism conception. Though they have often been dismissed, and overshadowed by Darwinian theory, suggestions that symbiosis and lateral gene transfer are fundamental mechanisms of evolutionary innovation are borne out today by molecular phylogenetic research. It is time to treat these processes as central principles of evolution...” (Sapp 2010).

Además de su carácter eminentemente saltativo e innovador, los mecanismos de integración se caracterizan por facilitar un patrón filogenético reticulado, que una vez complementado con los fenómenos de hibridación, produce una iconografía diametralmente opuesta a la de las filogenias arborescentes prescritas por el paradigma darwinista (Raoult 2010).



- **Figura 4.1:** Iconografías filogenéticas. Izquierda: árbol evolutivo clásico, realizado por Ernst Haeckel en 1866, en el que se muestra la genealogía de los principales taxones animales (Ragan 2009). Centro: esquema de la evolución humana, según la propuesta de Templeton, en el que se muestran líneas de reticulación recurrentes (en función de marcadores moleculares) asociadas a grandes episodios de migración (Templeton 2002). Derecha: filogenia molecular de los grupos procariotas, en la que los extremadamente abundantes eventos de transferencia horizontal dan lugar a una figura que puede ser descrita como una densa (casi opaca) red cónica (Dagan et al. 2008).

La figura del árbol de la vida, a imagen y semejanza de los árboles utilizados en las heráldicas de los nobles europeos desde el renacimiento, ha sido utilizada para representar las relaciones entre organismos, filogenéticas o ideales, desde la segunda mitad del siglo XVIII, junto a otros esquemas de carácter reticulado (Archivald 2008). Por lo tanto, aunque es totalmente falso que Darwin realizase el primer árbol filogenético, garabateado en sus cuadernos, lo cierto es que el darwinismo, como el resto de las corrientes, tomó la figura del árbol como una representación válida y en coherencia con sus tesis centrales. En esencia, lo que representan estos árboles, con independencia de que sean familiares o evolutivos, son las relaciones de herencia vertical, partiendo de la base de que cada individuo es un nodo único en sus características (ya sea una especie o el abuelo Erasmus) y que no existe introgresión entre nodos distantes. Sin embargo, esta no es la situación que parece haber configurado la filogenia de la vida. Según apuntan los datos disponibles en la actualidad, la iconografía del árbol de la vida es errónea, dado que relaciones evolutivas, a todos los niveles, incluyen abundantes eventos de herencia horizontal e introgresión, y, de ser equiparable a algo, la figura más cercana sería la del rizoma (Raoult 2010) o la de un tapiz cónico (Dagan et al. 2008) (ver figura 4.1). Esta silueta reticulada ha sido producida por fenómenos que están fuera de los mecanismos básicos de la síntesis, como son la transferencia horizontal, la simbiosis, la integración de partículas víricas y la hibridación. Como se ha ido argumentando, y en contra de las asunciones generales

del neodarwinismo, estos fenómenos han sido evolutivamente frecuentes y representativos desde los procariotas (Dagan et al. 2008, Boucher et al. 2003, Xiong y Bauer 2003, Villarreal y Witzany 2010, Frost et al. 2005) hasta los primates (Arnold 2009, Arnold y Meyer 2006, Greenwood et al. 2005, Novick et al. 2010, Templeton 2002, Wolpoff y Arbor 2011), pasando por las plantas (Carrión 2003, Carrión y Cabezudo 2003, Baack y Rieseberg 2007, Emiliani et al. 2009, Roossink 2011) y los insectos (Heddi et al. 1999, Back y Rieseberg 2007, Moran 2007, Xu y Gordon 2003). Por lo tanto, la reticulación filogenética no sería la excepción sino la norma, y, siendo esto así, de nuevo el paradigma neodarwinista se encontraría ante una anomalía que se sale de sus límites explicativos, recurriendo a la minimización del problema y la construcción de narrativas poco satisfactorias que no integran el fenómeno de base.

Finalmente, en las últimas décadas también se han acumulado evidencias de fenómenos que, no sólo se salen de la mecánica y la dinámica descrita por la síntesis, sino que confrontan de forma directa con la asunción de que la selección natural ¹ es la pieza fundamental en la evolución de los seres vivos. De hecho, el núcleo darwinista se basa en la individualidad, la fidelidad de copia y la competencia como pilares teóricos y filosóficos. Cualquier tipo de evidencia en contra de estos axiomas tendrá como consecuencia un golpe de gracia en la capacidad explicativa, no de la síntesis, sino del paradigma darwinista en su misma base. Así, el cambio colectivo, las novedades no adaptativas, la relajación del umbral de competencia, el acotamiento de la variación y la facultad de respuesta activa de los organismos a las imposiciones del ambiente, son condiciones que generan un escenario incompatible con la dinámica de cambio darwinista. Y, según indican los datos disponibles, estas condiciones no son particularmente excepcionales.

Los estudios sobre redes ecológicas, en primer lugar, indican que la competencia ecológica no es ubicua ni homogéneamente elevada y que, al menos en algunos ecosistemas, la propia estructura de las redes tróficas evita la competencia hasta el punto de exclusión competitiva (Brose 2008). Y segundo, estas redes describen profusas y complejas relaciones interespecíficas que son flexibles y varían en el tiempo (Petanidou et al. 2008, Van Veen et al. 2008, Thompson 2006, Bascompte 2009), hasta el punto de atentar contra la base de la coevolución específica (Petanidou et al. 2008, Bascompte 2009), por lo que parece imposible mantener simples valoraciones categóricas (si no económicas) sobre las interacciones “*uno a uno*” de los componentes sin tener en cuenta la retroalimentación general de los sistemas estudiados.

¹asumiendo aquí la validez del término para designar lo que se considera el núcleo del pensamiento darwiniano, es decir, los procesos de remplazo secuencial de la media poblacional por la reproducción diferencial de los individuos en base a novedades individuales, mediada por la competencia ecológica.

Por otra parte, según sugieren De Aguiar y colaboradores, la distribución ecológica de, al menos, un buen número de especies tanto animales como vegetales se ajustaría a un patrón neutralista, tal como describe un modelo en el que las especies surgen de forma similar a las mutaciones en una población asexual sin selección, en ausencia de barreras físicas específicas (De Aguiar et al. 2009), en regímenes no selectivos de “*deriva ecológica*” (Hu et al. 2006). Esto no deja de ser una ampliación ecológica, no necesariamente acoplada, del *neutralismo molecular* de Kimura (Ohta 2003, Hu et al. 2006), que establece que una gran parte de las mutaciones puntuales no tienen efectos fenotípicos que alteren la capacidad de supervivencia ni de reproducción de los individuos. Además de la neutralidad de las mutaciones, otros fenómenos acotan el espectro de variación potencial sobre el que, en teoría, debe actuar la selección para desviar la media poblacional y homogeneizar los fenotipos.

Como se ha expuesto anteriormente, los tamponadores mutacionales, la modularidad y la degeneración de las redes celulares, los mecanismos de reparación del material genético, etc., proveen de robustez a los sistemas biológicos, y tienden a canalizar los fenotipos hacia un número limitado de estados estables (Gilbert y Epel 2009) que acotan y concentran la variabilidad mientras limitan las capacidades explicativas de la selección. Lo cual no deja de ser una confirmación molecular de las observaciones de Waddington sobre la canalización embriológica (Waddington 1975) y las constricciones del desarrollo de Goldschmidt (1940), que Gould (2004) y Pére Alberch (1980) ya habían reivindicado en décadas pasadas y que diversos autores han reivindicado con posterioridad (Koonin y Wolf 2010, Futuyma 2010).

En el otro extremo, se encontrarían los fenómenos de orden espontáneo y de cambio colectivo que, del mismo modo, ponen en tela de juicio el papel asignado a la selección en la evolución de caracteres clave y en la configuración de la biodiversidad. Al existir patrones de cambio reiterado dentro de la población, disminuye el grado de heterogeneidad y la selección no solo se vuelve innecesaria, sino imposible. Esta es una situación que se puede dar cuando los cambios son consecuencia de agentes causales, no azarosos, que afectan sincrónicamente a varios individuos y al menos una parte de la población experimenta las mismas respuestas y adquiere nuevos caracteres de forma colectiva. Esto, de hecho, es lo que ocurriría con la adquisición de paquetes de información exógena a través de los mecanismos de HGT, de transfección e integración de virus y TE, donde las secuencias adquiridas son el propio detonante con dimensión poblacional. Tras haber sido un tema recurrente a lo largo del texto, no parece ser necesario insistir en la preponderancia de estos fenómenos en la evolución de la vida y en el desarrollo particular de los distintos *fila* (Fedoroff 2012, Schaack et al. 2010, Hunter 2010, Roossinck 2011, Dagan et al. 2008,

Boucher et al. 2003, Vetsigian et al. 2006, Sandín 1995, Novick et al. 2010, Villarreal y Witzany 2010, Frost et al. 2005). Además, los cambios de fase bacterianos (Van der Woude 2006, 2008), la aparición de propiedades emergentes (Davidson 2010, Pulselli et al. 2009) y la herencia infectiva de proteínas tipo prión (Halfman y Lindquist 2010, Tyedmers et al. 2008, Halfman et al. 2012) serían también mediadores de patrones de cambio colectivo. Finalmente, los organismos pueden experimentar cambios fisiológicos, genéticos y epigenéticos en respuesta a las condiciones del medio, tal como se expuso en el tercer capítulo. Dichas respuestas, ya sean mediadas por marcas sobre la cromatina (Jablonka y Lamb 2008, Jablonka y Raz 2009, Turner 2009, Feil 2006, Gilbert y Epel 2009), efectos maternos (Jablónka y Lamb 2005, Badyaev y Oh 2008, Ho y Burggren 2010, Bonduriansky y Day 2009) o modificaciones del DNA a través de hipermutación localizada (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009, Galhardo et al. 2007) y transposición de TE (Shapiro 2010-2011, Slotkin y Martienssen 2007, Lönnig y Saedler 2002, Bushman 2003, Sandmeyer 1998), no pueden considerarse dentro de los criterios de variación defendidos y requeridos por el darwinismo.

Considerados en conjunto, todos estos mecanismos de cambio no son estrictamente azarosos, isotrópicos en el sentido de Gould, ya que presentan varios grados de especificidad que los hacen potencialmente reiterativos y, sobre todo, su aparición se concentra en momentos puntuales como respuesta a un estímulo. No serían, por lo tanto, parte de una variación continua, copiosa, de poca magnitud y no dirigida. Serían justo lo contrario: mecanismos de corte lamarckiano (Sandín 1995, Koonin 2009, Gisis y Jablonka 2011) y, como tal, no pueden ser incorporados sin reflexión a los planteamientos darwinistas.

En resumen, en vista a estos vacíos y anomalías desamparadas por el paradigma darwinista actual, se considera que la biología se encuentra en el umbral de una nueva revolución científica. La acumulación de evidencias fuera del paradigma dominante, de problemas inabarcables desde dentro del mismo, y la adhesión a nuevas técnicas y filosofías analíticas, convertirían a la síntesis en una teoría en crisis. Sin embargo, a diferencia de otras crisis científicas, a estas insatisfacciones, producto del avance científico, se unirían las críticas clásicas arrastradas por el darwinismo a lo largo de su historia, y que han sido expuestas en el apartado primero de este capítulo. Teniendo en cuenta que algunas de estas críticas son de carácter epistemológico y, por tanto, insalvables, parece necesario revocar definitivamente el darwinismo como una explicación válida para la evolución orgánica y como el eje adecuado para un nuevo paradigma. La biología necesita un nuevo enfoque metodológico pero, sobre todo, un nuevo marco teórico.

4.5. Los mensajeros y el genoma RW: Nuevas teorías y modelos

No en vano, en vista a problemas y anomalías cada vez más evidentes, varios autores han venido planteando modelos alternativos, nuevas perspectivas y ampliaciones al paradigma neodarwinista a lo largo de la última década. Ya sea desde el ámbito de la epigenética (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009, Gissis y Jablonka 2011), de la virología (Villarreal y Witzany 2010, Roossinck 2011, Hunter 2010), de la complejidad (Bees et al. 2008, Kauffman 2003, Capra 2009, Maturana y Mpdozis 1992, Goodwin 1998), de la biología celular (Sagan y Margulis 2003, Margulis et al. 2000, Gilbert et al. 2010), de la biología del desarrollo (Gilbert y Epel 2009, Laland et al. 2008, Davidson y Erwin 2006), de la microbiología (Jacob et al. 2004, Shapiro 2007, Cohan 2002, Alegado et al. 2012) y, especialmente, de la genética de los elementos móviles (Oliver y Greene 2011, Shapiro 2005-2011, Zeh et al. 2009, Frost et al. 2005, Kazazian 2004, Lönnig y Saedler 2002), numerosas revisiones y propuestas reclaman un papel fundamental en la biología evolutiva. Sin embargo, en vez de considerarse como conjunto, éstas se añaden de forma particular, sistemática e irreflexiva, al armazón de la síntesis moderna. Más que plantear un verdadero marco teórico alternativo, lo que hacen es introducir una plétora de excepciones y ampliaciones que difuminan los límites de la síntesis hasta un punto tan vago, tan confuso e inconsistente, como insostenible a largo plazo. Esto, por supuesto, no quita validez ni importancia a los planteamientos particulares de dichos autores, pero desdibuja el marco teórico y lo convierte en una amalgama inconexa de excepciones, paradójicamente fundamentales, que se anidan sobre unas premisas inoperantes. Por lo tanto, la aceptación de estas propuestas parciales, no integradas, que empiezan a abundar en la literatura, sería fundamental pero insuficiente, dado que, tanto por la falta de cohesión entre las mismas y sus carencias particulares en el plano general, como por su (a veces forzada) adhesión irreflexiva al darwinismo y al axioma de la selección natural, estas no son capaces de ofrecer un marco teórico general y alternativo que resuelva las carencias y los problemas de base de la síntesis.

En contraste, quizá uno de los planteamientos más interesantes de los últimos años, tanto por su criticismo puro como por la creciente consistencia de sus planteamientos durante la última década, sea el emitido por Máximo Sandín, bajo su *“teoría de evolución por integración de sistemas complejos”* (TISC). Máximo Sandín rechaza y critica abiertamente al darwinismo en su aspecto científico y en su nefasta influencia social, y propone una visión alternativa de la vida y de la evolución que, en contraste con la competencia radical de la síntesis, se basa en la integración de sistemas vivos.

La adquisición, la modificación y la compartición de la información contenida en, y a tra-

vés de, bacterias y virus –los sistemas biológicos más básicos– por parte de otros organismos y entre sí, serían los mecanismos detrás de las novedades evolutivas. La transferencia horizontal, la endosimbiosis y, muy especialmente, las dinámicas de los virus y secuencias afines (TE y ERV) son, para Sandín, los últimos responsables de los cambios de organización que se observan en el registro fósil, de carácter puntuado, que se producen con cierta periodicidad y a continuación de las extinciones en masa. Estas extinciones han sido asociadas por varios autores con momentos de profunda crisis ambiental, y Sandín considera que estas crisis no sólo constituyen un sesgo sobre la biodiversidad, sino también un detonante para la innovación. La desestabilización profunda del medio podría inducir la movilidad de TE y de ERV, así como potenciar la HGT, remodelando los genomas y los ecosistemas de manera rápida, a través de cambios en las especies de carácter saltacionista. Estos cambios, como consecuencia de las dinámicas de dichos mecanismos, no serían azarosos, sino fuertemente limitados y dirigidos, siendo los responsables de la aparición paralela de caracteres homólogos entre individuos de la misma especie, e incluso, entre especies distintas.

El cambio evolutivo, por lo tanto, es presentado por Sandín como un fenómeno no competitivo sino integrador, que está modulado por el ambiente y produce respuestas acotadas, que acontece sobre el conjunto poblacional en vez de sobre el individuo aislado, y que no es consecuente con un patrón gradual y de ritmo constante, sino puntuado y con tendencia a crecer en complejidad. Además, la adaptación, la especiación y la generación de verdaderas novedades o apomorfías (que él denomina transformación), son aspectos desacoplados, aunque relacionados, de la modificación de las especies en el tiempo. Como resumen, en palabras del propio Máximo Sandín:

“... Este modelo se podría sintetizar de esta forma: el origen y evolución de la vida sería un proceso de integración de sistemas complejos que se autoorganizarían en otros sistemas de nivel mayor. Las unidades básicas serían las bacterias que cuentan con todos los procesos y mecanismos fundamentales de la vida celular, cuyos componentes parecen haberse conservado con muy pocos cambios a lo largo del proceso evolutivo. Los virus, mediante su mecanismo de integración cromosómica, serían los que, bien individualmente, bien mediante combinaciones entre ellos, introducirían las nuevas secuencias responsables del control embrionario de la aparición de nuevos tejidos y órganos, así como de la regulación de su funcionamiento. [...] La capacidad de respuesta de bacterias y virus a estímulos ambientales, justificaría, los inevitablemente rápidos y amplios cambios que muestra el registro fósil obligados por la compleja interrelación de unos tejidos con otros y con el total del organismo. Y su carácter 'infectivo' haría posibles es-

tos cambios simultáneamente en un considerable número de individuos. Por otra parte, este carácter infectivo, podría estar implicado en las extinciones masivas y selectivas, muchas coincidentes con períodos de disturbios ambientales, las cuales serían parte del mecanismo del proceso evolutivo...” (Sandín 1997).

Aunque sin duda la visión de Sandín representa la teoría más completa a este respecto, otros autores han llegado, posteriormente, de forma paralela o en colaboración, a algunas de sus conclusiones, complementando sus planteamientos, ratificándolos o ampliándolos en cierta medida.

Especialmente en lo referente a los virus en la evolución, Luis P. Villarreal, por ejemplo, también ha insistido en que estos estarían detrás de los principales eventos evolutivos –como son el origen de las células y de la organización eucariota, la adquisición de las principales enzimas de la replicación y la gestión del DNA o infinidad de ejemplos particulares que van desde la identidad de grupo hasta la formación de órganos concretos– y serían esenciales para comprender las relaciones filogenéticas de los organismos (Villarreal 2009, Villarreal y Witzany 2010).

Otro punto de vista complementario es el aportado por James A. Shapiro en referencia al dinamismo de los genomas y su sensibilidad al ambiente. Para Shapiro, el genoma sería comparable a una memoria RW editable (“*read-write memory*”), un sistema de almacenaje de información que capaz de modificarse bajo ciertas circunstancias normales, como la diferenciación celular o la meiosis de algunas especies, y anormales en respuesta a una inestabilidad ambiental o celular. Las alteraciones del medio físico, pero también la desregulación del genoma bajo eventos de hibridación o duplicación completa, serían seguidas de fuertes modificaciones en la estructura de la información genética que pueden producir cambios en el fenotipo final de las especies. Lejos de ser una cuestión de mero azar, los genomas generarían en estas situaciones lo que Shapiro denomina “*respuestas rápidas de ingeniería genética natural*”, llevadas a cabo por TE y otros mecanismos moleculares, así como por la integración y transferencia de los “*cassettes*” de información que portan virus y plásmidos en bacterias (Shapiro 2010, 2011, 2005ab).

También Zeh y colaboradores han considerado recientemente la acción de los TE como un plausible mecanismo para explicar el patrón puntuado del registro fósil. De nuevo, estos autores plantean que la actividad de los TE, modulada por el ambiente, entraría en acción bajo condiciones estresantes, como estrés fisiológico producido por los cambios climáticos o por la colonización de nuevas áreas, y podría ser en gran medida responsable

de las alteraciones fenotípicas que se suceden de forma brusca en el registro fósil, siendo coherentes, según los propios autores, con la teoría del equilibrio puntuado y con el equilibrio fluctuante de Wright (Zeh et al. 2009). En la misma línea, Oliver y Greene proponen lo que denominan como “hipótesis de potenciación por TE” (“TE-thrust hypothesis”), que vendría a considerar, una vez más, la movilización de los TE bajo estrés ambiental como la causa fundamental de la reordenación de los genomas y de la innovación macroevolutiva (Oliver y Greene 2011). Como añadido, Oliver y Greene sugieren que sería posible la supervivencia y la fecundidad diferencial de los linajes, favoreciendo a aquellos cuyos genomas están enriquecidos con TE y, por lo tanto, poseen una mayor capacidad de evolución y radiación. Sin embargo, quizá la aportación más interesante de este trabajo sea la revisión clara y detallada de un buen número de ejemplos de TE, implicados en la ganancia de caracteres específicos de los primates y otros casos particularmente ilustrativos, como un argumento sólido en favor del papel de la potenciación evolutiva.

En resumen, estas propuestas constituyen interesantes teorías que vienen a considerar a los TE y los virus como agentes centrales de la evolución, como un nexo entre el organismo y el ambiente en momentos de inestabilidad. No obstante, estos autores, a diferencia de Sandín, no rechazan el darwinismo y siguen considerando que la acción de estos mecanismos está, en última instancia, sometida a la selección natural y a otros conceptos de la síntesis. Y en vista a lo expuesto, esta asociación resulta forzada e innecesaria. Desde otro punto de vista, y ahora sí en total sintonía con Sandín, Guillermo Agudelo y José Guillermo Alcalá (Sandín et al. 2003), amplían las propuestas de la TISC dentro del ámbito de la teoría de la complejidad, proponiendo que, bajo un régimen de equilibrios fluctuantes como el descrito por Sandín, la ganancia de grados de complejidad es una propiedad inherente al fenómeno evolutivo y es coherente con una dinámica de cambio crítico. De hecho, según los autores, la evolución es producto de la alternancia de dos tipos básicos de fluctuaciones:

“... [1] *Periodos de <equilibrio> con fluctuaciones no trascendentales que inducen cambios que no alteran las relaciones fundamentales que caracterizan la estructura, que para nosotros se manifiestan en los procesos adaptativos [...]*
[2] *Etapas críticas con fluctuaciones que exceden 'umbrales', definidos para cada situación particular y que producen disrupciones de las estructuras. En este caso, la disrupción de la estructura depende no sólo de la magnitud de la fluctuación sino también de sus propiedades intrínsecas, las cuales se designan como condiciones de estabilidad del sistema. Estabilidad e inestabilidad son propiedades estructurales del sistema, con base a las cuales se definen otras propiedades también estructurales, tales como vulnerabilidad, propiedad de una estructura que*

la torna inestable bajo la acción de perturbaciones, o resiliencia, capacidad de retornar a la condición original de equilibrio después de una perturbación. Para nosotros estos procesos pueden ser eventos críticos que incrementan la Complejidad [sic.] de ciertos sistemas...” (Sandín et al. 2003).

Este sería un enfoque extremadamente interesante, dado que se trata de un verdadero análisis transdisciplinar desde el marco teórico de la TISC, que constituye una verdadera alternativa a la síntesis moderna, y servirá (parcialmente) de precedente para las propuestas personales presentadas en el capítulo quinto.

Por tanto, la TISC de Sandín se conformaría como un marco teórico alternativo potente y real, que huye de los convencionalismos del paradigma darwinista y propone un nuevo eje basado en la integración, y no en la selección, de sistemas biológicos, en resonancia con las nociones del bucle organismo-ambiente (Heredia 2011). De hecho, según afirma Maurício Abdalla:

“... La propuesta de Sandín posee las condiciones necesarias para ser candidata a un nuevo paradigma. Está ampliamente amparada por datos científicos, explica una serie de cuestiones que son anomalías en el paradigma hegemónico y, al mismo tiempo, abre un nuevo campo de investigación para la biología. Sin embargo, para aceptarla, es preciso reconocer la completa incapacidad del darwinismo para explicar el fenómeno de la vida y sustituir su visión del mundo por otra, basada tanto en datos como en una concepción diferente de la naturaleza...” (Abdalla 2006).

Al considerar la filogenia reticular, el saltacionismo y el desacoplamiento entre macro y microevolución en sus bases y no como excepciones, la TISC resuelve buena parte de las anomalías generadas por el darwinismo. Pero, además, este nuevo marco teórico se basa en la integración de sistemas, y por tanto, desplazaría el enfoque de la biología hacia nuevos conceptos y herramientas que no han sido integradas coherentemente por la síntesis moderna.

Una vez exploradas las carencias del paradigma darwinista, y tras haber expuesto un marco teórico alternativo al que poder dirigirse, se considera que la biología evolutiva necesita una depuración categórica y un nuevo enfoque con el que integrar coherente-

mente las evidencias apartadas por la ortodoxia darwinista. Este enfoque sería el de la biología evolutiva de sistemas.

4.6. **Biología evolutiva de sistemas: una nueva síntesis para una nueva biología**

Quizá la revolución más importante de la biología en tiempos recientes sea la aparición y el acelerado desarrollo de nuevas tecnologías y metodologías de análisis bajo el paradigma sistémico, que recibe el nombre de biología de sistemas. Bajo esta etiqueta es posible englobar a las principales aplicaciones de la era genómica, incluyendo transcriptomas, mapas epigenéticos, proyectos ENCODE, etc. Pero también es posible encuadrar dentro de esta categoría otras aproximaciones como la ecología de redes, la metagenómica y la biocomputación. Sin embargo, la incorporación del paradigma sistémico a la biología evolutiva aún dista de ser completa y coherente. Si bien es cierto que algunos autores, como Kauffman (1991, 2003), Goodwin (1998) o Capra (2009), han dado importantes pasos al introducir conceptos sistémicos y nuevos enfoques en el estudio de la evolución, sus reclamos no rebasan el umbral del darwinismo. Sus conclusiones son consideradas como añadidos a la estructura general del paradigma darwinista, que lejos de establecer vínculos con el resto de “*excepciones*”, conservan intacto el concepto de la selección con mayor o menor peso. Las aproximaciones de la biología de sistemas, ya sea desde el plano molecular o desde la transversalidad con las ciencias de la complejidad, no han sido completamente asimiladas bajo un marco evolutivo.

No en vano, algunos autores han reclamado una unificación sistémica que sitúe a estas disciplinas y su metodología en el centro de una nueva síntesis evolutiva (Loewe 2009, Koonin 2009, Kutschera & Niklas 2004, Winther 2007, Robert et al. 2001), bien podría denominarse bajo la etiqueta de **biología evolutiva de sistemas** (BES). Sorprendentemente, tras este reclamo, lo que se esconde es poco más que una amplificación irreflexiva del paradigma darwinista, en la que se defiende una versión jerárquica de la selección natural, similar en sus expectativas a la defendida por Gould (2004), que sería, a la postre, tan laxa como etérea. Al aplicarse la selección natural de forma indiscriminada sobre diferentes niveles y fenómenos, en ocasiones confrontados, se pretende abarcar todo sin explicar nada.

De hecho, la idea de un “*darwinismo sistémico*” (Winther 2007) es en sí misma contradictoria. Como se expuso en capítulos anteriores, la lógica del darwinismo obedece a un

esquema eminentemente cartesiano, basado en el reduccionismo de los elementos, así como en la linealidad y la causalidad de las interacciones. Incluso desde un punto de vista sistémico, el núcleo teórico del darwinismo no deja de considerar a los organismos como sistemas de información cerrados, sin interacción recíproca con el medio, que cambian de acuerdo a leyes internas (mutación al azar). La única retroalimentación posible ocurre de forma indirecta a través de los procesos ecológicos, donde la supervivencia diferencial define la composición poblacional final en coherencia con el medio. Lo cual no deja de ser una negación de la capacidad del ambiente para influir sobre la información hereditaria de los sistemas biológicos, ignorando, en contraposición a todas las evidencias y a los patentes isomorfismos con otros sistemas, el intercambio recíproco de información en el bucle organismo-ambiente. Tal como ocurría con los modelos bioinformáticos de Bak y Sneppen, o con las redes booleanas de Kauffman, es incoherente establecer un pensamiento externamente sistémico pero cartesiano en su núcleo fundamental.

En contraste a estas propuestas en favor de un “*darwinismo sistémico*”, se considera que sería necesario trabajar en el desarrollo de la nueva BES desde fuera del paradigma darwinista. No basta con amontonar las evidencias contradictorias y sencillamente asumir que la selección natural es polifacética y multinivel, y más aun cuando existen fuertes evidencias de que el aparato teórico de base contiene graves inconsistencias. Por lo tanto, se entiende que el desarrollo completo de la BES no pasaría por una simple reordenación de contenidos, sino que ésta debería constituirse como una nueva ciencia de estudio desde sus cimientos. Para ello, se plantean las siguientes directrices y objetivos generales:

1. ***Depuración del lenguaje y consolidación categórica desde el paradigma sistémico.*** Como se ha venido sugiriendo a lo largo del texto, buena parte de los conceptos usados en biología carecen de una definición clara y concisa, mientras que otros son simples adquisiciones antropocéntricas y narrativas de un sesgo sociológico determinado, que no cumplen los criterios de mínima objetividad científica. En consecuencia, sería necesario depurar el lenguaje con nuevos términos y definiciones, pero también habría que proponer nuevas categorías bien estructuradas que permitan un análisis modular y falsable de las hipótesis.
2. ***Transversalidad interdisciplinaria desde, y hacia, las ciencias de la complejidad.*** Esto incluiría potenciar la inmersión en áreas hoy tangenciales a la biología evolutiva, como las matemáticas de los sistemas no lineales (incluyendo geometría fractal y teoría del caos), la termodinámica del no equilibrio, la cibernética, la teoría de redes o la computación. Pero también la aportación desde la biología evolutiva de

un contexto real y complejo para estas ciencias, en una relación recíproca. La interdisciplinaridad es un valor emergente en la ciencia actual y parece un objetivo clave para el desarrollo de una BES completa y coherente.

3. ***Integración de las diferentes aportaciones de la biología de sistemas bajo un marco evolutivo común y coherente.*** Como no podía ser de otra forma, la BES debería tener el compromiso de integrar las áreas de conocimiento emergente, sin olvidar a las ramas clásicas, en un marco evolutivo común que resuelva las anomalías de la síntesis. Por lo tanto, las excepciones deberían de encontrar un lugar en el que apuntalarse entre sí para generar una explicación robusta al conjunto de fenómenos observados.
4. ***Desarrollo de hipótesis falsables en una jerarquía modular en función de las categorías descritas.*** Con el fin de evitar trampas lógicas y falsos axiomas, sería necesario elaborar hipótesis falsables por la experimentación y el análisis. Este procedimiento, que no deja de ser el estándar de las ciencias y de la biología, pero que paradójicamente no se aplica a las tesis centrales del darwinismo, tomaría un carácter sistémico cuando las hipótesis son desarrolladas de manera modular y jerárquica, a través de categorías bien definidas. De este modo, se podría evaluar por separado la validez de propuestas y aspectos no equivalentes de la biología evolutiva, es decir, que la falsación de una parte de la hipótesis (p.e., el mecanismo de cambio) no arrastre al resto (p.e., el proceso de cambio o la realidad misma del fenómeno evolutivo).
5. ***Adopción de nuevos enfoques epistemológicos, metodológicos y experimentales.*** El paradigma sistémico y la computación han provisto de nuevas herramientas a la biología. La genómica comparada, por ejemplo, ya es usada asiduamente como una potente aproximación experimental al estudio de la evolución, con unos resultados más que sorprendentes. Sin embargo, otros enfoques están aún por explorar con profundidad. La biosimulación y la biocomputación ofrecen la posibilidad de analizar volúmenes de datos y escenarios virtuales de una gran complejidad, que hace sólo unos años eran inconcebibles, pero también ofrecen la posibilidad de abordar planteamientos teóricos desde ámbitos como la teoría de la información y las matemáticas de los sistemas no lineales. El uso generalizado de estas herramientas permitiría plantear no sólo nuevos experimentos, sino también nuevos enfoques paradigmáticos.

6. **Revalorización de la filosofía y la historia de la ciencia como punto de referencia teórico.** Por último, no sería posible tener una visión integradora y sistémica de la ciencia en que se trabaja sin tener un conocimiento profundo de sus raíces filosóficas e históricas. Dado que gran parte de la historia del evolucionismo habría sido distorsionada, parece necesario reconsiderar la posición de las diferentes propuestas históricas y rescatar las nociones nucleares de las distintas corrientes evolucionistas, entendiendo que estas son las precursoras de buena parte de las ideas heterodoxas aquí defendidas, en una línea de pensamiento propia que es esencialmente ignorada por los biólogos formados bajo el paradigma darwinista.

Evidentemente, esta concepción de la BES implicaría rehacer buena parte de la biología, empezando por la depuración sopesada del lenguaje y la definición concisa de las categorías utilizadas, y terminando por la elaboración de hipótesis transversales y unificadoras. Sin embargo no dejaría de ser una apuesta necesaria cuando se plantea una situación crítica como la aquí planteada. La biología, para poder hacer un uso coherente de los datos y evidencias acumuladas, debería abandonar su carácter eminentemente descriptivo y adoptar un enfoque más profundo, y dicha transformación sólo puede ser posible con una reformulación general desde sus fundamentos, con la adopción de un marco teórico nuevo y el desarrollo de unos objetivos tangibles bajo el amparo del paradigma sistémico.

4.7. Corolario y conclusiones del capítulo cuarto

El paradigma darwinista a sido objeto de un elevado número de críticas a lo largo de su historia, lo cual demuestra que no se trata en ningún caso de una teoría fuera de toda controversia. A lo largo de este capítulo se ha revisado la consistencia y la validez del paradigma darwinista, en función de las críticas clásicas arrastradas desde sus mismos principios y en consecuencia a los nuevos descubrimientos científicos. Aun desde distintos puntos de vista, y pese a las (aparentemente poco elaboradas) réplicas de algunos de sus defensores, el darwinismo puede considerarse una teoría en crisis. Sorprendentemente, después de un siglo y medio, se entiende que la siguiente enumeración de Mivart sobre las carencias del darwinismo sigue siendo un resumen claro y certero de los problemas clásicos del paradigma:

“... [1] That <natural selection> is incompetent to account for the incipient stages of useful structures. [2] That it does no harmonize with the coexistence of closely-similar structures of diverse origin. [3] That there are grounds of thin-

king that specific differences may be developed suddenly instead gradually. [4] That the opinion that species have definite though very different limits to their variability is still tenable. [5] That certain fossil transitional forms are absent, which might be expected to be present. [6] That some facts of geographical distribution supplement other difficulties. [7] That the objection drawn from the physiological difference between <species> and <racas> is still exists unrefuted. [8] That there are many remarkable phenomena in organic forms upon which <natural selection> throws no light whatever, but the explanations of which, if they could be attained, might throw light upon specific origination...” (Mivart 1871 p. 34).

Además, en vista a las abundantes evidencias que contradicen sus premisas básicas, al insostenible número de excepciones (paradójicamente fundamentales) y a los estudios que indican una inoperancia de sus predicciones, la síntesis moderna no sería consistente ni válida por más tiempo, y sería necesario adoptar nuevos enfoques dentro de la biología evolutiva.

Ante este panorama, no son pocos los autores que han planteado ampliaciones al paradigma dominante desde varios ámbitos, sugiriendo incorporaciones tan dispares como son el cambio saltativo, el orden espontáneo, la herencia epigenética, las restricciones del desarrollo, la potenciación mutacional, etc. Sin embargo, estas propuestas no sólo no están unificadas coherentemente, sino que, en contra de su propia evidencia, se resisten a dejar completamente de lado el aparato teórico darwinista. Lo cual sería una anomalía en si misma, dado que dicho aparato es, en esencia, defectuoso. De hecho, las deficiencias metodológicas, semánticas y epistemológicas que arrastra el darwinismo no son admisibles dentro de los cánones de la ciencia, y cualquier irreflexiva ampliación sobre las mismas sólo puede añadir confusión y falta de rigor a la biología. Por lo tanto, parece más que esencial realizar una depuración profunda de los términos y una evaluación de las categorías utilizadas habitualmente en el estudio de la evolución. Del mismo modo, el paradigma darwinista contiene errores lógicos y, en esencia, no sería capaz de explicar lo que pretende. El azar y la selección son conceptos vagos, vacíos y mal definidos que son inadmisibles y no aportan verdadera luz sobre las causas últimas de la evolución. Por lo tanto, se considera que la biología debería de prescindir de dichos conceptos, y del aparato darwinista en su conjunto, con el fin de avanzar hacia un estado de mayor coherencia interna y capacidad integradora.

En este sentido, la TISC de Máximo Sandín puede considerarse como una alternativa plausible al marco teórico de la síntesis, dado que armoniza con las excepciones y las

anomalías dentro de la misma, bajo un enfoque y unas premisas diametralmente opuestas a las consideradas por la ortodoxia darwinista. Si a esto se suma el creciente número de evidencias y de propuestas complementarias que la avalan, es posible, como hace Maurício Abdalla, considerar la TISC como una propuesta válida y coherente.

Bajo esa conclusión, se considera que es posible desarrollar todo un aparato teórico adicional, que podría servir de base para el desarrollo de una BES integral, capaz de unificar las diferentes excepciones y propuestas parciales en una síntesis no darwinista. Algo que se tratará de llevar a la práctica a través de una propuesta personal, a desarrollar en el siguiente capítulo, que, en esencia, persigue una reformulación radical de la biología evolutiva a través de la integración de las ciencias de la complejidad con las ciencias biológicas bajo el paradigma sistémico, para generar un nuevo catálogo de categorías y herramientas conceptuales que amplíen, potencien y den consistencia al estudio de la evolución. Esto supone, entre otras cosas, dotar de una definición precisa a los sujetos y los objetos de estudio, así como a los mecanismos, procesos y dinámicas planteadas desde la BES y bajo el marco teórico de la TISC. Pero también supone explorar nuevas fronteras y tratar de unificar definitivamente de manera no sólo coherente, sino inseparable, buena parte de los fundamentos heterodoxos clásicos y de los nuevos planteamientos de la biología del siglo XXI, en una alternativa potente a la síntesis y al pensamiento darwinista.

Capítulo 5

BIOLOGÍA EVOLUTIVA DE SISTEMAS: SOBRE UNA PROPUESTA INTEGRADORA

“La creatividad no consiste en una nueva manera, sino en una nueva visión.”

Edith Wharton.

5.1. Introducción

La biología evolutiva vive un momento de gran agitación intelectual. La síntesis moderna parece cada día más incompatible con las evidencias biológicas disponibles y su validez como marco teórico general es puesta en tela de juicio por abundantes e importantes desafíos. La no linealidad de las relaciones ecosistémicas (Ings et al. 2009, Petanidou et al. 2008, Brose 2008), la complejidad en la expresión y en la regulación de la información genética (The ENCODE Project Consortium 2007-2012, The modENCODE Project Consortium et al. 2010, Gerstein et al. 2007-2012, Shapiro 2005-2011, Portin 2009, etc.), la revalidación epigenética del neolamarckismo (Jablonka y Raz 2009, Koonin 2009, Gissis y Jablonka 2011, etc.), la preponderancia de una filogenia reticular más que arborescente (Raoult 2010, Dagan et al. 2008, etc.), la seriación no gradual de los restos fósiles (Gould 2004, Kidwell y Holland 2002, etc.), la emergencia de principios de orden espontáneo (Capra 2009, Solé 2009, Kauffman 2003, etc.) y el protagonismo de los elementos móviles en la evolución de genomas y fenotipos (Shapiro 2005-2011, Zeh et al. 2009, Oliver y Greene 2011, Kazazian 2004, etc.), por ejemplo, contradicen frontalmente las asunciones básicas de la síntesis moderna. Las premisas más esenciales del neodarwinismo (causalidad lineal, herencia particulada y esencialmente determinista, aislamiento informacional,

gradualismo universal) pueden considerarse refutadas en función a la argumentación de capítulos anteriores. A lo que se sumarían las inconsistencias epistemológicas que vuelven al darwinismo científicamente impracticable.

Llegado a este punto, parece urgente y necesario replantearse el fenómeno evolutivo desde su base y formular una nueva síntesis, que fuese capaz de abarcar los nuevos datos y englobarlos en un contexto común y coherente. Sin embargo, en función de la argumentación previa, se considera que para encontrar una solución a esta crisis no bastaría con admitir irreflexivamente la plétora de ampliaciones y extensiones que emergen desde el ámbito de la genética de los elementos móviles (Zeh et al. 2009, Shapiro 2005-2011, Oliver y Greene 2011), la epigenética (Jablonka y Raz 2009, Koonin 2009), la taxonomía molecular (Villarreal y Whitzany 2010, Arnold 2009, Dagan et al. 2008), la biología del desarrollo (Gilbert y Epel 2009, Theißen 2009) o las ciencias de la complejidad (Goodwin 1998, Capra 2009, Kauffman 2003). Por el contrario, se plantea la necesidad de conectar los diferentes argumentos en una propuesta generalizada y coherentemente sistematizada. Dicha propuesta debería de incorporar tanto un nuevo enfoque teórico como metodológico, en resonancia con las directrices expuestas con anterioridad.

En lo referente al marco teórico, dadas sus importantes carencias, se descarta el uso del eje darwinista como punto de anclaje para una nueva síntesis evolutiva. Por el contrario, se considera que es la integración, y no la selección, la piedra angular de la biología del siglo XXI. La integración, ya sea de secuencias de información, de componentes celulares, de información del ambiente o de los organismos en sus redes ecosistémicas, sería el fenómeno fundamental de la vida. En consecuencia, se entiende que TISC de Máximo Sandín (1997) puede constituir un punto de partida adecuado, un eje conceptual amplio y coherente, sobre el que poder desarrollar una nueva síntesis evolutiva. No sólo por la validez de los mecanismos que presenta y su capacidad para resolver, desde sus bases, una buena parte de las anomalías generadas por la síntesis sino, sobre todo, por el monumental cambio de perspectiva que se desprende de sus planteamientos.

En lo que respecta al apartado metodológico, se considera necesario abarcar nuevas herramientas y filosofías de estudio. En concreto, se ha expuesto como la teoría de sistemas puede aportar una interesante y potente estructura analítica para el estudio de la vida. No en vano, la biología está adoptando rápidamente un enfoque marcadamente sistémico. La biología de sistemas ha revolucionado completamente áreas como la genómica, la ecología o la biocomputación, y la esencia de la teoría de sistemas está permeando en otras las ramas biológicas como, por ejemplo, la microbiología, la neurobiología o la embriología. Lo referente a la biología evolutiva, ésta habría incorporado en décadas recientes nuevas

herramientas y subdisciplinas de carácter sistémico, como la biología evolutiva del desarrollo (EvoDevo) y la genómica comparada, e incluso algunos pioneros se han aventurado a estudiar aspectos como la complejidad y la autoorganización desde el plano evolutivo (Goodwin 1998, Capra 2009, Kauffman 2003, entre otros). Sin embargo, se considera que el paradigma sistémico está lejos de haber sido asimilado de forma completa y coherente por la biología evolutiva, lastrando todavía hoy el pesado bloque de la linealidad y del reduccionismo cartesiano. La biología de sistemas tiene mucho que ofrecer a la biología evolutiva y su fusión, una biología evolutiva de sistemas, podría ser la clave para el desarrollo formal de una nueva visión de la evolución y, por tanto, de la naturaleza. En consecuencia, se plantea que la **biología evolutiva de sistemas** (BES) debería constituirse como un nuevo marco sobre el que investigar, sistematizar e integrar coherentemente las aproximaciones de las ciencias biológicas bajo el paradigma sistémico y las ciencias de la complejidad, en un cuerpo teórico cuyo eje sería la evolución orgánica. De este modo, la BES debería incluir el estudio de las diversas ciencias biológicas como la genómica, la epigenética, la ecología de redes, la EvoDevo, la microbiología ambiental o la paleontología. Pero también ésta debería ofrecer una aproximación desde lo viviente a áreas como la termodinámica del no equilibrio, la física cuántica, la teoría de la información, la teoría de sistemas, la teoría de grafos, la matemática de la creatividad, la teoría cibernética o la biosimulación. Como no podía ser de otra forma, la BES también requeriría de la exploración histórica y epistemológica de las teorías evolutivas y de los paradigmas científicos, así como de la terminología y la semántica de la biología.

Sobre estas consideraciones se ha elaborado una propuesta, con la que se propone sembrar una semilla teórica que pretende cohesionar las diferentes y dispersas alternativas a la síntesis neodarwinista, interpretadas bajo el marco teórico de la TISC de Sandín, formalizadas de acuerdo a nuevas categorías claramente definidas y en sintonía con las herramientas conceptuales del paradigma sistémico. Esta propuesta estaría enmarcada dentro de la BES, de acuerdo a las directrices presentadas en el capítulo cuarto y en coherencia a lo expuesto previamente. Los contenidos generales de la misma quedan esquematizados en la tabla 5.1.

Se argumentará que esta es una propuesta potente, no sólo capaz de englobar los desafíos lanzados por disciplinas tan diversas como son la genómica comparada, la epigenética, la biología del desarrollo, la microbiología o la paleontología, sino que emerge de la integración coherente de todas ellas bajo el prisma del paradigma sistémico. Finalmente, se evaluarán una serie de problemas macroevolutivos bajo esta propuesta y se argumentará cómo sería posible dar una justificación teórica coherente a la cuestión clásica del incremento de complejidad, bajo el amparo de la termodinámica y la teoría de la información.

Componentes	Objetos de estudio	Contenidos
Sujeto de estudio	Organismos a ecosistemas	Sistema biológico Organización <i>*Estructura</i> <i>*Funciones</i> <i>*Programa</i>
Mecanismos de cambio	Creatividad biológica	Vectores de cambio <i>*Restricción</i> <i>*Promoción</i> <i>*Contingencia</i>
Procesos ecológicos	Fijación poblacional	Dimensión fenotípica Dimensión poblacional <i>*Innovación aislada</i> <i>*Innovación coordinada</i> <i>*Innovación reticulada</i> Condiciones circunstanciales
Dinámica evolutiva	Macro y microevolución	Estabilidad dinámica Pulso evolutivo <i>*Inducción</i> <i>*Liberación</i> <i>*Estabilización</i> <i>*Recuperación</i>
Grado de complejidad	Entropía e información	Índice directo Índice indirecto Niveles de complejidad

- **Tabla 5.1:** Relación de contenidos presentados en el capítulo. La presentación modular de propuestas es coherente con las directrices elaboradas previamente para la biología evolutiva de sistemas.

5.2. Los sistemas biológicos como sujeto y objeto

La situación de la biología es bastante anómala en lo que se refiere a sus bases formales. Aunque pueda parecer sorprendente, lo cierto es que, aún a día de hoy, no existe un **objeto o sujeto de estudio** claramente definido ni generalmente consensuado en lo que se refiere al estudio de la evolución. De hecho, especies, poblaciones, individuos, rasgos o genes son algunos de los sujetos que normalmente se contemplan como unidades evolutivas, alimentando todo un debate centrado en las unidades y los niveles de selección (Dawkins 1979, Koonin 2009, Moreno 2008, Kutschera y Niklas 2004, Gould 2004). A esta falta de consenso acerca de cuál sería la unidad evolutiva universal, que con frecuencia se resuelve con la vaga aceptación de una jerarquía selectiva, que admite todo sin resolver nada, se une la inexacta definición de algunas de estas categorías fundamentales. Por ejemplo, como expuso en los capítulos tercero y cuarto, parece más que problemático hablar de “genes”, en el sentido convencional utilizado por la genética de poblaciones y

la biología evolutiva, recordando que éste hace referencia a unidades discretas y topológicamente definidas, con funciones eminentemente lineales y expresión predecible. Tal como se ha argumentado, estas premisas son insostenibles a la luz de la genómica actual (Jablonka y Lamb 2005, Shapiro 2011), y la propia naturaleza del gen puede ser considerada más como un artefacto histórico que como una unidad natural (Heredia 2012). Este problema de inexactitud formal no es aislado, sino que puede ser encontrado en otros niveles categóricos igualmente importantes, concretamente, en el concepto de especie.

Sorprendentemente, el propio concepto de especie, sobre el que se estructura toda la taxonomía y gran parte de la biología evolutiva, carece de una definición estrictamente formal, universal y precisa. Como indica José Carrión, "*El término especie varí[a] enormemente en la propia literatura neodarwinista*" (Carrión 2003 p. 58). Siguiendo las reflexiones de Dobzhansky, existen dos tipos de criterios excluyentes para la identificación y catalogación de las especies, en función de la metodología utilizada: 1) las "*especies fenéticas*" y 2) las "*especies genéticas*" (Barnett et al. 1971). Las especies fenéticas se establecen en función de aquellos caracteres morfológicos y anatómicos que resultan distintivos a los ojos del taxónomo, ayudado por la epistemología de trabajo (como puede ser la cladística y la sistemática) y dentro del paradigma dominante (como ha sido el neodarwinismo). Esta es una tradición que se remonta a los primeros sistemas de clasificación de la humanidad, pero sería lícito reconocer que fue Linneo quien marcó un precedente histórico en lo referente al reconocimiento y la descripción de especies bajo un marco estrictamente científico. Respecto a las especies genéticas, cuyo planteamiento original se puede remontar al zoólogo Ernst Mayr, se establecen cuando se considera que no existe, ni ha existido recientemente, flujo genético posible entre dos poblaciones de organismos (Ibíd.). Sin embargo, no deja de ser problemático que los criterios anatómicos, fisiológicos y genéticos, en los que se basan la descripción de las especies, dependen de la subjetividad de los investigadores y de su inevitable sesgo perceptivo y cultural.

Este sesgo es especialmente evidente en la descripción de especies procariotas, dado que la categorización taxonómica se basa en porcentajes de homología genética, consensuados pero esencialmente arbitrarios, que ignoran buena parte de la biología de los microorganismos y sus flujos de información. Como han reconocido otros autores, muy difícilmente estas especies bacterianas pueden ser consideradas como categorías naturales (Cohan 2002). Del mismo modo, el criterio de fertilidad reproductiva en la base de la caracterización genética de las especies con reproducción sexual, por el cual dos organismos que son capaces de reproducirse y dejar descendencia fértil pertenecen a la misma especie, presenta serias lagunas que lo vuelven no generalizable e inaplicable como criterio unificado (Carrión 2003). Por un lado, resulta metodológicamente imposible comprobar la inter-

fecundidad de todas las especies vivas, por no hablar, por supuesto, de las extintas, que en ningún caso pueden ser descritas bajo este criterio. Por otro, la descripción recurrente de híbridos (organismos resultantes del cruce entre diferentes especies taxonómicamente reconocidas como tal) (Arnold 2009, Arnold y Meyer 2006, Baack y Rieseberg 2007) y de especies gemelas (pares de especies no interfecundas entre sí, pero morfológicamente idénticas) implica que, o bien las especies no son categorías cerradas, o bien los híbridos y las especies parentales pertenecen a una misma categoría natural con compatibilidad reproductiva, que es diferente de la especie en el sentido ortodoxo.

La llegada de la genómica comparada ha complicado aún más esta situación de inestabilidad taxonómica, desintegrando muchas filogenias de base morfológica y entretejiendo una red de relaciones horizontales en el preconcebido árbol de la vida (Arnold 2009, Raoult 2010, Dagan et al. 2008), que vuelven a friccionar con la categoría clásica de la especie. Además, aunque ambos criterios de clasificación, el genético y el fenético, han tratado de conciliarse en las últimas décadas, lo cierto es que las recientes filogenias moleculares, más que ratificar y añadir resolución a las filogenias fenéticas tradicionales, han introducido con frecuencia una fuerte tensión e incongruencia (Adoutte et al. 2000, Jones y Blaxter 2005, Maxmen 2011, 2013).

Un ejemplo especialmente significativo puede encontrarse en nuestra propia consideración taxonómica y filogenética. La clasificación de las especies del género *Homo*, y la de todos aquellos humanoides considerados como parientes cercanos del mismo, ha sido repetidamente modificada para incluir cada nuevo hallazgo fósil, generando una grave incertidumbre. Los criterios de análisis y reconstrucción de las “*especies humanas*” van desde contradictorias diferencias biométricas sobre restos incompletos basados en reconstrucciones a partir de varias piezas (Bonmatí 2010) e individuos infantiles (González et al. 2012, Bermúdez de Castro 2002), hasta marcadores moleculares (Gibbons 2011, Krausse et al. 2010), pasando por elementos tecnológico-culturales (Haidle 2012). No deja de ser sorprendente (y a los efectos presentes, ilustrativo) que estos esfuerzos por catalogar al detalle las diferentes especies estén llegando a un punto de confluencia, cuyo resultado es, contra todo pronóstico, la uniformidad y la reticulación del género. Esta idea ya había sido planteada con anterioridad (Templeton 2002), pero está tomando especial relevancia a partir de la caracterización de las relaciones entre los grupos neandertales, denisovianos y modernos (“*sapiens*”), cuyos representantes habrían tenido contactos reproductivos (Soficari 2006, Wolpoff 2011, Green 2010, Gibbons 2011). Por tanto, se plantea que este desacoplamiento entre la reproducción y la diferenciación morfológica, tecnológica y cultural, conllevaría la invalidez de la (sobredimensionada) categoría especie, al menos tal como la recoge la paleoantropología actual, y manifestaría claramente el estado de

confusión que sufre la biología.

Por lo tanto, en vista de este doble rasero y su inherente subjetividad, parece que existe un serio vacío en el concepto de especie, dado que no es capaz de aunar la fecundidad y la diferenciación morfológica y, en consecuencia, sería necesario definir nuevos conceptos. En este sentido, dado que toda ciencia debe describir en primer lugar sus sujetos y objetos de estudio, se considera que la biología evolutiva requiere con urgencia de una revisión de estos y otros términos. Si ni las especies ni los genes, las categorías biológicas por excelencia, poseen verdaderos límites formales y no pueden ser consideradas como unidades discretas universales, entonces la biología necesita buscar **nuevas categorías naturales**, que permitan un estudio sistemático de la biodiversidad y que se aproximen con la mayor precisión posible a nuestra idea actual del orden de la naturaleza.

Se considera que la teoría de sistemas puede ser un punto de partida para la construcción de nuevos conceptos, incluyendo la definición formal de nuevas categorías naturales. Además, la importación de sus herramientas conceptuales podría ayudar a definir formalmente un sujeto y objeto de estudio coherente para la BES. De este modo, se recuerda que, para la teoría de sistemas, el sujeto y objeto de estudio no es otro que el sistema en sí mismo, definido como un conjunto de elementos que interactúan entre sí de manera no necesariamente recíproca y se comportan como una unidad funcional (Bertalanffy 1971, Sarabia 1995). Haciendo una transferencia directa, coherente con la naturaleza sistémica de la vida, se plantea que los sujetos y objetos de estudio de la BES deberían ser, simplemente, aquellos sistemas particulares a los que se ha referido, hasta hora sin mayor definición, como sistemas biológicos.

Un **sistema biológico**, se define en este trabajo como un conjunto de elementos orgánicos interactivos que actúa como una unidad lógica y funcional a través de una organización dinámica y estable. Como se señaló en el segundo capítulo, los sistemas biológicos son considerados como sistemas abiertos y cibernéticos, que establecen flujos de energía, materia e información con el ambiente y que se mantienen alejados del equilibrio termodinámico a través del acoplamiento de gradientes y la importación de entropía negativa, conservando su estado de organización con extrema robustez. Aunque el concepto de sistema biológico podría ser aplicado a un nivel celular y bioquímico, aquí se hará referencia fundamentalmente a los organismos completos y los ecosistemas como sistemas biológicos imbricados y con una identidad definida por una organización sujeta a evolucionar.

La **organización** de los sistemas biológicos sería, desde este punto de vista, el resultado material del diálogo entre la *estructura* del sistema y las *funciones* codificadas por la

información biológica funcional, a lo largo de un *programa* temporal en interacción con ambos niveles.

Entendiendo que todos los sistemas vivos están organizados en torno a redes complejas y superpuestas de manera fractal, que mantienen una serie de características universales y en las cuales reside una cantidad de orden espontáneo (Capra 2009, Solé 2009), la **estructura** del sistema podría ser estudiada mediante la descripción topológica de las redes de interacción sobre las que descansan los sistemas biológicos, así como con la descripción de sus enlaces y elementos, de sus propiedades emergentes y de su comportamiento no funcional. Este comportamiento no funcional incluiría los principios de autoorganización, modularidad, distancia y distribución de grado, redundancia y degeneración. Por otra parte, el concepto de estructura, anidado sobre los conceptos de la biología de redes (Erwin y Davidson 2006, Ciliberti et al. 2007, Ings 2009), establece unos límites de exploración del sistema y da lugar a una jerarquía potencial para los cambios evolutivos y ecosistémicos. Al mismo tiempo, la estructura condiciona y emerge de las interacciones funcionales que se dan entre los elementos del sistema. Por ejemplo, la estructura es capaz de condicionar los fenómenos de integración, dado que la frecuencia de transferencia horizontal de secuencias de los elementos periféricos de las GRN parecen ser más susceptibles a sufrir HGT que los elementos nucleares (Shi y Falwkoski 2007). Además, la topología de las redes no solo establece sesgos probabilísticos para la expresión de mutaciones (Ciliberti et al. 2007), sino que puede condicionar fuertemente el orden y la velocidad del colapso ecosistémico, así como la cadena de eventos de extinción de las especies (Thara et al. 2007). La estructura de los sistemas, por tanto, está imbricada con sus funciones, condicionando la organización final de los mismos y su cambio temporal.

Siguiendo con el ejercicio de definición categórica, se considera que el conjunto de **funciones** de los sistemas biológicos pueden ser definidas como algoritmos cibernéticos de expresión de la información explícitamente conservada sobre el marco topológico de la estructura. Se considera que la información biológica tiene componentes endógenos (información genética y epigenética) y exógenos (información ambiental formativa y circunstancial), pero circula ininterrumpidamente a través de los canales y niveles que interaccionan entre sí de manera fluida y compleja. La información genética está codificada en lenguaje de nucleótidos y contenida en el genoma, y es expresada a través de proteínas y de una enorme variedad de moléculas de RNA, así como controlada a través de mecanismos de regulación y de modificación postranscripcional y postraduccional (Wang et al 2008, Kimura et al 2006, Helm 2006, Blencowe 2006, Carninci 2010, Li et al. 2011). La información epigenética emerge en la interfaz entre el nivel genético y el ambiental, relacionando a ambos a través de mecanismos celulares semiautónomos, que mantienen

estados estables de regulación en relación con las señales ambientales y con el programa de desarrollo (Spivakov y Fisher 2007, Turner 2009, Jablonka y Raz 2009, Heredia 2012). Por último, la información del ambiente actúa de manera implícita y explícita sobre el fenotipo en todas las etapas vitales, aunque tiene un peso especialmente importante en la ontogenia temprana, a través del establecimiento de parámetros de desarrollo adecuados (*nisus formativus*) y en los procesos de codesarrollo llevados a cabo por simbioses y otros organismos (Gilbert y Epel 2009, Laland et al. 2008, Xu y Gordon 2003). En consecuencia, la información biológica no puede ser diseccionada en cajones estancos, y los diferentes niveles y canales interaccionan entre sí, estableciendo un bucle bidireccional entre el organismo y el ambiente que se manifestaría a través de las funciones del sistema.

Finalmente, se plantea que las funciones y la estructura del sistema no son elementos estáticos ni estancos, sino que interaccionan entre sí, cohesionándose y limitándose en el tiempo en una danza de la que emerge un **programa** biológico, ontológico y ontogenético, que se manifiesta en el ciclo vital. Por supuesto, todos los seres vivos son consecuentes con el desarrollo de un ciclo vital, un programa espacio-temporal que se determina a través de la expresión funcional de la información biológica, pero que está anidado en la base de la estructura de los sistemas biológicos. El ciclo vital puede ser considerado como una alternancia de estados celulares y supracelulares estables, que incluyen crecimiento diferenciado y reproducción, autopoyesis en el sentido dado por Maturana (Capra 2009), desarrollados de manera secuencial y con sensibilidad a las condiciones ambientales, que se transmite entre generaciones y puede evolucionar. De hecho, el ciclo vital ha sido repetidamente reconocido como un sujeto fundamental en el estudio de la evolución orgánica, a través de los fenómenos de cambio heterocrónico y heterotópico durante la ontogenia, desde los tiempos de Von Baer y Saint-Hilaire hasta la actual biología evolutiva del desarrollo (Gould 2004, Bogin 2003, Alberch y Blanco 1996, Gilbert y Epel 2009, Løvtrup 1987). Aunque el programa estaría fuertemente condicionado por la expresión funcional de la información biológica y depende de infinidad de componentes celulares, esta información se desarrolla sobre la estructura del sistema y emerge del diálogo entre ambos niveles. Dada su naturaleza cíclica y su comportamiento estacionario, incluso se podría hipotetizar acerca de un origen esencialmente estructural de los ciclos vitales, como el propuesto para el origen del metabolismo y de la propia vida (Morowitz et al. 2000, Pulselli et al. 2009). También desde un punto de vista ecosistémico, sería posible considerar el concepto de programa a través de las sucesiones ecológicas y las distribuciones de los niveles tróficos, dado que los ecosistemas se desarrollan secuencialmente en el tiempo adoptando estados estables, a modo de una ontogenia autoorganizada y conectada a los cambios en la información de sus componentes (Sagan y Schneider 2009). Admitiendo esto, el concepto de programa vital puede ser considerado como un componente universal

de los sistemas biológicos.

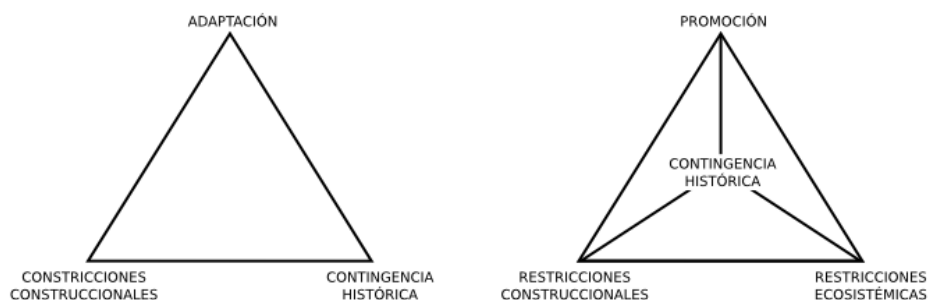
En resumen, los conceptos de *sistema biológico*, *organización*, *estructura*, *funciones* y *programa* son presentados como nuevas categorías, claramente definidas y que cuentan con una identidad propia, pero en ningún caso aislada, como aproximaciones imbricadas y complementarias. Bajo esta proposición, los sujetos y objetos de estudio de la BES deberían ser los sistemas biológicos, siendo esta una entidad jerárquica y escalar que rompe con la concepción cartesiana de unidades discretas, al reconocer una continuidad fenomenológica desde el nivel celular hasta el ecosistema global. Estructura, funciones y programa son los elementos que compondrían la organización de los sistemas biológicos, y esta organización vendría a ser la descripción topológica y funcional de los sistemas a lo largo de su ontogenia. Al menos conceptualmente, las organizaciones biológicas podrían representarse como funciones en un espacio fase, con lo que sería teóricamente posible compararlas entre sí e, incluso, redefinir o trascender el concepto de especie.

Finalmente, bajo este panorama sería necesario manejar una nueva definición para el concepto de evolución, el cual podría ahora definirse como **el fenómeno de cambio en la organización de los sistemas biológicos en el tiempo, a través de mecanismos y procesos naturales**. Se sugiere que esta definición resulta más conveniente que la manejada por la ortodoxia, porque establece una separación de base entre el fenómeno evolutivo y las teorías e hipótesis planteadas desde la biología evolutiva en su esfuerzo por explicar dicho fenómeno, y porque los sujetos y objetos utilizados (organización, sistemas biológicos) han sido definidos específicamente con anterioridad.

Una vez planteadas estas categorías y definido el sujeto y objeto de estudio, así como habiendo sido planteada una consecuente definición del concepto evolución, se considera que el siguiente paso necesario para completar esta formulación categórica pasa por definir la mecánica que está detrás de los cambios de organización, además de los procesos ecológicos que fijan dichos cambios en las poblaciones.

5.3. Mecánica vectorial de cambio

En esta propuesta se considera que el cambio evolutivo es consecuente, tal como han planteado con anterioridad otros autores, con dos elementos diferenciados: 1) una mecánica interna, que sería la causa primera de la aparición de novedades; y 2) una serie de procesos ecológicos, responsables de la fijación de los nuevos caracteres en las poblaciones.



- **Figura 5.1:** Vectores de cambio evolutivo. Izquierda: triángulo morfoestructural convencional, en el que la forma orgánica depende de un balance entre las presiones adaptativas, las constricciones del desarrollo y la contingencia histórica (modificado de Gould 2004). Derecha: reformulación del triángulo de acuerdo a los vectores descritos en el texto.

Bajo este punto de vista, el cambio demográfico quedaría desacoplada funcionalmente, que no aislado, de la modificación orgánica, devolviendo a esta última el carácter propio que ha sido enmascarado por el vago azar en la síntesis moderna. De esta forma, se considera que, si los cambios en la organización del sistema se dan a través de la acción de una mecánica interna, esta mecánica debería ser convenientemente descrita y estudiada. Con la llegada de la era molecular y el desarrollo de la biología evolutiva del desarrollo, se ha recuperado el interés sobre las causas finales que subyacen tras las transiciones evolutivas, y es posible indagar en los fenómenos moleculares implicados en éstas, por encima de las meras elucubraciones narrativas que reúnen azar e hipotéticas presiones selectivas.

En vista a la argumentación de los capítulos previos, el cambio orgánico no sería libre, isotrópico, ni azaroso en el sentido de completa incertidumbre y equiprobabilidad, sino que estaría acotado. En consecuencia, se considera que éste debe seguir las directrices de una mecánica de cambio que puede ser conocida y definida. Esta mecánica interna puede ser referida a unos vectores que delimitan los cambios dentro de unos márgenes y que desembocan en un conjunto limitado de estados discretos posibles y no equiprobables. Estos serían los vectores de promoción, restricción y de contingencia histórica (figura 5.1).

El vector de **promoción** reuniría a aquellos mecanismos en los que la información del organismo se modifica en función de las señales del medio. Lejos del concepto de sistema informacionalmente cerrado, en el que se cumplen la premisas de la síntesis y las mutaciones son discretas y ocurren de forma azarosa con independencia del medio, la condi-

ción de los organismos como sistemas biológicos sometidos a un bucle bidireccional de información con el ambiente convertiría a éstos en sujetos sensibles, reactivos, capaces de influir en su propia evolución. De esta forma, la reciprocidad del bucle organismo-ambiente condicionaría completamente la mecánica de cambio, no solo a través de las influencias pasivas del marco fisicoquímico o biológico en el desarrollo, sino, especialmente, mediante la herencia epigenética y los mecanismos de potenciación evolutiva.

En primer lugar, la herencia epigenética permitiría la transmisión transgeneracional de estructuras y de estados de regulación genética estables, con frecuencia adquiridos durante la vida de los parentales en consecuencia a sus hábitos y sus condiciones de vida. La herencia epigenética, por tanto, rehabilitaría la herencia de caracteres adquiridos en el sentido más puramente lamarckiano, actuando como un mecanismo adaptativo rápido y capaz de modificar rasgos complejos (como, por ejemplo, comportamiento) de manera no azarosa (Jablonka y Raz 2009, Sano 2010, Liu 2007, Nätt et al. 2009, Sharma y Sing 2009).

En segundo lugar, los mecanismos de potenciación evolutiva –capacitadores mutacionales, hipermutación local y generalizada, potenciación de la tasa de HGT y transfección viral y, en especial, activación y desregulación de TE– se accionan bajo condiciones de estrés fisiológico, genómico y citológico (*shocks* fisicoquímicos, inserción de nuevos TE y retrovirus, radiación, inanición, etc.), siendo capaces de generar respuestas genéticas complejas que involucran a varios *loci* de manera conjunta y simultánea (Feschote 2008, Mansour 2007, Zeh et al. 2009, Queitsch et al. 2002, Erwin 2000). Estas respuestas incluirían la generación y liberación de mutaciones silenciadas, la reordenación física del genoma, la mezcla y fusión de secuencias codificantes, así como la reestructuración de las redes de regulación e interacción genética, a través de la ganancia y pérdida de secuencias reguladoras y marcas de expresión alternativa, asociada a la integración de virus exógenos y de TE. De hecho, la actividad de los TE parece haber sido la piedra angular de la evolución de los genomas eucariotas (Kazazian 2004), y la movilización de estas secuencias no sólo es consecuente con una marcada especificidad con el agente estresante (Mansour 2007), sino que también presenta unas preferencias de inserción dentro de los genomas y de los tipos de secuencia, preferencias que si, bien son variables, en ningún caso son azarosas (Craig 1997).

En todo caso, ambos fenómenos, herencia epigenética y potenciación evolutiva, vendrían a demoler literalmente una premisa básica de la síntesis: la naturaleza azarosa de los cambios. En virtud a estos mecanismos, sería posible afirmar que existen circunstancias ambientales que promueven un estado de alta creatividad evolutiva, una creatividad que

está **probabilísticamente desequilibrada**, que surge en momentos específicos, en respuesta a condiciones específicas y genera respuestas específicas a nivel molecular. Esta especificidad no implicaría teleología, tan solo una mayor certeza probabilística sobre un *locus* determinado para que se den fenómenos de integración, transposición, mutación localizada o regulación epigenética, favoreciendo la modificación en ciertas direcciones frente a la situación de equiprobabilidad de las mutaciones basales dentro del genoma. Una idea que, de forma sintética, se podría reducir en la siguiente premisa: *no todos los cambios posibles son igualmente probables*.

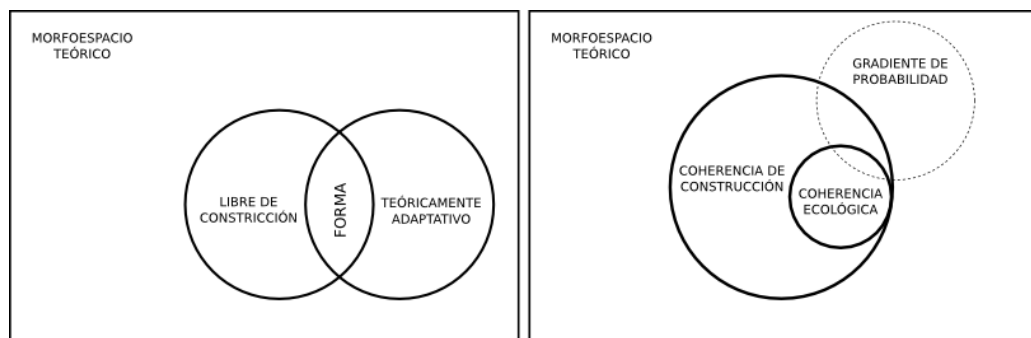
El vector de **restricción** incluiría a aquellas barreras que limitan los cambios orgánicos en favor de una coherencia sistémica estructural y funcional. El concepto de restricción evolutiva no es algo nuevo, ya que un buen número de evolucionistas estructuralistas han defendido de forma recurrente la noción de limitaciones ontogénicas para los cambios evolutivos, así como la existencia de caracteres de origen no adaptativo que resultan de compromisos estructurales (Gould 2004, Gould y Lewontin 1979). Estas restricciones, o constricciones del desarrollo, suponen la reducción del espectro teórico de variabilidad a una serie limitada de estados discretos. Ciertamente, como muchos de sus detractores han señalado, la existencia de estas restricciones implica una confrontación al poder de la selección natural, dado que la forma orgánica pasa a lidiar con factores que dependen de la viabilidad absoluta y no de la competitividad del organismo, en una situación que se opone frontalmente el adaptacionismo panglosiano que empapa la racionalidad darwinista (Gould y Lewontin 1979, Moreno 2008). Las constricciones del desarrollo surgen como limitaciones al cambio por la necesidad de una coherencia de construcción de los organismos, es decir, por la necesidad de que el individuo resultante sea viable en todos los sentidos. De este modo, las mutaciones que desestructurasen las redes genéticas del desarrollo, conduciendo a su colapso, producirían alteraciones no armónicas e inviables, lo que restringiría los cambios evolutivos a una serie de direcciones finitas. Una idea que, de forma sintética, podría resumirse en una segunda premisa: *no todos posibles los cambios son viables*.

Aunque las restricciones del desarrollo afectarían esencialmente a la manifestación prenatal de los cambios, las restricciones evolutivas no solo se limitarían solo a la coherencia organizativa del organismo. Además, sería posible reconocer como restricciones de tipo ecológico en aquellos sesgos poblacionales de carácter no competitivo, que habrían sido sucesivamente absorbidas por el concepto de selección natural, aunque, como se discutirá más adelante, representarían en realidad un dominio independiente.

Finalmente, el vector de **contingencia** implicaría la noción básica de que la historia de

los sistemas condiciona profundamente su posterior evolución. Desde el punto de vista de la mecánica interna de cambio, la contingencia establece un vector temporal que conecta la historia de los sistemas en el tiempo, de forma que aparecen unas limitaciones de cambio ligadas al material de partida. Dicho de otra forma, la contingencia restringe la creatividad evolutiva, la cual se produce a partir del estado de organización preexistente, al tiempo que introduce un vector de cambio marcado por eventos puramente circunstanciales. La contingencia sería, en este sentido, una condición *sine qua non* de la evolución y, además, afectaría a la predecibilidad y la repetibilidad de los sucesos evolutivos al considerar que solo los sistemas con una organización y una historia común, sometidos a los mismos estímulos, pueden desarrollar respuestas similares. Desde este punto de vista, se sugiere que circunstancias históricas particulares habrían tenido un peso importante en las trayectorias evolutivas (como queda retratado en la metáfora de la “*cinta de la vida*” de Gould, 2006a), pero también se plantea la posibilidad de reproducir resultados similares bajo las circunstancias adecuadas. En general, puede resumirse lo expuesto sobre la contingencia en una última premisa: *el continuo histórico condiciona los cambios*. A efectos prácticos, la contingencia establecería una conexión temporal de los cambios ocurridos durante la filogenia que, además de ser sustrato necesario para toda evolución, permitiría la aparición recurrente de novedades a partir de fenómenos de homología profunda. Del mismo modo, el vector de contingencia posibilitaría la manifestación de eventos críticos acumulativos, que podrían ser importantes para la aparición de novedades complejas. Por ejemplo, de manera experimental se ha podido registrar la adquisición de propiedades metabólicas en bacterias como procesos de carácter crítico, productos de la acumulación seriada de eventos de cambio genético sin efecto inmediato que, finalmente, se expresan en conjunto tras un último cambio genético detonante (Blount et al. 2008, 2012).

Por lo tanto, la mecánica de cambio propuesta y enmarcada dentro de la BES se descompone en tres vectores, promoción, restricción y contingencia, que definirían las posibles direcciones en las que se pueden producir alteraciones sobre una organización sometida a unas circunstancias concretas. El cambio, lejos de ser esencialmente libre, quedaría acotado entre las constricciones (externas e internas) y la contingencia que establece su historia filogenética. Al mismo tiempo, aparecería una variable de probabilidad sesgada, por la cual las modificaciones no seguirían una dinámica equilibrada, sino que existirían ciertos sucesos más probables que otros, tanto a nivel espacial (*loci*) como temporal. Además de las limitaciones que establecen estos vectores sobre los cambios internos, se debe recordar que todos los cambios se expresan dentro del contexto general del organismo, que depende a su vez de propiedades sistémicas como la canalización, la robustez y la autoorganización. Estas propiedades sistémicas afectarían a la expresión final de los mismos, asimilando gran parte de las mutaciones basales del sistema y proporcionando gran estabilidad a la organización en situaciones normales (Gilbert y Epel 2009, Kitano 2003).



- **Figura 5.2:** Comparación de morfoespacios teóricos. Izquierda: definición construccional convencional en la que la forma orgánica resulta del dominio de intersección entre aquello estructuralmente posible (cambios libres de constricciones internas) y lo teóricamente adaptativo (soluciones que mejoran la eficiencia ecológica) (basado en Gould 2004). Derecha: reconsideración del mismo espacio basada en la mecánica de cambio vectorial expuesta en el texto.

Por consiguiente, el acotamiento de los cambios dentro de límites dados por las restricciones, la promoción en tiempo y espacio sobre ciertos cambios moleculares, así como la puesta en escena de las dinámicas sistémicas de robustez y canalización del desarrollo, implicarían la existencia de importantes **desequilibrios probabilísticos, funcionales y temporales**, para los cambios evolutivos. Bajo la perspectiva de esta mecánica de cambio, sería posible considerar el espectro de variabilidad fenotípica como un conjunto discontinuo de estados estables, posibles y viables, dentro de un espacio de representación teórica para las organizaciones, a caballo entre los morfoespacios clásicos y los espacios fase, incluyendo las condiciones iniciales y circunstanciales del sistema de partida (figura 5.2). Esto no dejaría de estar en resonancia con las impresiones clásicas de Waddington (1975) y Goldschmidt (2004), o las modernas de Goodwin (2003). En consecuencia a un espacio de estas características, y a los vectores que actuarían sobre las organizaciones representadas en el mismo, existirían tan solo una serie de soluciones finitas hacia las que pueden evolucionar las organizaciones bajo unas condiciones determinadas. De esta forma, sería teóricamente posible la aparición recurrente de las modificaciones cuando se repitieran las circunstancias adecuadas, y se puede plantear como hipótesis que aquellos sistemas con una organización y una historia común, sometidos a los mismos estímulos, podrían desarrollar respuestas equivalentes, solo alteradas por efectos caóticos y variaciones contingentes.

De hecho, la aparición recurrente de cambios fenotípicos entre individuos con una organización homóloga es un fenómeno teóricamente plausible, pero también empíricamente observable. La adquisición de nuevos estados regulación epigenética bajo condiciones

de desnutrición, las alteraciones producidas durante el desarrollo embrionario por disrupciones ambientales (teratógenos, valores de temperatura, etc.), la manifestación de enfermedades de fuerte influencia ambiental (como son los procesos cancerígenos e infecciosos, etc.), son fenómenos bien conocidos que afectan a los seres humanos y a otros animales (Gilbert y Epel 2009). De una manera más específicamente evolutiva, la aparición recurrente de nuevos fenotipos ha sido constatada en diversos casos, que seguramente involucran modificaciones epigenéticas, como son cambios heterotópicos y en la pigmentación de los ojos de *D. melanogaster* (Waddington 1975, Slotkin y Martienssen 2007), variaciones en la coloración del pelaje de ratones clónicos (Feil 2006, Jaenisch y Bird 2003), cambios hereditarios en el comportamiento de mamíferos y aves (Natt et al. 2009, Liu 2007, Curno et al. 2009), alteraciones fenotípicas en bacterias en consecuencia a mutaciones localizadas y cambios de fase (Olsen et al. 1998, Van der Woude 2008, 2006, Bridges 2001, Jablonka y Lamb 2005), incremento en la talla media poblacional del ganado como consecuencia indirecta del cambio climático (Ozgul et al. 2009), y un extenso etcétera.

Aunque quizá el caso más claro y más evidente de la aparición recurrente de un mismo fenotipo, en un momento de tiempo coincidente, sea el de los estudios realizados por Christopher Cullis y su equipo a lo largo de los últimos 30 años sobre el lino (*Linum usitatissimum*). En una serie de estudios a largo plazo, Cullis ha investigado como la alteración del ambiente (las circunstancias de cultivo) son capaces de inducir la modificación específica de nuevos fenotipos y genotipos estables en estas plantas, en ausencia de cualquier tipo de selección natural o artificial (Cullis 1983, 2005, Chen et al. 2005). De hecho, las distintas condiciones experimentales del sustrato son capaces de inducir una serie de modificaciones genéticas y fenotípicas que se manifiestan de forma recurrente y específica entre aquellos individuos de las líneas sometidas a las mismas condiciones. Los cambios fenotípicos afectan a la duración del ciclo vital, el tamaño de la planta o la biología de las semillas, mientras que los cambios moleculares implican una amplificación en puntos concretos del genoma y la inserción específica de sitio de algunos TE (Cullis 2005). En todo caso, aunque una modificación fenotípicamente coincidente entre individuos con la misma organización es posible en función a este estudio y a las evidencias anteriores, esta no es la única forma en la que la mecánica de cambio podría favorecer cambios con una dimensión poblacional superior a uno, dado que la puesta en marcha de los mecanismos de potenciación evolutiva puede generar respuestas no coincidentes, pero sincrónicas, dentro de una población sometida al mismo estímulo. En todos estos casos, donde los cambios se manifiestan dentro del volumen de la población de manera sincrónica, se considera que sería posible hablar de una *dimensión de cambio coordinado*.

En resumen, los vectores de promoción, de restricción y de contingencia no sólo limitarían las soluciones posibles para el cambio evolutivo, sino que además favorecerían la aparición recurrente y coincidente de modificaciones bajo unas circunstancias comunes. La mecánica de cambio aquí descrita sería coherente con las observaciones generales de la biología del desarrollo, la medicina y la genética. Pero, además, permitiría reintegrar en el plano macroevolutivo los fenómenos de carácter neolamarckista y saltacionista, excluidos de la síntesis pero reconsiderados muy seriamente en años recientes. En contra de las opiniones de algunos neodarwinistas (Moreno 2008), que ven una irremediable contradicción entre las restricciones y el saltacionismo, y en referencia a las propuestas desacopladas defendidas por Gould, se entiende que las restricciones evolutivas no suponen una contradicción para la aparición de “*monstruos esperanzados*”. De hecho, las restricciones serían las responsables de fragmentar el espectro fenotípico en estados discretos, por lo tanto no necesariamente continuos, que justificarían la aparición de saltos morfológicos.

Esta mecánica permitiría considerar la aparición de nuevos caracteres y las transformaciones dentro de la organización, la epigénesis en el sentido de Løvtrup (1987), pero se entiende que debería de ser complementada con el estudio de los procesos ecológicos que regulan la biodiversidad y permiten la fijación de estas novedades.

5.4. Procesos ecológicos de fijación poblacional

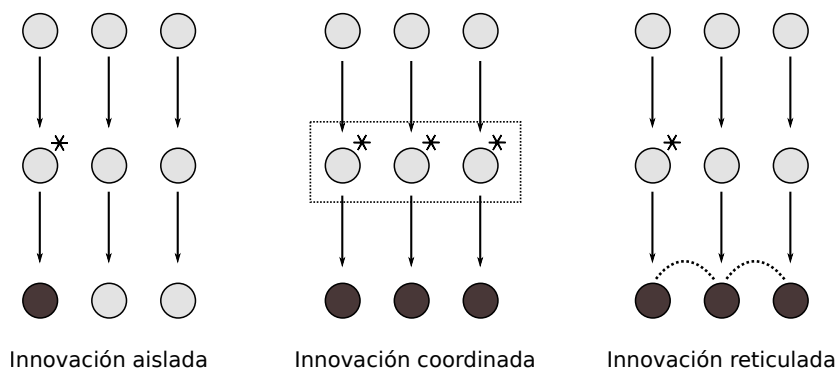
El enfoque demográfico de la genética de poblaciones, y del darwinismo en general, ha tendido a ignorar en gran medida la naturaleza primaria de los cambios, en favor de los procesos ecológicos implicados en la fijación, la expansión y la estabilización de las novedades dentro de las poblaciones. Sin embargo, se considera que este es un enfoque simplista, y sería necesario reconciliar ambas dimensiones, la mecánica de cambio y los procesos ecológicos.

Siguiendo la línea del apartado anterior, la organización de los individuos cambiaría a través de una mecánica interna definida por unos vectores (promoción, restricción, contingencia) cuyo peso específico variaría con las circunstancias y establecería un espectro de variación limitado. Aunque la mecánica de cambio remitiría hasta las causas primarias de los cambios evolutivos, parece necesario compatibilizar la mecánica con un enfoque ecológico y demográfico, dado que las modificaciones producidas en los individuos no tienen un verdadero valor evolutivo a menos que persistan en el tiempo a lo largo de varias generaciones, desplazando la media fenotípica y generando restos observables en el re-

gistro fósil. Rechazando las premisas generales del darwinismo, en la presente propuesta se aboga por una categorización más estructurada de los procesos de cambio poblacional, considerando que la homogeneización y la estabilización de las nuevas organizaciones podría seguir varias rutas, las cuales dependerían fundamentalmente de las condiciones iniciales de partida y de las condiciones ecológicas circunstanciales.

En primer lugar, las **condiciones iniciales** describirían la situación de partida para la fijación de una nueva organización, como consecuencia de la naturaleza de los cambios introducidos por la mecánica interna, los cuales se podrían encuadrar tanto dentro de una dimensión fenotípica como de una dimensión poblacional.

La **dimensión fenotípica** establecería la magnitud del cambio, el grado de desviación sobre la organización precursora, siendo un espacio continuo que, teóricamente, incluiría desde los cambios mínimos hasta la alteración general de la anatomía (*bauplan*) y la adquisición de novedades complejas. En esta dimensión fenotípica se podría encontrar la solución a las discrepancias entre gradualismo y saltacionismo. De hecho, una vez admitido que la evolución es una cuestión de continuidad, siendo esta una relación filética y temporal en la que se puede reconocer una sucesión lógica de eventos de transformación, los fenómenos asociados al saltacionismo y al gradualismo podrían ser contemplados bajo esta perspectiva como una mera cuestión de grado. Al remitir los cambios individuales a una dimensión fenotípica se considera la magnitud de la variación como un rango variable, no como una categoría fija y excluyente. La importancia de la dimensión fenotípica sobre los procesos de fijación poblacional radicaría en que la magnitud de los cambios no sólo afecta a la velocidad con la que aparecen alteraciones fenotípicas, sino que impone importantes condiciones reproductivas y funcionales acotadas a dicha alteración. Por ejemplo, los saltos morfológicos (como cambios discontinuos y homeóticos) han sido repetidamente rechazados o minimizados al extremo desde el paradigma darwinista, en función de la imposibilidad de perpetuar las “*monstruosidades*” de acuerdo al marco teórico al uso, aun cuando se dispone de un buen número de evidencias en favor de que estos fenómenos podrían haber tenido un peso importante a un nivel macroevolutivo (Erwin 2000, Theißen 2009). Lógicamente, este rechazo es válido si se considera que la aparición de las novedades ocurre de manera aislada y su herencia es estrictamente vertical, es decir, si se sostiene que la teoría darwinista es universal y se asume que los procesos evolutivos son invariablemente guiados por la reproducción diferencial mediada por competencia. Esta situación no es la que aquí se sostiene. Porque, además de la dimensión fenotípica, se propone que los cambios individuales podrían ser encuadrados en una dimensión poblacional de partida, permitiendo la fijación de novedades bajo velocidades y magnitudes variables.



► **Figura 5.3:** Dimensión poblacional de los cambios. Las innovaciones aisladas surgen individualmente y se transmiten de forma vertical a la descendencia. Las innovaciones de carácter reticulado se caracterizan por su herencia lateral y su expansión difusiva. Los eventos de cambio coordinado implican la aparición sincrónica de novedades en respuesta a un estímulo común, que se fijan de forma inherente a través de un remplazo generacional.

La **dimensión poblacional** haría referencia al número inicial de individuos que manifiestan sincrónicamente, y de forma paralela, novedades equivalentes o, al menos, reproductivamente compatibles entre sí. Se considera que la aparición de novedades podría ocurrir de manera aislada, coordinada o reticulada dentro de una población dada (figura 5.3). La **innovación aislada** surgiría de manera individual, sin repetibilidad evidente dentro de la población, y su herencia sería vertical. Estas innovaciones aisladas podrían estabilizarse como polimorfismos equilibrados, fijarse mediante procesos demográficos o bien persistir como variabilidad basal de la población. La **innovación coordinada** se daría con la respuesta sincrónica de varios individuos que desarrollan novedades equivalentes y compatibles a nivel reproductivo. En consecuencia, la aparición coordinada de nuevas organizaciones, especialmente si estas son recurrentes, introduciría de golpe un cambio a nivel de población, acoplado a la propia mecánica de los cambios. Finalmente, la **innovación reticulada** haría referencia a la expansión “pasiva” o infectiva de las novedades a través de los mecanismos de HGT, inserción viral, simbiosis e hibridación recurrente, entendiendo que dicha reticulación podría darse a partir de innovaciones aisladas, así como servir de base al cambio coordinado, pero a diferencia de ambos modelos, la innovación reticulada se basaría en un carácter difusivo, por contraposición a la expansión diferencial y al remplazo generacional respectivamente.

Hasta aquí se han definido estas herramientas conceptuales como punto de partida analítico; véase como la dimensión poblacional condiciona los procesos demográficos subsiguientes. En una situación de cambio aislado, la fijación poblacional estaría lógicamente ligada a la reproducción y la herencia vertical de los caracteres, de manera que sólo se-

ría posible una expansión gradual por medio de fenómenos demográficos, que dependen fundamentalmente de las condiciones ecológicas circunstanciales. La fijación de cambios aislados de gran magnitud estaría limitada, en los organismos con reproducción sexual, por la incapacidad del individuo para reproducirse con otro compatible, pero también por la dilución que los caracteres complejos anidados en las redes celulares con el paso de las generaciones y las rondas de sexo meiótico. Los cambios aislados de pequeña magnitud, podrían, por otro lado, producir variaciones menores que se manifestarían como polimorfismos estables e inestables, introduciendo una variabilidad restringida dentro de las poblaciones con significado microevolutivo, lo cual armonizaría con los abundantes datos sobre variabilidad genética y genómica (Berstein et al. 2012, Conrad y Hurler 2007, Feuk et al. 2006, McCarroll y Altshuler 2007, entre otros).

Por otro lado, un escenario de innovación coordinada y/o reticulada permitiría la repetibilidad de los cambios dentro de la población, lo que marcaría un inicio radicalmente opuesto al de la innovación aislada y establecería unas condiciones diferentes de homogeneización. Así, la aparición reiterada y/o la difusión reticular de cambios equivalentes, complementarios o compatibles, tendería a la homogeneización inherente de la media fenotípica poblacional. Al producirse cambios con una dimensión poblacional superior a uno, se favorecería el remplazo generacional y la mera superioridad numérica podría considerarse un condicionante más que suficiente como para producir la fijación. En el caso concreto de la reticulación por hibridación recurrente, que se daría en las zonas de contacto entre sistemas con organizaciones compatibles, se produciría la importación de grandes volúmenes de información, potencialmente en varios individuos y durante varias generaciones, afectando a la composición de la población y permitiendo una estabilización de las formas híbridas (Arnold 2009, Arnold y Meyer 2006, Baack y Rieseberg 2007, Roos et al. 2011).

Por último, la HGT, así como la HTT y la transfección por virus, tienen un elevado alcance poblacional y poseen la capacidad introducir cambios moleculares equivalentes en un gran número de individuos, tanto de forma sincrónica como continuada. Por lo tanto, bajo estas condiciones, aunque una innovación pudiera tener un origen aislado, como en una partícula viral o en un plásmido bacteriano, ésta se extendería por la población de forma infectiva, homogeneizándola en un acoplamiento entre la mecánica de cambio y el proceso de fijación ecológica, pudiendo, al mismo tiempo actuar como detonantes para los mecanismos de potenciación evolutiva.

Finalmente, se considera que, aunque las condiciones iniciales expuestas (los grados de dimensión fenotípica y poblacional), generarían un enorme impacto sobre los procesos

de fijación y estabilización, también sería necesario considerar la importancia de las **condiciones circunstanciales** del entorno en estos procesos. Diversos factores como son la densidad poblacional, la existencia de flujos migratorios, la construcción de nicho, etc., tienen una reconocida influencia sobre los cambios demográficos y los procesos ecológicos. Sin embargo, quizá el factor más relevante a considerar en este punto sea la propia estructura de las redes ecológicas, las cuales constituyen una compleja maraña de relaciones inter e intraespecíficas que, como exponía Margulis, no podría ser diseccionada en los dudosos términos socioeconómicos que imperan en la literatura ortodoxa. Las relaciones positivas (simbiosis, comensalismo, endosimbiosis), negativas (depredación, competencia, parasitismo) o neutras (amensalismo) son categorías estancas que no serían representativas de la compleja red de interacciones retroalimentadas, que van más allá del individuo y de los pares de especies. Estas redes conectarían un sistema completo y coherente, el ecosistema, cuya realidad última sería fundamentalmente simbiótica e interdependiente.

Bajo esta perspectiva, se considera que la integración de los sujetos en esta red, y la fijación temporal de los caracteres que portan, dependería de su capacidad para conectarse de forma coherente en la estructura ecológica preexistente. Se entiende que, en este sentido, el concepto de adaptación es homologable al de **coherencia ecológica**, una resonancia completa e inherente entre el medio y los organismos bajo un régimen de *estabilidad dinámica*. La falta de coherencia conllevaría, en última instancia, la inviabilidad postnatal del individuo y, por lo tanto, podría considerarse que el medio estaría ejerciendo un segundo tipo de restricción que, sumada a las restricciones internas, limitaría el espectro de variabilidad. De hecho, mientras que las *restricciones internas* implicarían la necesidad de una mínima coherencia sistémica y de construcción del organismo, destruyendo las organizaciones inviables, las *restricciones ecológicas o externas* determinarían la capacidad de supervivencia, en términos absolutos, en función de la coherencia con el medio. O dicho de otro modo, la integración en el ecosistema, en su aspecto biótico y abiótico, establecería unos límites basales de supervivencia, y estos límites sesgarían de nuevo la variabilidad de las organizaciones, por lo demás viables. Aunque este concepto de restricción externa pueda quizá parecer una forma enmascarada y difusa de apartarse del término selección natural para describir el mismo fenómeno, se considera que en verdad existen diferencias capitales que requieren de un punto y aparte.

Como se argumentó a lo largo del primer capítulo y con las críticas clásicas del cuarto, la noción de que la biodiversidad depende de una mínima coherencia con el entorno, y que la falta de la misma conlleva la inviabilidad y destrucción de las organizaciones, se remonta con mucho a Darwin. En este sentido, quizá Cuvier fuese un exponente en lo

referente a la importancia de los sesgos poblacionales y las extinciones en la composición de los ecosistemas a lo largo del tiempo (Galera 2002, Løvtrup 1987). Por lo tanto, se entiende que los sesgos de viabilidad producidos por catástrofes ambientales, que abarcan desde la caída de un meteorito hasta la aparición en escena del oxígeno atmosférico, así como la acción directa de las condiciones ambientales sobre la supervivencia de mínimos adaptativos, no son en absoluto dominio de la selección natural de Darwin. Salvando los problemas epistemológicos del término, se entiende que el concepto “*selección natural*” hace referencia, única y exclusivamente, a aquellos fenómenos de supervivencia diferencial mediados por la competencia entre organismos por lo demás viables. Esta es una puntualización probablemente controvertida tras 150 años sin una definición concreta, pero, al menos, parece operativa y coherente con las aportaciones reales del darwinismo. Esto excluiría a todos aquellos fenómenos de restricción que juegan con la viabilidad en términos absolutos, ya sean de corte ecológico (coherencia ecosistémica) o biológico (redes celulares y constricciones del desarrollo). Por lo tanto, se entiende que el concepto de selección natural haría referencia a un fenómeno de reproducción y supervivencia diferencial mediada por competencia y, bajo esta puntualización necesaria, dicho término no abarcaría todas las restricciones posibles (incluyendo sesgos demográficos, extinciones e inadaptaciones), sino que éste sólo podría ser considerado como un tipo excepcional y muy específico de restricción que implica elevados niveles de competencia, variabilidad individual y un alto grado de determinismo genético. En cualquier caso, dado el dudoso cumplimiento de estas y de otras premisas, así como las graves deficiencias epistemológicas del término, se considera que el concepto de selección natural es inoperante e inadecuado en términos generales.

En resumen, las categorías descritas en la mecánica de cambio podrían ser complementadas por aquellas destinadas a la definición de los procesos de fijación demográfica y ecológica, para analizar la evolución y la diversidad biológica de una manera amplia y coherente. Sin embargo, como se dispone a desarrollar, ambas aproximaciones aún pueden cohesionarse entre sí, y con otros conceptos del paradigma sistémico, para articular una dinámica evolutiva que recogería no sólo el origen de las novedades y de la biodiversidad, sino también los patrones historiográficos de las filogenias y del registro fósil.

5.5. Dinámica evolutiva de los sistemas biológicos

La mecánica de cambio y los procesos ecológicos de fijación demográfica permitirían una descripción de las trayectorias evolutivas. Ambas aproximaciones no serían excluyentes, de hecho, se considera posible articularlas de manera coherente para poder establecer

una dinámica general del fenómeno evolutivo. En este apartado se propone dicha dinámica evolutiva que, además de incluir los enfoques anteriores, importaría conceptos de las ciencias de la complejidad (como son las cuencas de atracción, los espacios fase o los puntos de bifurcación) a la biología evolutiva. Con ello se pretende cohesionar conceptos distantes para resolver buena parte de las anomalías y los vacíos acumulados por la síntesis moderna a lo largo de décadas de excepciones e insatisfacciones y, especialmente, para afrontar la falta de coherencia entre los fenómenos micro y macroevolutivos, que se manifiesta tanto desde una perspectiva paleontológica como neontológica.

En gran medida, esta dinámica lo que trata de describir es una situación fluctuante, entre la robustez y el cambio, de los sistemas biológicos en la base de los fenómenos evolutivos, que se manifestaría a un nivel paleontológico a través del equilibrio puntuado y a un nivel neontológico mediante la paradoja de la robustez. Aunque ambos conceptos, el equilibrio puntuado y la paradoja de la robustez, han aparecido sucesivamente a lo largo del texto, se considera importante volver la atención sobre ellos en este punto.

El patrón del *equilibrio puntuado* fue explícitamente publicado en 1972 por Stephen Jay Gould y Niles Eldredge, aunque sus consideraciones elementales parecen haber circulado de forma recurrente en los círculos paleontológicos con mucha anterioridad (Gould 2004, Depéret 1922). En síntesis, el equilibrio puntuado sostiene que las especies fósiles aparecen de forma abrupta en el registro, sin pasar por una cadena gradual de intermediarios, y su morfología se mantiene relativamente constante durante periodos de estasis evolutiva que comprenden entre uno y diez millones de años (Eldredge y Gould 1972, Gould y Eldredge 1993, Gould 2004). El equilibrio puntuado, por lo tanto, describe una pauta general en la aparición y desaparición de las especies fósiles, incluso en las series filogenéticas de alta conservación, que confirmaría las percepciones tradicionales de la paleontología y refutaría el patrón continuo y uniforme predicho por el gradualismo filético neodarwinista. Tal como indican Gould y Eldredge:

“... *We claimed no new discovery, but only a novel interpretation for the oldest and most robust of palaeontological observations: the geologically instantaneous origination and subsequent stability (often for millions of years) of palaeontological <morphospecies>...*” (Gould y Eldredge 1993).

Además, la teoría del equilibrio puntuado incorpora una explicación para la descripción del fenómeno, que, en esencia, recoge el modelo peripátrico de especiación de Mayr, el cual considera que las nuevas especies evolucionarían gradualmente en los márgenes de

las poblaciones sin dejar evidencias paleontológicas debido a su baja representatividad, mientras el núcleo permanece invariante bajo las condiciones selectivas de dichos márgenes, hasta un momento en el que las condiciones ambientales cambian y la nueva especie (hasta entonces marginal) se expande y reemplaza a su predecesora (Ibíd., Eldredge y Gould 1972). Sin embargo la adhesión de Eldredge y Gould al aparato teórico del neodarwinismo no parece una decisión científicamente objetiva, porque, según relata este autor:

“... No seleccionamos esta teoría porque fuese la que más se ajustaba a la pauta paleontológica que queríamos validar. Si escogimos la formulación de Mayr fue porque su teoría alopátrica representaba la visión más ortodoxa y convencional de la especiación entonces disponible en la literatura neontológica, y se nos había encomendado la tarea de aplicar la visión evolucionista estándar al registro fósil...” (Gould 2004, p. 811).

Por lo tanto, esta adhesión se debería en buena medida a una estrategia para minimizar mayores presiones por parte del colectivo ortodoxo. De hecho, aunque el creciente número de evidencias no ha hecho más que añadir peso a la realidad del patrón paleontológico descrito por el equilibrio puntuado (para una revisión exhaustiva ver Gould 2004, p. 855-903), el modelo peripátrico carece todavía de un sustento sólido. El mismo autor indica:

“... La predominancia de la pauta del equilibrio puntuado está ahora sobradamente documentada, pero su justificación teórica más obvia es ahora contemplada con escepticismo. Por lo tanto, o el equilibrio puntuado está muy equivocado (una proposición que, como parte interesada, me parece improbable –aunque obviamente posible– en vista de la extensa documentación favorable) o debemos encontrar otra justificación de la preeminencia del equilibrio puntuado en la historia de la vida...” (Ibíd. p. 828).

Esta pérdida de credibilidad sobre el proceso neodarwiniano de Mayr podría inclinar la balanza hacia la explicación más evidente y parsimoniosa para este fenómeno, la cual ha sido rechazada sucesivamente por la ortodoxia darwinista: que el patrón del registro sería un reflejo directo la dinámica evolutiva de las especies. Esto llevaría a reconsiderar el saltacionismo como una explicación válida para las pautas temporales de las trayectorias

filogenéticas. Ciertamente, Eldredge y Gould siempre han mantenido al saltacionismo fuera de las bases del equilibrio puntuado. Si bien este último autor coqueteó con el mismo en alguno de sus ensayos (Gould 2006b), sólo consideró en su última obra la posibilidad de que los mecanismos de cambio saltativo estuvieran implicados en la generación del equilibrio puntuado:

“... El equilibrio puntuado simplemente requiere que cualquier mecanismo de especiación propuesto sea lo bastante rápido y local como para aparecer como una puntuación a <escala geológica>. Si los entiendo correctamente, la mayoría de los mecanismos alternativos funcionan aun más rápidamente que el modo convencional en el que afianzamos nuestra teoría. [...] Por lo tanto, si estos mecanismos alternativos resultan ser válidos con frecuencias relativas significativas, el equilibrio puntuado solo puede salir reforzado...” (Gould 2004 p. 811).

De hecho, no son pocos los autores han explorado esta relación entre saltacionismo y equilibrio puntuado a lo largo de la última década, confirmando la validez de estos fenómenos y argumentando cómo los saltos fenotípicos serían una explicación razonable al patrón exhibido por el registro fósil (Theißen 2009, Sandín 1997, 2006, Sapp 2010, Løvtrup 1987, Lanyon 2010, Carrión y Cabezudo 2003, Maresca y Schwartz 2006, Erwin 2000, Oliver y Greene 2011).

Por otro lado, la *paradoja de la robustez*, previamente presentada, supone una aproximación ontogenética y neontológica basada en los principios de robustez y canalización durante el desarrollo embrionario, y se considera que ésta sería complementaría a la aproximación filogenética y paleontológica del equilibrio puntuado. Es conveniente recordar que la paradoja de la robustez aparece al confrontar la característica estabilidad y robustez de los programas ontogenéticos (de los sistemas biológicos en general) con las premisas de cambio isotrópico y variabilidad ligera de la que dependería la selección natural para producir una transformación gradual. Puesto que el desarrollo se canaliza y las mutaciones se tamponan, los cambios genéticos tienden a no manifestarse como cambios fenotípicos, y, por lo tanto, no podrían ser seleccionados para producir una evolución como la predicha por el neodarwinismo (Gilbert y Epel 2009).

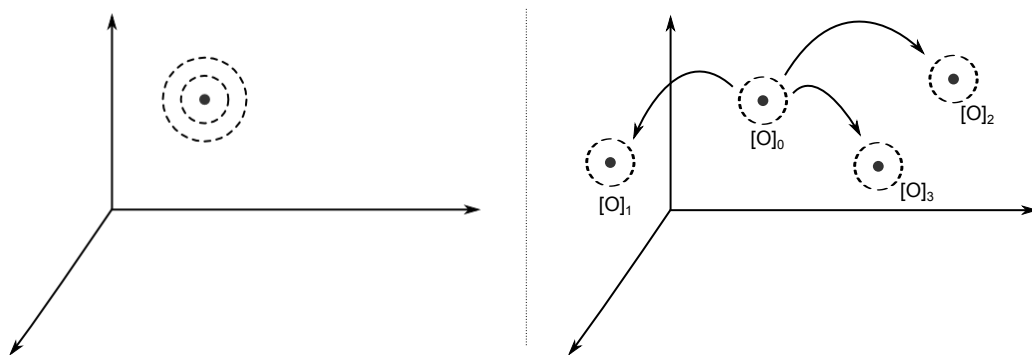
Esta paradoja puede ser resuelta al aceptar que la generación y la manifestación de los cambios en la organización biológica ocurre de manera puntual, en momentos en los que las perturbaciones ambientales provocan un estrés fisiológico, citológico y/o genómico suficiente como para superar los umbrales de robustez del sistema y liberar los nuevos

caracteres fenotípicos (Ibíd.). Pero, además, sería en estos momentos puntuales cuando, según las evidencias expuestas en el tercer capítulo, los mecanismos de potenciación evolutiva entrarían en juego, promoviendo la reestructuración física de los cromosomas, la reordenación de los genomas y la recombinación de la información biológica; y aplicando las categorías anteriores, estos cambios podrían tener una magnitud y dimensión poblacional dependiente de la magnitud del estímulo, de la historia del sistema y de los desequilibrios probabilísticos dados por las restricciones y la promoción selectiva de ciertos eventos. Por todo ello se plantea que ambos fenómenos, equilibrio puntuado y robustez biológica, están íntimamente ligados, y que el equilibrio puntuado no sería más que el patrón paleontológico normal y esperable ante una dinámica de cambio acotada temporal y morfológicamente bajo las premisas paradójica de la robustez. Y, como se ha propuesto previamente, estas consideraciones podrían ser planteadas dentro del paradigma sistémico para definir una dinámica evolutiva que, además de integrar las nuevas aproximaciones evolutivas de la genómica estructural, de la epigenética, de la biología del desarrollo y de la paleontología, sería coherente con el comportamiento general de los sistemas complejos adaptativos, sugiriendo cierto isomorfismo que reconciliaría la biología evolutiva con la termodinámica del no equilibrio y las ciencias de la complejidad.

En este sentido, se plantea que la evolución orgánica no sería el resultado de una serie de leyes particulares y restringidas a la materia viva, como no sería un fenómeno excepcional y aislado del universo. La evolución sería la manifestación de las mismas dinámicas que gobiernan los sistemas disipativos, sólo que dentro de unos sistemas de excepcional complejidad que llamamos organismos y ecosistemas. Tal como indican Sagan y Schneider:

“... Los sistemas disipativos [...] mantienen su estado estable de baja entropía a base de importar materia y energía a través de sus fronteras. Los sistemas disipativos son sistemas dinámicos de no equilibrio, abiertos y con gradientes internos. Degradan energía y exhiben ciclos materiales y energéticos. Las estructuras disipativas adquieren complejidad mediante la exportación – disipación – de la entropía del entorno...” (Sagan y Schneider 2009 p. 118).

Una consideración que sería, por tanto, aplicable a todos los sistemas disipativos, sean vivos o inertes. Por lo tanto, se sugiere que los patrones característicos que aparecen en las dinámicas de los sistemas disipativos inorgánicos, como, por ejemplo, en las células de Bénard, podrían encontrarse también en los sistemas biológicos, a través de una dinámica evolutiva basada en los principios de robustez y potenciación bajo la mecánica antes descrita. Esta sería una dinámica bifásica, dividida en una fase de *estabilidad dinámica* de



- **Figura 5.4:** Dinámica evolutiva para los sistemas biológicos. Izquierda: representación en un espacio teórico para una organización durante la estabilidad dinámica. En esta fase la organización se mantiene en un estado estable dentro de la cuenca de atracción que generan los fenómenos de robustez, y la variación es solo posible dentro de unos límites de plasticidad genética, epigenética y fenotípica. Derecha: saltos de organización durante el pulso evolutivo. La organización original $[O]_0$ no se desplaza por el espacio fase de forma uniforme y continua, sino que salta hacia una serie de estados posibles (las nuevas organizaciones $[O]_1$, $[O]_2$, $[O]_3$) dentro de los parámetros definidos por los vectores de promoción, restricción y contingencia.

las organizaciones y una fase de *pulso evolutivo*, implicada en la aparición de novedades (figura 5.4).

Previamente se ha planteado que la evolución podría ser descrita como el cambio en la organización de los sistemas biológicos a lo largo del tiempo, a través de fenómenos naturales. Aceptando la argumentación presentada hasta este punto, se plantea que la organización de un sistema biológico permanecería esencialmente estable, mediante los mecanismos de robustez y canalización, a lo largo de prolongados periodos de estasis evolutiva. Bajo esta situación, la robustez biológica sería consecuente con la idea de una cuenca de atracción, en cuyo interior se encontraría el estado estable definido por la organización, la cual se comportaría como un atractor. En consecuencia, las alteraciones sobre la organización tenderían a canalizarse hacia el estado estable, limitando la capacidad de desplazamiento dentro del espacio teórico más allá de la cuenca de atracción. Esta situación, no sorprendentemente, coincidiría con lo que generalmente se denomina “*estabilidad estructural*” en un sistema disipativo, que Montero y Morán describen de la siguiente manera:

“... un sistema es estructuralmente estable para un determinado valor de los parámetros de control si pequeñas variaciones de alrededor de ese valor no modifican cualitativamente el comportamiento del sistema, o lo que es lo mismo,

el <retrato> que del sistema podemos hacer en el plano de fase se mantiene inalterado...“ (Montero y Moran 1992).

El periodo en el cual un sistema biológico presentaría dicha estabilidad estructural, en consecuencia de una situación de alta robustez y baja potenciación evolutiva que llevaría al mantenimiento de un estado estable dentro de unos límites de variación definidos, es lo que, recuperando la terminología original de Mivart (1871) y paralelamente adoptada por otros autores (Agudelo en Sandín et al. 2003, Goodwin 1998), se denomina como fase de **estabilidad dinámica**. Bajo este régimen de estabilidad dinámica, el estado de los sistemas se sincronizaría continuamente con el de su entorno, a través de fenómenos adaptativos que, si bien no modifican sustancialmente el núcleo de la organización, permitirían un correcto ajuste de la misma mediante la interacción directa con el medio durante la ontogenia (Ozgul et al. 2009, Gilbert y Epel 2009), las modificaciones periféricas de las GRN (Erwin y Davidson 2006, Ciliberti et al. 2007), la adaptación fisiológica y herencia epigenética (Gilbert y Epel 2009, Jablonka y Raz 2009), y por procesos poblacionales capaces de modificar plásticamente la fuerza de conexión dentro de las redes ecológicas en función de las circunstancias cambiantes (Van Veen et al. 2008, Thompson 2008, Petanidou 2008, Ings et al. 2009). Como consecuencia, esta situación de normalidad se mantendría en el tiempo, generando patrones de estasis en el registro fósil, el cual sería un reflejo de la robustez y la capacidad de adaptación. Durante la fase de estabilidad dinámica tomaría protagonismo la robustez del sistema, que, junto con la baja actividad de los mecanismos de potenciación evolutiva, garantizaría el mantenimiento del estado actual dentro de unos límites de variación genética, epigenética y de plasticidad fenotípica. Esto significa que, durante esta fase, la estabilidad no sería lo mismo que rigidez, sino que, por el contrario, se trataría de una fase en la que la organización se amoldaría a las necesidades cambiantes y a los procesos ecológicos y demográficos. Tal como defienden Wake y colaboradores en relación al equilibrio puntuado:

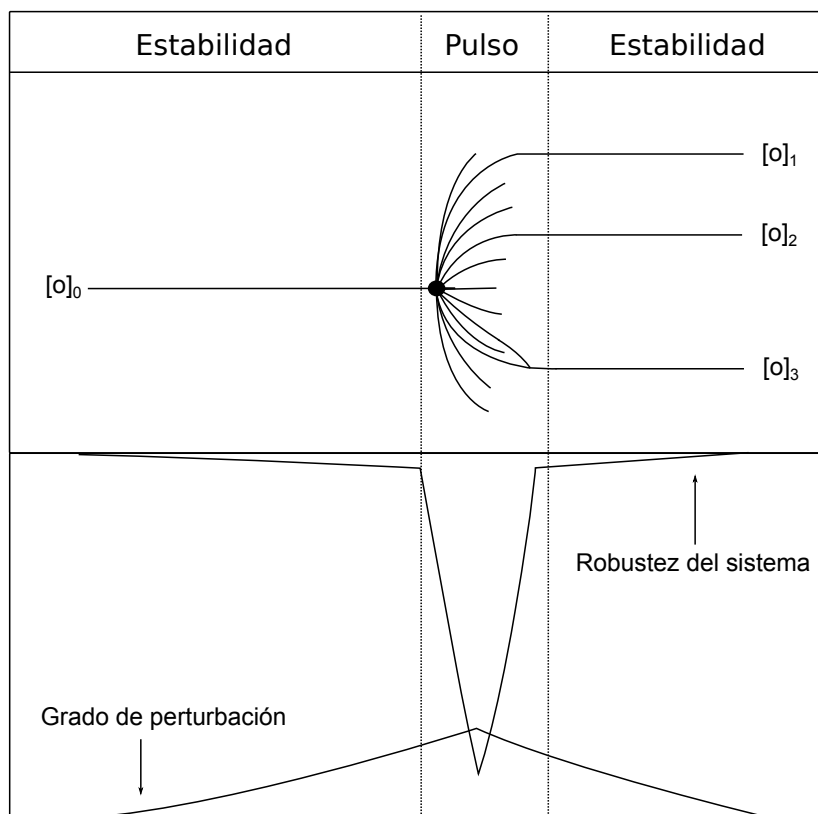
“... La estasis no es sino la forma más rígida de la estabilidad que satura los sistemas vivos. Los organismos han evolucionado como sistemas resistentes al cambio, incluso al cambio genético. Si bien las condiciones ambientales cambiantes pueden forzar finalmente un cambio en sistema, el sistema permanece estable y compensado hasta cierto punto crítico. El sistema vivo se contempla a veces como un títere, con gran número de hilos, controlado genéticamente, o como un pegote de masilla que puede fluir en cualquier dirección si se le aplica una fuerza (selección) suficiente. En nuestra metáfora el sistema vivo es como un globo que el entorno pincha con incontables agujas despuntadas sin llegar a reventarlo. El

sistema compensa los cambios medioambientales y genéticos y persiste con un mínimo de evolución...” (Citado en Gould 2004 p. 908).

Durante esta fase de estabilidad dinámica, las organizaciones podrían diversificarse y explorar sus límites de variación, lo que llevaría a la adaptación y al aislamiento de las formas relacionadas entre sí por un patrón de organización común. La adaptación jugaría entonces con los límites de la estabilidad sin abandonarla y sin innovar sobre ella. O dicho de otra forma, los procesos microevolutivos serían fenómenos de variación dentro de la estabilidad dinámica de las organizaciones. En estos periodos, las organizaciones de los sistemas biológicos explorarían sus límites, adaptándose y diversificándose en resonancia con el ambiente, aislándose e hibridando en un lienzo delimitado por los márgenes de su robustez.

Sin embargo, esta estabilidad podría ser perturbada, dado que cuando los sistemas biológicos entrasen en una situación de estrés fisiológico, citológico o genómico podrían darse las condiciones para que se pierda la robustez del sistema y los cambios en la organización excedan la capacidad de canalización. Bajo estas circunstancias, el sistema entraría en un estado inestable de alta creatividad, que se denomina **pulso evolutivo**, bajo el cual la organización cambiaría rápidamente y abandonaría su estado previo para dirigirse hacia nuevos estados estables, diversificándose en nuevas organizaciones o colapsándose en el intento. Dicho de otro modo, los pulsos evolutivos ocurrirían en respuesta a un desequilibrio entre el estado del medio y de los organismos, los cuales experimentarían una serie de perturbaciones que dispararían los mecanismos de potenciación evolutiva y acabarían por superar la robustez que les estabiliza dentro de su estado de organización, forzando su salto hacia nuevos estados. Por lo tanto, bajo esta perspectiva, lo esperable no sería que la organización se desplace lenta y gradualmente por el espacio teórico a lo largo de las generaciones, sino que salte de un estado estable a otro distinto de manera crítica y abrupta dentro del limitado espectro de soluciones posibles, del mismo modo que se producen los cambios de fase bacterianos (Van der Woude 2006), las fluctuaciones entre lisis y lisogenia víricas (Kitano 2004) y otros fenómenos de cambio en los sistemas dinámicos, orgánicos e inorgánicos, que fueron planteados en la segunda parte de esta tesis (figura 5.5).

De hecho, esta fase de pulso evolutivo coincidiría con el comportamiento crítico de los sistemas disipativos, en los cuales *“las inestabilidades y saltos a nuevas formas de organización son el resultado de fluctuaciones internas, amplificadas por bucles de retroalimentación positiva”* que derivan en puntos de bifurcación en los que *“el sistema cambia abruptamente y aparecen nuevas formas de orden”* (Capra 2009). Un punto de bifurcación se define como



► **Figura 5.5:** Descripción de la dinámica evolutiva para los sistemas biológicos. Superior: trayectoria de la organización inicial $[O]_0$ a lo largo del tiempo. Inferior: relación entre el grado de perturbación y la robustez del sistema durante ese mismo periodo.

un “punto crítico en el espacio de parámetros de control para el cual se da un cambio cualitativo de algún tipo, en el comportamiento o características de las soluciones del sistema” (Montero y Moran 1992), o lo que es lo mismo:

“... un punto de bifurcación constituye un umbral de estabilidad en el que la estructura disipativa puede o bien derrumbarse, o bien trascender hacia uno o varios nuevos estados de orden. Lo que suceda exactamente en ese punto crítico dependerá de la historia previa del sistema. Según el camino que haya tomado para llegar al punto de inestabilidad, seguirá uno u otro de los canales accesibles a éste...” (Capra 2009).

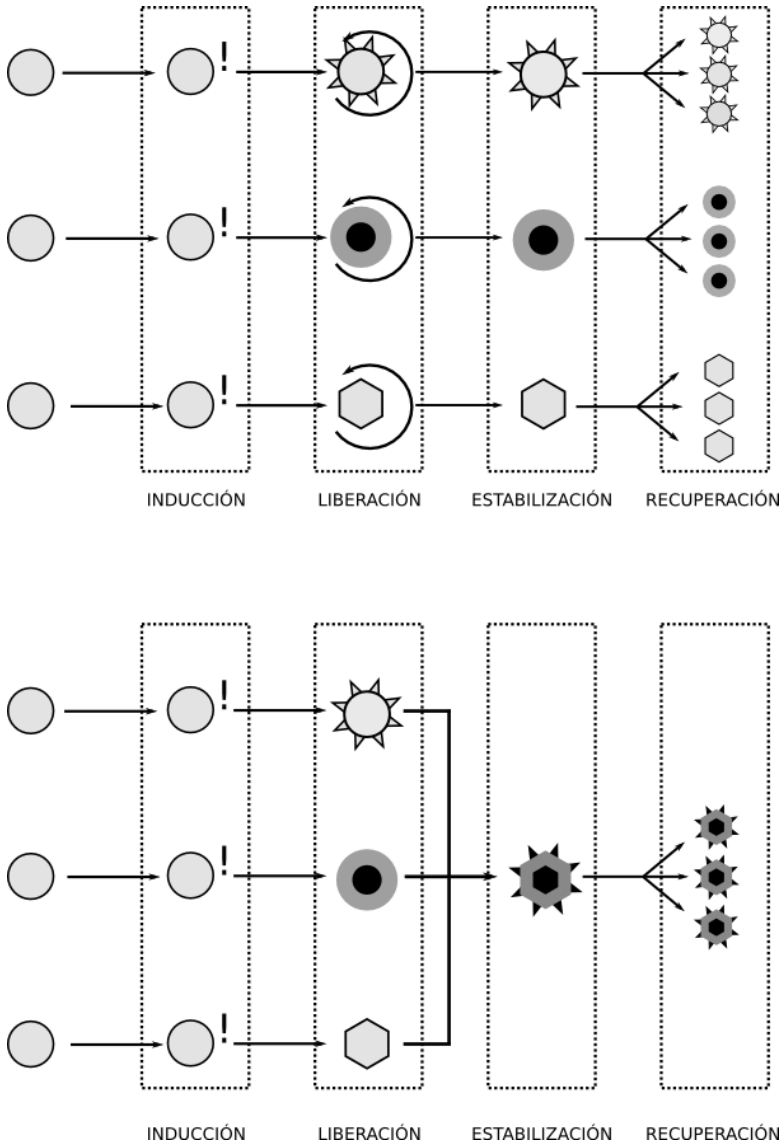
De este modo, durante el proceso de reorganización que seguiría a la perturbación en los

pulsos evolutivos, los sistemas biológicos estarían entrando en un bucle de retroalimentación positiva (mediado por la transposición de TE, la movilización de ERV y la acción de otros sistemas de potenciación) que amplificaría la respuesta favoreciendo el que se alcance rápidamente un nuevo estado estable. Una vez alcanzado dicho estado, el sistema se estabilizaría y recuperaría la robustez, desarrollando bucles de retroalimentación negativa que generarían una nueva cuenca de atracción en torno a la nueva organización. Por lo tanto, esta fase de pulso evolutivo sería isomorfa a las dinámicas críticas (basadas en puntos de bifurcación) descritas previamente para diversos sistemas, desde las células de Bénard y la formación de las tormentas, hasta la manifestación de enfermedades (Kitano 2004) o la estabilización de los destinos celulares (Huang et al. 2005). Por otra parte la aparición de un número limitado de soluciones alternativas en los puntos de bifurcación, tal como queda descrita en la dinámica general de los sistemas disipativos, podría ser asociada a los patrones de cambio coordinado que surgirían como consecuencia de los mecanismos de potenciación durante las fases de pulso evolutivo.

Bajo este panorama, se considera que la respuesta coordinada y sincrónica de varios sujetos dentro de un ecosistema o población podría ocurrir cuando sistemas con organización homóloga son sometidos a la misma historia de perturbaciones, entrando en un punto de bifurcación en un lapso de tiempo coincidente. Teniendo en cuenta los vectores de la mecánica de cambio, por los cuales los cambios evolutivos no serían equiprobables sino que obedecerían a la promoción, la restricción y la contingencia del sistema, las soluciones alternativas del sistema podrían ser recurrentes, además de temporalmente coincidentes.

Desde una perspectiva mecánica, dado que TE y virus presentan preferencias de inserción variables, pero en ningún caso aleatorias, sería de esperar que los cambios introducidos por estos pudieran ser, en mayor o menor medida, repetibles dentro de una población bajo las mismas condiciones estresantes. Además, las modificaciones epigenéticas y los mecanismos de hipermutación localizada presentan una regulación marcada que dirige los cambios hacia dianas específicas. De esta forma, bajo un régimen de pulso evolutivo, la reproducción y la HGT entre aquellos individuos de la población que han alcanzado nuevas organizaciones compatibles entre sí, aunque no necesariamente equivalentes, así como la autofecundación, permitiría la estabilización de estas nuevas organizaciones a través de una secuencia de eventos poblacionales (figura 5.6).

Esta situación llevaría a la aparición discreta de nuevos estados a partir de la organización ancestral, generando un patrón de diversificación no necesariamente dicotómico ni seriado. De hecho, el binomio potenciación-estabilización que se daría durante los pulsos evolutivos, por medio del cambio coordinado-reticulado y la fijación de las nuevas



- **Figura 5.6:** Posible secuencia de eventos poblacionales durante la dinámica evolutiva descrita. Cada figura representa a un individuo (o un conjunto de individuos con organizaciones homólogas capaces de producir las mismas respuestas bajo circunstancias comunes) que entra en fase de pulso evolutivo bajo un agente estresante o una combinación de perturbaciones. La secuencia sería la siguiente: 1) inducción y acumulación de cambios sin manifestación fenotípica, 2) liberación de los cambios de manera crítica y la aparición de nuevos tipos de organización, 3) estabilización de los mismos a través de la autofecundación y/o la reproducción entre individuos homólogos (imagen superior), o aparición de organizaciones híbridas estables a través del sexo y la HGT (imagen inferior), y 4) recuperación del efectivo poblacional y vuelta a la estabilidad dinámica.

organizaciones a través del sexo y la HGT, estaría confrontado con la noción del ancestro, como último individuo responsable de la formación de un linaje o carácter, dado que las novedades del grupo (autopomorfías) podrían surgir como resultado del “consenso” bajo un estado de alta creatividad que protagoniza la población como sujeto colectivo. Por lo tanto, bajo este modelo no sólo sería posible, sino predecible, la aparición de escisiones múltiples (figura 5.5) en los momentos críticos de bifurcación. Se considera que la inclusión teórica de este patrón de diversificación es plausible e interesante, dado que permitiría resolver las incongruencias de algunas filogenias sistemáticas e incluso situarse en la base de las radiaciones evolutivas.

En resumen, bajo esta propuesta, el cambio evolutivo estaría inducido y promocionado ante situaciones de alta inestabilidad y perturbación dentro de los sistemas biológicos. La coordinación entre el organismo y el medio permitiría una adaptación continua y plástica a las fluctuaciones moderadas, pero también la reorganización y la rápida adopción de nuevos estados en los puntos de bifurcación, que surgirían durante los pulsos evolutivos. Aun considerando que se trataría de eventos de cambio discreto, estos pulsos estarían sujetos a varios condicionantes que modularían su tiempo, magnitud y dimensión poblacional, implicando que esta sería una dinámica general, aplicable por igual a fenómenos evolutivos de pequeña y gran escala. Mientras que una leve inestabilidad ambiental o citológica podría inducir una actividad moderada y tener efectos limitados sobre una población aislada, las graves crisis ambientales podrían crear un verdadero estallido de potenciación capaz de modificar profundamente las organizaciones, producir avalanchas coevolutivas a través de fenómenos de transfección de virus endógenos y potenciación de HGT, e incluso acabar por remodelar los ecosistemas en una secuencia acoplada de extinción e innovación evolutiva. Estas modificaciones podrían acumularse durante el tiempo que permanece el estímulo y hasta que se alcanza de nuevo cierta estabilidad, dejando abierta una ventana de acción a los cambios, que podrían expresarse progresivamente o liberarse de forma crítica durante la inducción ambiental.

Este último supuesto sería coherente con los resultados de los modelos de criticidad autoorganizada, aunque bajo una explicación mecánica diferente, expuestos por Sneppen y sus seguidores, quienes sostienen que “*large dynamical systems have a tendency to evolve or self-organize into a <critical> non-equilibrium state characterized by burst or avalanches of dynamical activity of all sizes*” (Sneppen et al. 1995). Durante estas crisis ecológicas, la exploración de nuevos estados de organización mediante los mecanismos de potenciación podrían llevar implícito un grave incremento en las alteraciones inviables dentro de la población, que se manifestaría a través de la muerte de los individuos y del incremento sustancial de problemas reproductivos (estados abortivos). Bajo este supuesto, el mismo

pulso evolutivo estaría implicado en las extinciones, acoplado causalmente la macro-evolución y las radiaciones evolutivas con los grandes eventos de extinción observados en el registro fósil. En el próximo apartado se explorará esa relación más en detalle y se tratará de justificar cómo algunos de los mayores rompecabezas macroevolutivos podrían ser abordados alternativamente bajo esta propuesta.

5.6. Extinción, radiación y filogenia

Las radiaciones evolutivas se caracterizan por la aparición rápida, en ocasiones súbita, de varias formas interrelacionadas que exhiben características comunes en diferente grado o distribución. La creación de cadenas de divergencia gradual para los caracteres en los fenómenos de radiación del registro fósil, así como el establecimiento de relaciones de ancestro-descendencia, es un ejercicio altamente especulativo y de unos resultados efímeros, tal como lo demuestran las continuas revisiones de las filogenias. De hecho, en tiempos recientes, con la aparición de cada nuevo dato se tiende a desmontar, más que a afianzar, las hipótesis filogenéticas previas (Philippe et al. 2011, Gibbons 2011, Valentine 2004, Dagan et al. 2008), llegando hasta una situación de inestabilidad general. Esta inestabilidad se uniría a los problemas inherentes de la filosofía sistemática, como la insensibilidad a homoplasias y la marginalidad de las politomías frente a las dicotomías como reflejo de patrones de diversificación naturales (Jones y Blaxter 2005, Carrión y Cabezudo 2003, Jeremiin et al. 2005, Valentine 2004), sugiriendo una necesidad de reconsiderar tanto los métodos como la teoría aplicada.

En este apartado se argumentará cómo la dinámica evolutiva descrita previamente puede servir para llevar a cabo una reinterpretación radical de los eventos de radiación evolutiva, la cual resolvería coherentemente buena parte de las incongruencias de la sistemática darwinista, al ajustarse tanto a los datos presentados en partes anteriores como a los registros historiográficos (paleontológicos y neontológicos) de los grandes rompecabezas macroevolutivos y de las radiaciones menores.

Quizá uno de los fenómenos más llamativos del registro fósil es el acoplamiento que parece darse entre los principales eventos de extinción masiva y las sucesivas radiaciones evolutivas (Sandín 1997) que, tras un breve periodo de tiempo geológico (Chen y Benton 2012), recuperan la biodiversidad y reorganizan las redes ecológicas. Sorprendentemente, tanto las extinciones masivas como las sucesivas radiaciones son fenómenos bien conocidos en el registro fósil, mientras que las causas finales subyacentes a las mismas son en gran medida desconocidas, más allá de las narrativas darwinistas que consideran

el acoplamiento entre radiación y extinción como una consecuencia de una relajación de las presiones selectivas del ambiente y la oportunidad de explorar los morfoespacios. Bajo esta perspectiva, la creatividad que se manifiesta en las radiaciones evolutivas sería fruto de la misma mecánica de mutación azarosa y selección que actúa en los prolongados períodos de estasis, la cual simplemente estaría sujeta a menores restricciones por parte del medio. Por lo tanto, desde la ortodoxia darwinista, los mismos procesos microevolutivos que son propuestos para explicar los cambios extremadamente lentos en las poblaciones, y que comprometen dilatados períodos de tiempo para observar algún resultado, son invocados en los fenómenos acelerados de radiación. Sin embargo, las diferencias de grado y tiempo entre ambos procesos son evidentes e incongruentes, porque, según los datos paleontológicos en coherencia con el equilibrio puntuado, la duración media de las especies animales oscilaría entre uno y diez millones de años (Ma) (Sandín 1997). Como explica Gould:

"... La estasis es un dato, y potencialmente documentable en cualquier serie bien muestreada de fósiles persistentemente abundantes a lo largo del intervalo temporal requerido; esto es, la mayor parte de la duración de una especie promedio en un taxón dado, desde alrededor de un millón de años para las formas de evolución rápida (o quizá más minuciosamente estudiadas, o más ricas en caracteres complejos) como los ammonites o los mamíferos, hasta entre 5 y 10 millones de años para los invertebrados marinos <convencionales>..." (Gould 2004 p. 869).

Por poner un ejemplo ilustrativo, desde la extinción del Cretácico-Terciario (K-T), cuya macrofauna terrestre era representada fundamentalmente por arcosaurios y los mamíferos mantenían una morfología relativamente indiferenciada, hasta el inicio del Eoceno, en el cual aparecen los principales órdenes de mamíferos (incluyendo quirópteros, cetáceos o proboscídeos), tan solo transcurren diez millones de años. Esto supone que en la evolución desde un mamífero indiferenciado del Cretácico superior hasta *Protitanops* (Perissodactyla) o *Basilosaurus* (Cetacea) deberían haber existido tan solo entre una y diez especies precursoras, lo que implica un cambio evolutivo saltativo o cuanto menos acelerado. Tal como expone Steven Stanley:

"... Supongamos hipotéticamente que queremos formar un murciélago o una ballena, separados por su antecesor común algo más de 10 millones de años mediante un proceso de transformación gradual... si una cronoespecie media dura un millón de años, o incluso más, y tenemos a nuestra disposición sólo diez o

quince millones de años, entonces sólo tenemos diez o quince cronoespecies... para formar una sucesión continua de descendencia conectando nuestro diminuto mamífero primitivo con un murciélago o una ballena. Esto es evidentemente absurdo [si admitimos que las] cronoespecies, por definición pasan gradualmente de una a otra, y cada una de ellas muestra muy poco cambio. Una cadena de diez o quince de éstas podría llevarnos de una pequeña forma de roedor a otra ligeramente diferente, quizá representando un nuevo género, ipero no a un murciélago o a una ballena!..." (Stanley 1981, citado en Sandín 1997).

Esta fauna presenta unas características únicas que no muestran una relación de gradualidad con la fauna del periodo anterior, sino que radia rápidamente tras el límite K-T. Tal como reconoce George Gaylord Simpson:

"... El más asombroso acontecimiento en la historia de la vida sobre la Tierra, es el cambio que ocurrió del Mesozoico, edad de los reptiles, a la edad de los mamíferos. Parece como si el telón hubiese caído repentinamente sobre un escenario en el que todos los papeles habían sido desempeñados por los reptiles, especialmente los dinosaurios, en un número enorme y con una variedad sorprendente, y se hubiese vuelto a levantar inmediatamente para poner de manifiesto idéntica escenografía, pero con un reparto enteramente distinto..." (Simpson et al. 1957, citado en Sandín 2002).

Un remplazo radical, como el aquí descrito por Simpson y por Stanley, no parece ajustarse a la gradualidad predicha por el paradigma darwinista, porque, como expone el paleontólogo Otto Schindewolf:

"... Según la teoría de Darwin, la evolución tiene lugar exclusivamente por la vía de pequeña y continua formación y modificación de especies. [...] Nuestra experiencia, obtenida de la observación del material fósil, contradice directamente esta interpretación. Nosotros encontramos que la estructura organizadora de una Familia o un Orden no surge como el resultado de modificaciones continuas en una larga cadena de especies, sino mas bien por medio de una repentina y discontinua remodelación del complejo tipo de Familia a Familia, de Orden a Orden, de Clase a Clase. Los caracteres que cuentan para las distinciones entre especies son completamente diferentes de los que distinguen un tipo de otro..." (Schindewolf 1993, citado en Sandín 2005).

Por lo tanto, sería necesario recurrir a una explicación alternativa que considere tiempos de evolución acelerados para las radiaciones posteriores a los fenómenos de extinción, como en el ejemplo del K-T.

De hecho, en función de la dinámica presentada en el apartado anterior, se plantea que sería posible y plausible un acoplamiento causal entre los fenómenos de extinción y de radiación, como consecuencia de las severas perturbaciones del medio que se asocian a las principales extinciones masivas. Durante los períodos de grave perturbación ambiental, distintos factores físicos (temperatura, radiación, estrés hídrico, etc.), químicos (elementos tóxicos, composición atmosférica, salinidad, pH, etc.) y biológicos (reestructuración de las redes ecológicas, epidemias, etc.), los sistemas biológicos se verían afectados selectivamente en función de sus sensibilidades particulares, y los vectores de la mecánica de cambio se ajustarían en peso y dirección en resonancia con las circunstancias. Como consecuencia del acotamiento generado por la restricción y la promoción, sería esperable que se produjesen desequilibrios probabilísticos en favor de la aparición rápida, e incluso recurrente, de modificaciones en los sujetos dentro las poblaciones, que entrarían en un régimen de alta creatividad que permitiría el salto hacia nuevos estados de organización. Sin embargo, se considera que la misma potenciación podría desembocar, con frecuencia, en efectos desestructurantes sobre la organización de los sistemas biológicos bajo régimen de pulso evolutivo, que se traducirían en estados fuera de los límites de viabilidad de las restricciones. Algo que sería coherente con una aceleración los procesos de extinción vinculada al descenso drástico del efectivo poblacional y de la tasa de natalidad de la población afectada. Como consecuencia de ambos efectos de la potenciación (creativo y destructivo), las poblaciones quedarían conformadas por un reducido número de individuos con nuevas organizaciones y caracteres, las cuales podrían acabar estabilizándose mediante los efectos de la reproducción, la HGT, la transfección de virus, etc.

Por lo tanto, las perturbaciones del medio por encima del nivel de robustez de los sistemas biológicos se encontrarían en la base de los fenómenos de extinción y evolución, los cuales estarían acoplados y tendrían magnitudes recíprocas. Porque, según se ha sugerido, mientras que una perturbación menor podría tener efectos evidentes pero aislados sobre la supervivencia y/o la potenciación evolutiva de una población, por ejemplo bajo estrés hídrico o térmico que afecta a la movilización selectiva de TE (Mansour 2007), una perturbación de carácter global podría afectar simultáneamente a múltiples parámetros sensibles y a un gran número de organismos y de especies a lo largo de varias generaciones, llevando al ecosistema a un punto de inflexión que culmina con la extinción de buena parte de la biodiversidad preexistente y con la rápida reestructuración de las redes ecológicas. De esta forma, en situaciones como las del límite K-T (que incluiría una coin-

cidencia de fenómenos como son caída de cuerpos extraterrestres, inversión magnética, intensa actividad volcánica acumulada y regresiones marinas), que habrían desembocado en profundas perturbaciones a nivel global (incendios a escala mundial, cambio climático, invierno nuclear y exposición a gases tóxicos), serían lo suficientemente potentes como para llevar a la biodiversidad global a un punto de inflexión en los términos aquí comentados.

Aunque el caso del límite K-T es sin ninguna duda el más mediático, y probablemente sea el mejor estudiado (entre otras cosas, dado que es el más reciente, las evidencias deben ser las más claras), otras graves crisis son equiparables e incluso mayores en lo que se refiere a sus consecuencias. Por ejemplo, se considera que extinción del Pérmico-Triásico, la mayor de todas las conocidas, podría haber sido consecuencia de la acción de diversos agentes, entre los que destacan la caída de cuerpos extraterrestres, vulcanismo extremo, cambios profundos en la climatología y en la concentración de gases atmosféricos, así como intoxicación global de los sistemas acuáticos por mercurio (Sanei et al. 2011, McElwain y Punyasena 2007). En cualquier caso, de nuevo sería plausible añadir a estos factores físicoquímicos aquellos efectos biológicos ya comentados (incluyendo extinciones concatenadas y la pérdida de efectivo poblacional por la potenciación hacia estados inviables y abortivos), lo que sería suficiente para explicar las bases de una extinción masiva que, paradójicamente, contendría el germen para la recuperación de los ecosistemas en los sucesivos millones de años, bajo la forma de aquellas poblaciones supervivientes y considerablemente modificadas. Por lo tanto, según este esquema, las radiaciones evolutivas acopladas a las extinciones serían el resultado de la estabilización, diversificación y recuperación poblacional de las organizaciones surgidas durante la extrema estimulación a la que sus predecesores estuvieron sometidos durante el periodo de potenciación. No obstante, aunque el acoplamiento entre extinción y radiación sería coherente, mecánicamente explicable y esperable ante ciertos eventos, ésta no sería una asociación estricta e inseparable. Es necesario insistir en que existirían grados de estimulación locales y específicos, que incluyendo también perturbaciones restringidas o de menor impacto, como a la colonización activa de nuevos nichos y hábitats, que conllevarían estados de pulso evolutivo moderados que favorecerían la rápida adaptación genética, epigenética y fenotípica. Del mismo modo, la plasticidad y la robustez de los sistemas biológicos ante los cambios embriológicos y genómicos no sería homogénea. Concretamente, los vegetales parecen ser más plásticos ante los cambios de este tipo (soportando hibridaciones y reordenamientos genéticos importantes sin que afecte a la viabilidad de los individuos), lo cual explicaría su resiliencia a los procesos extintionales (McElwain y Punyasena 2007, Carrión y Cabezudo 2003, Carrión 2003), pudiendo desarrollar estados de potenciación sin pérdida importante del efectivo poblacional durante los pulsos evolutivos.

Por otro lado, se considera que esta dinámica evolutiva sería coherente, además de con los remplazos paleoecológicos, con los patrones generales de biodiversidad de las radiaciones evolutivas. La innovación recurrente, la hibridación temprana y la HGT permitirían la manifestación de caracteres análogos y equivalentes en las nuevas organizaciones, surgidas en tiempo coincidente durante los puntos de bifurcación de los pulsos evolutivos. Esto permitiría explicar de forma alternativa la presencia de las mismas novedades, pero en diferente grado y disposición, que se observa en los mosaicos morfológicos de los fósiles de las radiaciones de mayor impacto, como son la de los primeros tetrápodos, las explosiones cámbrica y devónica, pero también casos más modestos como el problemático patrón de la filogenia humana.

El caso de la aparición de los primeros tetrápodos es especialmente ilustrativo. Lo que durante años fue considerado como un ejemplo “*de libro*” de evolución gradual y progresiva ha resultado ser, según estudios recientes, un complejo rompecabezas de fósiles en mosaico sin un ordenamiento temporal claro (Niedźwiedzki et al. 2010, Daeschler 2006). Y es que los fósiles atribuidos a la base de los tetrápodos, los elpistostégidos, exhiben en diferente grado una combinación modular de caracteres primitivos de los peces sarcoptérigios (cuerpos fusiformes, aletas pareadas, ausencia de sacro) con caracteres derivados, vinculados a la terrestreización (cráneo macizo, masificación, reducción y transformación de los radios en primordios de autópodos). Los intentos de establecer una cadena de evolución gradual entre estos restos han sido frustrados recientemente, tanto por la naturaleza en mosaico de las modificaciones, que ha conllevado la reconstrucción recurrente de la filogenia con cada nuevo fósil, como por la incongruente datación entre los restos óseos e icnitas (Niedźwiedzki et al. 2010). De hecho, la cronología de los restos, su dispar situación geográfica y, finalmente, la existencia de un rastro de inconfundibles huellas tetrápodas que preceden en 18 Ma a los primeros restos corporales de tetrápodos (*Ichtyostega*, *Acanthostega*) y en 10 Ma a los primeros elpistostegidos (lo que se consideraba formas “*de transición*”, desde *Tiktaalik* a *Panderichthys*) (Daeschler 2006), lleva a un escenario evolutivo en tiempo, filogenia y paleoecología que nada tiene que ver con el ya clásico esquema gradual de “*la conquista de la tierra firme*” (Niedźwiedzki et al. 2010). La filogenia de los primeros tetrápodos sería consistente con una radiación extremadamente rápida en el inicio del Devónico, en la que no es posible establecer una transición ideal entre los elpistostégidos y los tetrápodos. En palabras de los autores del reciente estudio:

“... Until now, the replacement of elpistostegids by tetrapods in the body-fossil record during the mid-late Frasnian [Devónico superior, 375 Ma] has appeared to reflect an evolutionary event, with the elpistostegids as a short-lived <transitional grade> between fish and tetrapod morphotypes. In fact, tetrapods and

elpistotegids coexisted for at least 10 million years. This implies that the elpistotegid morphology was not a brief transitional stage, but a stable adaptative position in its own right..." (Niedźwiedzki et al. 2010).

Igualmente desconcertante es el hecho de que aquellas formas consideradas como ancestros directos de los actuales tetrápodos y responsables potenciales de las huellas del devónico superior, habrían sido incapaces de desarrollar la locomoción tetrápoda completa que implica el uso de las cuatro extremidades. Según un reciente estudio de anatomía comparada, *Ichthyostega* y formas afines eran incapaces de contactar el sustrato con sus miembros posteriores, lo que supone una locomoción basada en la propulsión anterior que es coherente con el potente desarrollo de la cintura escapular de estos animales (Pierce et al. 2012).

Este nuevo paisaje de restos paleontológicos sugiere que en un breve período de tiempo, en el inicio del Devónico, debieron de originarse de forma rápida y plausiblemente paralela, dada la coincidencia temporal y la incapacidad de establecer cadenas de sucesión coherentes, un espectro de grados de tetrapodia que abarcarían desde los primordios de autópedo de los elpistotegidos hasta la marcha cuadrúpeda de los misteriosos responsables de los rastros de icnitas de Polonia, pasando por la condición propulsora de los ictiostégidos. Aunque es posible retrasar indefinidamente el origen de la condición tetrápoda y elucubrar sobre una hipotética evolución gradual y críptica entre estas formas, se considera que es más factible y más coherente con los datos buscar nuevas alternativas. Precisamente, estas consideraciones sobre el origen de los tetrápodos serían compatibles con un escenario como el planteado en este capítulo, con una radiación rápida de nuevas formas con características comunes y recurrentes (los primordios del estado tetrápodo), que se manifestarían modularmente en diferente grado y distribución, generando una diversidad dentro del tipo de organización que finalmente se estabilizaría en el tiempo.

Otro caso representativo, con importantes paralelismos con el anterior, es la explosión de biodiversidad en la base del Cámbrico, bajo la cual aparecieron los principales *fila* animales y un gran número de formas sin representantes actuales, en un fenómeno de radiación de enorme magnitud y repercusión evolutiva (Gould 1999). La aparición abrupta de un gran número de taxones animales, con novedades complejas, no armoniza de forma alguna con las predicciones graduales del darwinismo y, en consecuencia, este fenómeno ha estado sujeto a una prolongada controversia y a la búsqueda de una hipotética cadena gradual de especies desde las faunas precámbricas. No obstante, los estudios y revisiones recientes no dejan lugar a dudas sobre la magnitud y la velocidad del suceso (Conway Morris 2000, Gould 1999, Valentine 2004, Erwin 2000, Kidwell y Holland 2003), y, dada

la incapacidad del paradigma darwinista para tratar esta anomalía, lo que acontece sería un profundo vacío para uno de los sucesos más trascendentales de la evolución animal. En palabras de Conway Morris:

“... The Cambrian explosion is real and its consequences set in motion a sea-change in evolutionary history. Although the pattern of evolution is clearer, the underlying processes still remain surprisingly elusive...” (Conway Morris 2000).

El escenario conocido indica que, en una escueta horquilla temporal de 20 Ma, aparecieron de manera prácticamente súbita las principales clases de animales bilaterales, en una apoteósica radiación de formas en la que, pese a desplegar una gran diversidad, es posible observar una serie de caracteres que se repiten de forma aparentemente paralela, aunque con diferente grado y disposición: ojos, patas, esqueletos, simetría bilateral, etc. Quizá lo más impactante sea el hecho de que, tras algunos de estos caracteres considerados tradicionalmente como análogos, subyace la misma maquinaria molecular. De esta manera, los ojos de artrópodos, moluscos y vertebrados serían en última instancia homólogos profundos (Shubin et al 2009, Carroll 2005), cuya maquinaria habría sido, o bien ensamblada de forma aparentemente independiente para generar los mismos resultados, o bien adquirida, heredada y diversificada rápidamente a partir de un hipotético ancestro precámbrico, con un complejo mosaico de características que, en ningún caso, puede ser considerado como primitivo.

Otra lectura posible, basada en la dinámica expuesta, sería que todas estas formas del Cámbrico sean consecuencia de una gran radiación, quizá la más espectacular de la historia de la vida, donde a partir de unas poblaciones ancestrales se producirían uno o varios eventos de pulso evolutivo que culminarían con la diversificación puntuada (en coherencia tanto con las filogenias moleculares y como con el registro fósil) (Jones y Blaxter 2005, Jeremiin et al. 2005) de un conjunto de organismos con nuevos estados de organización, los cuales intercambiarían información e hibridarían tempranamente entre sí, para dar lugar a una explosión de biodiversidad basada sobre los mismos caracteres pero con diferente grado y disposición en función de la arquitectura final. De esta forma, sería posible prescindir de la hipotética y problemática secuencia de eventos graduales de transformación y divergencia filogenética que, en todo caso, no parece ajustarse a las evidencias del registro. Por el contrario, un escenario de pulso evolutivo supone que sería posible generar una enorme diversidad de forma muy rápida bajo condicionantes internos y externos, lo cual sería complementario con las propuestas de otros autores que establecen las bases de la explosión cámbrica en la rápida remodelación de redes genéticas (Erwin y Davidson

2005), así como en la adquisición y compartición de nuevas secuencias de información vinculadas al desarrollo ontogenético y embrionario, como serían por ejemplo secuencias homeóticas (Sandín 1997, García Bellido 1999, Sampedro 2002, Holland 1998) y miRNA (Heimberg et al. 2008). Por otra parte, existen evidencias que sugieren una importante inestabilidad climática y ecológica en los ecosistemas marinos de este periodo a nivel planetario, incluyendo calentamiento global, intensa fosfogénesis y eustasia que coincide con una diversificación del fitoplancton acantomórfico (Carrión y Cabezudo 2003), lo que no implica que necesariamente se trate de un detonante, pero no deja de estar en armonía con la dinámica propuesta.

Un escenario argumentablemente similar al del Cámbrico para los animales puede ser reconocido en la llamada explosión del Devónico para los vegetales. Según indican las evidencias del registro, durante el Devónico temprano se produjo una extensa radiación de las primeras plantas terrestres verdaderas, las traqueófitas, generando un *stock* heterogéneo de formas interrelacionadas, pero con difusas relaciones filogenéticas, que precederían a las principales clases de plantas terrestres (Carrión y Cabezudo 2003, Carrión 2003). A lo largo de la explosión devónica surgieron una serie de caracteres que, al igual que ocurría con los metazoos del Cámbrico, parecen haberse originado reiteradamente y de forma paralela: micrófilas, megáfilas, ciclo vital heterospórico, complejización de la estela vascular, mecanismos de soporte adicionales (Carrión y Cabezudo 2003, Carrión 2003). Las relaciones filogenéticas entre estas formas son harto complejas. De hecho, en la base de la dicotomía basal establecida entre los principales grupos traqueófitos del Devónico (trimerófitos y zosterófitos), se encuentra un gran número de fósiles de difícil clasificación que comparten rasgos heterogéneos con ambos grupos, así como con grupos ancestrales (riniófitos), en lo que se puede considerar como un verdadero rompecabezas evolutivo en el que no es posible dar un encuadre filogenético general, coherente y satisfactorio desde el marco de la sistemática darwinista (Carrión y Cabezudo 2003, Carrión 2003). De nuevo, se considera posible e interesante dar una explicación alternativa, basada en la dinámica evolutiva expuesta, bajo la hipótesis razonable de que el inicio del Devónico, o el final del Silúrico, fue un período de gran excitación evolutiva para los pretraqueófitos que facilitaría el salto hacia nuevas organizaciones, siguiendo un patrón de diversificación crítico. De hecho, esta no sería una suposición sin fundamento, dado que la transición del Silúrico al Devónico, que enmarca la radiación de los tetrápodos y de los traqueófitos, habría ocurrido bajo condiciones de intenso cambio climático (Carrión y Cabezudo 2003), y es factible que diversos agentes estresantes (bióticos y abióticos) hubieran podido estar implicados en la potenciación de los cambios evolutivos de muchas formas de vida.

Otro evento en la misma línea sería la gran diversificación del Ordovícico, en la que algunos grupos de invertebrados (braquiópodos, equinodermos y cefalópodos) sufrieron, hace 470 Ma, en una de las mayores explosiones demográficas y taxonómicas de la historia de la vida, con un incremento tanto en la diversidad como en la complejidad de los grupos implicados (Schmitz 2008, Droser y Finegan 2003). Aunque este evento ha sido especialmente relacionado con perturbaciones ecológicas ligadas a una fuerte actividad volcánica (Droser y Finegan 2003), resulta sorprendente que el comienzo de esta importante radiación coincide de forma extremadamente precisa con la caída de una lluvia de cuerpos extraterrestres sobre la Tierra, como consecuencia de la colisión con el cinturón de asteroides (Kerr 2007, Schmitz et al. 2008). Tal como resumen los autores del estudio:

“... the onset of the major phase of biodiversification ~470 Myr ago coincides with the disruption in the asteroid belt of the L-chondrite parent body -the largest documented asteroid breakup event during the past few billion years. The precise coincidence between these two events is established by bed-by-bed records of extraterrestrial chromite, osmium isotopes and invertebrate fossils in Middle Ordovician strata in Baltoscandia and China. We argue that frequent impacts on Earth of kilometre-sized asteroids -supported by abundant Middle Ordovician fossil meteorites and impact craters- accelerated the biodiversification process...” (Schmitz et al. 2008).

La coincidencia en el tiempo y la velocidad de radiación son realmente sorprendentes, ya que, como indica Kerr:

“... a shape in new brachiopod species, families and genera and the beginning of the resulting steep rise in the diversity coincide within a few decimeters of rock (a few tens of thousands of years) with a rise in the osmium isotopic ratio [...wich] marks the arrival of dust from the asteroid disruption...” (Kerr 2007).

Los resultados incorporan las evidencias de tres localizaciones diferentes con los mismos resultados y, usando palabras del mismo autor, son “*muy convincentes*” y “*la coincidencia temporal es realmente perfecta*”. Sin embargo, se coincide con la opinión del paleontólogo Christian Köberl, quien califica a este estudio de “*muy vago*” en lo referente a los mecanismos que relacionan los impactos con la diversificación (Kerr 2007). De hecho, la explicación se limitaría a considerar que la persistente lluvia de cuerpos extraterrestres pudo generar diversidad al crear un rango de nuevos nichos a lo largo de un mosaico de

entornos más heterogéneos (Schmizt et al. 2008), aunque esta explicación difícilmente soluciona el problema de los tiempos de evolución para generar un acusado pico de diversidad en un espacio temporal de menos de un millón de años. Tanto el vulcanismo de fondo como la caída de cuerpos extraterrestres, cuya asociación parece ser recurrente en los fenómenos de extinción y radiación (Arens y West 2008), pueden ser fácilmente asociados con agentes estresantes sobre los organismos (emisión de tóxicos y otros compuestos, cambios en temperatura local, disponibilidad de nutrientes, pH, etc.) y los ecosistemas (alteración de las redes ecológicas y las relaciones microbianas), por lo que no parece necesario remitir a una elaborada argumentación para considerar que estos factores, combinados en grado y tiempo, podrían haber tenido efectos directos sobre la evolución de estos grupos en un régimen de pulso evolutivo.

Por lo tanto, los datos paleontológicos (y en menor medida moleculares) de las radiaciones del Cámbrico, del Ordovícico y del Devónico parecen seguir un patrón similar que dispone una explosión de biodiversidad sobre caracteres recurrentes en grado variable, bajo relaciones filogenéticas difusas según la sistemática al uso, precedido por situaciones de elevada inestabilidad ambiental. Pero este patrón no es excepcional de estos eventos, por el contrario, la lista podría completarse con la radiación de los mamíferos cerca del K-T (Sims et al. 2009), la radiación de los licófitos del Carbonífero (Carrión y Cabezu-do 2003, Carrión 2003), la radiación de las angiospermas en el Cretácico (Berendse y Scheffer 2009), etc.

Además, este patrón no sólo se reproduciría en los grandes eventos evolutivos, sino que parece posible encontrarlo en otros eventos de radiación más moderados. Un ejemplo a considerar es el de la filogenia humana, dado que es un tema de especial interés y sobre el que existen abundantes estudios. Éste puede ser visto como un verdadero rompecabezas, en el que las relaciones lineales de ascendencia y descendencia son, cuanto menos, cambiantes. Con la aparición de nuevos restos, los esquemas filogenéticos se reordenan completamente para encajar, con mayor o menor parsimonia, las nuevas especies en nuestra línea evolutiva. De hecho, el elevado número de especies de homínidos, así como los escenarios de remplazo y extinción, empiezan a ser insostenibles tanto desde una perspectiva molecular como anatómica. Tal como indican algunos estudios recientes, utilizando la genética comparada (Templeton 2002, Arnold 2009, Gibbons 2011) y datos paleoanatómicos (Soficaru et al. 2006), la filogenia humana debería ser descrita más como un tamiz reticulado que como un árbol, y en ningún caso como flecha unidireccional. Humanos modernos (“*sapiens*”), neandertales y denisovianos, compartirían un enrevesado pasado común que incluye mezcla y reproducción entre individuos de estos grupos (Gibbons 2011, Arnold 2009). Como consecuencia, por lo menos tres “*especies*” humanas

habrían “*hibridado*” entre sí, generando un escenario de reticulación e intercambio genético que se sale de las predicciones iniciales dadas por el darwinismo. Este patrón de reticulación podría ser extensible a toda la evolución del género *Homo*, según sugiere el trabajo de Templeton sobre varios marcadores moleculares (Templeton 2002).

El escenario de reticulación recurrente es también coherente con las características morfológicas de algunos restos, especialmente con aquellos recientemente descubiertos en China, que contienen un mosaico de caracteres modernos y antiguos, al tiempo que se sitúan en una zona de solapamiento de restos de homínidos (Curnoe et al. 2012). Además de estos fuertes indicios de reticulación en el desarrollo del género *Homo*, otro punto a considerar es el referente a los orígenes del mismo género y su relación con otras formas fósiles y actuales como *Paranthropus*, *Australopithecus*, *Pan* y *Gorilla*. Tal como ha expuesto Máximo Sandín (Sandín 2003), mientras que la filogenia humana cuenta con un sospechosamente elevado número de especies, la evolución de nuestros géneros hermanos, *Pan* (chimpancés) y *Gorilla* (gorilas), está sumida en un vacío casi absoluto de restos (McBrearty y Jablonski 2005). De hecho, salvo por los indicios moleculares de reticulación entre los tres géneros (Arnold 2009, Scally et al. 2012), lo cierto es que las trayectorias evolutivas de los antropoides no humanos siguen siendo en gran medida un misterio. En comparación, los registros de aquellas especies asignadas a nuestra línea evolutiva, como *Australopithecus*, son más abundantes, hasta el punto de haberse sido descritas varias especies diferentes que compiten por el puesto de ancestro de la humanidad (Berger 2010, Berger et al. 2010). Del mismo modo, el género extinto *Paranthropus* también cuenta con un registro suficientemente aceptable como para establecer especies diferenciadas, aunque este último se considera en la actualidad como una vía muerta en la evolución, sin descendientes actuales ni ninguna relación con el hombre (Lanyon 2010).

Recapitulando, el escenario actual contiene a un conjunto de especies fósiles interrelacionadas que rápidamente aparecen en el registro fósil de entre -2 y -3 Ma, incluyendo los diversos australopithecinos, parantropos, los primeros *Homo*, así como los hipotéticos precursores de gorilas y chimpancés, suponiendo que no se encuentran entre ninguno de los anteriores (Sandín 2006). De nuevo, una alternativa a las escabrosas relaciones de ancestro-descendiente entre estas formas sería considerar que se éstas son producto de un evento de radiación a nivel de género, en el que diferentes organismos exhiben los mismos caracteres (modificaciones en esqueleto axial y apendicular, bipedalismo, aumento del encéfalo) en grado y disposición diferente, como consecuencia de un evento específico de pulso evolutivo que, una vez más, coincidiría con un período de intenso cambio ecológico local (Gould 2004, Oliver y Greene 2011). Bajo estas circunstancias se-

ría posible un rápido período de innovación, tras el cual las organizaciones emergentes podrían estabilizarse y complementarse tempranamente por hibridación, para finalmente volver al régimen de estabilidad dinámica en el que sería posible diversificarse y adaptarse a nuevos entornos a los que se llega por migración, pero también sufrir periodos de aislamiento y eventos de reticulación introgresiva que no alterarían sustancialmente los grados de organización adquirida. De nuevo, este patrón sería el observado en la filogenia del género *Homo*, con una diversificación de la organización humanoide en la que se darían condiciones de aislamiento y reticulación entre individuos compatibles a lo largo de los últimos dos millones de años, en una radiación bajo pulso evolutivo.

No sólo es posible remitirse a estas importantes evidencias e instancias paleontológicas en favor de un patrón de radiación evolutiva coincidente con la dinámica propuesta. Existen abundantes datos de carácter neontológico, así como ciertos modelos teóricos, que coinciden con estos planteamientos, especialmente aquellos que han identificado los eventos moleculares concretos derivados de la potenciación evolutiva (inserción de nuevos ERV, explosiones de TE, etc.), asociados tanto a disparadores ambientales como a sucesivos cambios biológicos y taxonómicos. Con relativa frecuencia, estos cambios coinciden con procesos de radiación, e incluso con alguno de los previamente descritos en relación a su patrón de aparición en el registro fósil. Concretamente, cada vez son más abundantes y están mejor caracterizadas las evidencias sobre los sucesos de expansión y de movilización de TE y ERV, que coincidirían con momentos clave de la evolución de los animales, consolidando los mismos indicios desde grupos tan dispares como son los primates, los ungulados, los quirópteros, los peces teleósteos y los insectos (Lönnig y Saedler 2002, Oliver y Greene 2011, Shaack et al. 2010, Zeh et al. 2009), que con sorprendente frecuencia coinciden con momentos de importante desestabilización ambiental, ya sea por cambios en el entorno o por la colonización de nuevas áreas.

Paradójicamente, quizá el caso mejor documentado de a nivel molecular de la relación radiación-potenciación sea el de los cíclidos africanos. La familia de peces *Cichlidae* se originó en el Cretácico medio-superior y es considerada como la más numerosa de todos los vertebrados, contando en la actualidad con cerca de 3000 especies descritas. La más importante radiación de los cíclidos se habría ocurrido en los grandes lagos del este de África (Victoria, Malawi y Tanganika), en tiempos relativamente recientes (los últimos 5 Ma), y constituye un ejemplo clásico de la literatura ortodoxa sobre las radiaciones adaptativas (Zeh et al. 2009, Gavrilets y Losos 2009). Más concretamente, durante este “corto” periodo de tiempo se habrían sucedido cuatro radiaciones explosivas, de pocos cientos a algunos miles de años, en los que se habría acumulado una enorme variedad ecológica y morfológica que ha llevado a la descripción de cerca de 2.000 especies vivas (Zeh et

al. 2009, Lönnig y Saedler 2002). Esta variabilidad tiene un origen complejo y parece haber derivado de diversos cambios moleculares, como la activación y desactivación de secuencias codificantes, marcas epigenéticas de metilación, señales *splicing* y promotores alternativos, adquisición o reconversión de exones, con posible relación con la actividad de TE (Lönnig y Saedler 2002). Además, se habrían acumulado cambios nucleotídicos en las secuencias codificantes, nuevos alelos, que, en contra de las predicciones de la síntesis, no presentan distribuciones fijas entre las especies (Lönnig y Saedler 2002, Zeh et al. 2009, Ten Tusscher y Hogeweg 2009).

Por otra parte, no parece ser posible sostener una relación directa, en términos de eficacia biológica, entre las innovaciones clave del grupo (largos cuidados maternos y mandíbula faríngea desacoplada) y el “éxito” de la radiación de los cíclidos (Zeh et al. 2009), como tampoco parece existir ninguna diferencia selectiva (*fitness*) entre las líneas puras y los híbridos. Esto sugiere que este “ejemplo de libro” de la teoría darwinista no hace sino escaparse de las explicaciones de la misma, por lo que sería necesario un modelo alternativo en coherencia con los datos disponibles. Actualmente es posible inferir las causas materiales de esta radiación al centrarse en la actividad de los genomas de los cíclidos de los lagos del este de África en tiempos recientes. La mayor diversificación de los cíclidos se concentra particularmente en los cíclidos haplocrominos, originarios del lago Victoria, que colonizaron y se diversificaron de forma explosiva en los lagos Malawi y Tanganika y, según indican los datos, estos cíclidos habrían experimentado repetidas rondas de inserción de SINE específicos que, curiosamente, preceden a extensas radiaciones en cada uno de estos lagos (Zeh et al. 2002). Además, el análisis de TE como marcadores moleculares permite afinar sobre las relaciones filogenéticas de este grupo, sin ser posible establecer un orden de divergencia, debido a que este sería un rápido evento de diversificación con separación de linajes incompleta (“*incomplete lineage sorting*”), lo que supone un patrón de evolución reticulado en la base del proceso de escisión (Nishihara et al. 2009, Arnold 2009). Por otra parte, parece que, en la rápida diversificación de los cíclidos, la hibridación habría tenido un papel relevante en la misma base de la radiación, favoreciendo la diversidad así como la estabilidad morfológica de estos peces (Arnold 2009). Finalmente, hay que destacar que las evidencias geológicas indican una aridificación en el este de África hace 2,5-3 Ma, que coincide espacial y temporalmente con las evidencias de radiación, así como fluctuaciones puntuales extremas, de cientos de metros, en el nivel de los lagos en el último 1,1 Ma. Por lo tanto, este escenario ecológico sería consistente con las evidencias moleculares que indican cambios en la regulación de los TE y otros mecanismos de potenciación en respuesta al estrés fisiológico (Zeh et al. 2009).

Muy ilustrativo es también el caso de la aparición y radiación de los primates, y su relación

con la actividad de los TE, que ha sido estudiada con gran profundidad y analizada por varios autores (Zeh et al. 2009, Oliver y Greene 2011). El origen de los primates se remonta al final del Cretácico, hace entre 80 y 65 Ma, y se estima que debió ser en ese intervalo de tiempo cuando se fijaron 74.000 de los 98.300 transposones DNA específicos de primate que aún permanecen integrados en el genoma humano (Zeh et al. 2009). Por lo tanto, el origen de los primates coincidiría temporalmente con una explosión de transposición en el final del Cretácico, en un escenario marcado por intensa inestabilidad ambiental (incluyendo vulcanismo extremo, cambio climático y regresión marina) que conllevó la extinción de buena parte de la biodiversidad y que culminaría con la caída de un cuerpo extraterrestre en el golfo de México, sentando el final y el inicio de una era.

Aunque la movilización de transposones de DNA en los primates decayó hace cerca de 40 Ma, otras clases de TE han seguido intermitentemente activos, incluyendo ERV, L1 y, en especial, los elementos no autónomos (SINE) específicos de primate *Alu* (Oliver y Greene 2011, Zeh et al. 2009). Según indican Zeh y colaboradores, “*comparative analysis of Alu sequences indicates that all major bifurcations in primate phylogeny coincide with episodes of SINE expansion*”, comenzando por la divergencia entre antropoides y estrepsirrinos hace unos 65 Ma (AluJ), siguiendo por la radiación de los catarrinos hace cerca de 45 Ma (AluS), así como con la separación entre los platirrinos y los catarrinos hace unos 30 Ma (AluY), y terminando con la separación de los homínidos y los antropoides (AluYa5, AluYb8) en épocas recientes (Zeh et al. 2009, Oliver y Greene 2011).

Concentrándose en el origen y la radiación de los homínidos (incluyendo el género *Homo*), parece que ésta coincidiría temporalmente con un estallido de retrotransposición de las familias *Alu*, ocurrido hace entre 2,5 y 3,5 Ma, que quizá no casualmente se enmarca dentro de un escenario ecológico marcado por la elevación geológica del terreno y cambio climático; en el que se encuentra una diversidad de formas relacionadas entre sí (Zeh et al. 2009) que serían capaces de hibridar tempranamente (Arnold 2009, Arnold y Meyer 2006, Scally et al. 2012), incrementando así la biodiversidad local y ayudando a la sucesiva estabilización de las organizaciones. Por otro lado, estas inserciones parecen haber tener un efecto importante en la remodelación de los genomas y son consecuentes con las diferencias estructurales entre los cromosomas de chimpancés y humanos. Diferencias marcadas por un elevado número de deleciones (incluyendo exones) mediadas por recombinación ectópica, así como duplicaciones segmentales e inversiones pericéntricas que podrían tener asociados efectos fenotípicos directos (Oliver y Greene 2011) y favorecer el aislamiento reproductivo citogenético (Löning y Saedler 2002).

Además de los *Alu*, otras clases de TE parecen haber tenido una fuerte relevancia en la

evolución de los primates, como, por ejemplo, los ERV. Estos estarían implicados en evidentes patrones de inserción y amplificación genética, en especial, en la base del origen y la radiación de los catarrinos, pero también en la aparición de la familia hominoidea (Greenwood et al. 2003), lo cual estaría en sintonía con los datos referentes a los Alu. Aunque no se conoce el alcance funcional real de las inserciones ERV en los genomas, no cabe duda de que, por lo menos, algunas copias de estos habrían tenido un peso muy importante en la evolución de los primates, remodelando las redes genéticas preexistentes (Wang et al. 2008, Kunarso et al. 2010), incorporando nuevos exones y proteínas fundamentales para la placentación (Mangeny 2007), y alterando los patrones de expresión específicos en, por ejemplo, el cerebro de los humanos frente al de otros catarrinos como el mandril y el macaco (Stengel et al. 2006). De hecho, cada vez hay más evidencias que respaldan la idea de que los TE habrían desempeñado un papel fundamental en la evolución de los primates, tanto a través de la adquisición de nuevas proteínas y caracteres fundamentales (Oliver y Greene 2011, Zeh et al. 2009, Villarreal y Witzany 2009, Sandín 2006, Sentís 2002), como en la reordenación de los cromosomas (Lee et al 2008) y en la reestructuración de las redes y de los procesos de desarrollo (Oliver y Greene 2011, Zeh et al. 2009, Zemojtel y Vingron 2012, Feschote 2008ab, Kunarso et al. 2010, Jordan et al. 2003). Buena parte de estos eventos quedan claramente recogidos y listados en la reciente revisión y propuesta (en parte coincidente a lo aquí expuesto) llevada a cabo por Oliver y Greene (2011).

Aunque las radiaciones de cíclidos y primates son sin duda las mejor estudiadas y las que aportan unas evidencias más completas en favor de los pulsos evolutivos y la dinámica aquí defendida, no son las únicas. Se han descrito situaciones similares, coherentes con la potenciación bajo estado de pulso evolutivo, en la base de diferentes radiaciones y eventos macroevolutivos, como en la adquisición y acumulación diferencial de TE en la “*divergencia casi simultánea*” de los mamíferos euterios (*Afrotheria*, *Xenartra*, *Boreotheria*), que, como en el caso de los cíclidos, conllevaría separación incompleta de los linajes (Nishihara et al. 2009); también se ha descrito un escenario similar para la radiación de los mistocetos (ballenas barbadas) hace unos 19 Ma y, como en los casos anteriores, es rápida y corta, marcada por separación incompleta inicial y coincide temporalmente con la inserción y expansión de nuevos SINE (Nishihara et al. 2009, Nikaido et al. 2006); y, finalmente, es posible referirse a la inserción y expansión de nuevos TE adquiridos por transferencia horizontal en quirópteros que, curiosamente, “*coincide uno de los episodios de especiación más dramáticos documentados en mamíferos*” (Schaack et al. 2010, Zeh et al. 2009).

Además de estos estudios, orientados a la reconstrucción y reinterpretación de sucesos

históricos en función de los fenómenos moleculares en la base de las radiaciones, es necesario recordar el creciente número de evidencias experimentales que han reproducido los estados de potenciación, complementando las hipótesis anteriores mediante la observación directa de dichos fenómenos. Estos estudios, que en general han sido expuestos con más detalle en la tercera parte y en la presente, provienen tanto del ámbito de la genética como de la epigenética e incluyen, por ejemplo, la reproducción de estallidos de transposición con efectos discretos fenotípicos evidentes en *A. thaliana* (Tsukahara et al. 2009); la reestructuración genómica como producto de una amplificación masiva y repentina del elemento *mPing* en una línea de planta arroz (*O. sativa*), en donde más de la mitad de las 1.664 nuevas inserciones son compartidas por al menos dos de las 24 plantas analizadas, generando una nueva red de interacción genética que confiere efectos fenotípicos sensibles a la baja temperatura (Naito et al. 2009); la inducción reiterada (en individuos bajo las mismas circunstancias) y no azarosa (en *loci* y caracteres específicos) de cambios genéticos y fenotípicos en lino (*L. usitatissimum*), como respuesta directa a las condiciones de cultivo (Cullis 2005, Henikoff 2005); así como los cada vez más numerosos casos de epigenética transgeneracional y poblacional, que van desde la manifestación de trastornos y enfermedades humanas relacionadas con la malnutrición (Gilbert y Epel 2009), hasta la aparición repetida de fenotipos concretos bajo condiciones de domesticación (Gissis y Jablonka 2010); así como los ya clásicos mecanismos de hipermutación y potenciación de la HGT en bacterias (Jablonka y Lamb 2005); y un extenso etcétera.

En respuesta al creciente cuerpo de evidencias, en los últimos años diversos autores han venido desarrollando hipótesis en favor de la potenciación evolutiva como eje central de la evolución y como explicación plausible a la macroevolución y al equilibrio puntuado (Zeh et al. 2009, Oliver y Greene 2012, Shapiro 2005-2011, Erwin 2000), que vendrían a reforzar y actualizar las propuestas pioneras de Barbara McClintock para los transposones en la década de 1960 (Shapiro 2010, Lönnig y Saedler 2002) y, quizá con más certeza, a las desarrolladas por Máximo Sandín en las últimas dos décadas, en referencia al papel de los virus y elementos móviles en la evolución bajo estrés ambiental (Sandín 1995, Sandín 2006). A estas hipótesis habría que añadir, en vistas de la propuesta aquí defendida, por un lado, la unificación de los mecanismos de potenciación evolutiva genéticos y epigenéticos como una respuesta sistémica indivisible, de alcance poblacional y en coherencia con la noción del bucle organismo-ambiente; por otro, la homología con las dinámicas de los sistemas disipativos que estarían en coherencia con la radiación de carácter explosivo y la sucesiva estabilización que observamos en los datos moleculares y los paleontológicos.

Con esta dinámica evolutiva se ha planteado una hipótesis enmarcada dentro de la BES, que sería aplicable tanto a las grandes radiaciones como a los fenómenos de cambio más

modestos, al tiempo que se ha dado coherencia a las categorías previamente expuestas. Sin embargo, esta dinámica aun podría ser útil para considerar consistentemente una última cuestión: la tendencia al incremento de complejidad biológica.

5.7. Índice de complejidad biológica

La cuestión de la tendencia evolutiva hacia el incremento de complejidad es una de las polémicas más recurrentes de la historia de la biología evolutiva y, de hecho, se encuentra en la misma base del evolucionismo. Desde Lamarck hasta Kauffman, pasando por Darwin y Teilhard de Chardin, la tendencia a la complejidad ha sido una tema de continua controversia en el estudio de la evolución. Como se expuso en el capítulo primero, para Lamarck, la tendencia hacia una mayor complejidad era la fuerza principal que llevaba a la formación y la transformación de los seres orgánicos. En el extremo contrario, para Darwin, la idea de una tendencia universal hacia la complejidad creciente era irreconciliable con su particular (y posteriormente hegemónica) teoría de la evolución por selección natural. Entre medias de ambas posturas ha florecido un debate todavía inconcluso. En realidad no es de extrañar, dado que la idea de una gradación general de complejidad a lo largo de la filogenia parece tan intuitiva como escurridiza es su caracterización empírica. En este último apartado se considerará la tendencia a la complejidad en función de los mecanismos previamente expuestos, con el propósito de ubicar coherentemente esta cuestión dentro del marco de la BES.

En primer lugar, se entiende que una de las grandes complicaciones a la hora de abordar el tema de la complejidad biológica es, muy posiblemente, la definición inexacta del propio término y las frágiles consideraciones sobre la misma a lo largo de la historia del evolucionismo. Así, por ejemplo, la complejidad ha sido recurrentemente asociada a la expansión progresiva de la cefalización y la ganancia de inteligencia en términos antropocéntricos (Lamarck 1986, De Chardin 1965, Sandín et al. 2003). Por otra parte, la complejidad ha sido asociada (tal vez acomodada) dentro del paradigma darwinista al éxito competitivo, como una consecuencia directa de la selección natural, que se manifiesta en forma de predominancia ecológica y demográfica (Miconi 2008). Argumentos en favor del aumento de complejidad como resultado de la “*carrera armamentística*” coevolutiva, o como producto de una fuerte selección sobre los sistemas más complejos y con mayor grados de libertad (capaces de adaptarse más eficientemente a las circunstancias cambiantes), intentarían dar una explicación selectiva a la tendencia general al aumento de complejidad (Miconi 2008, Carroll 2001). Por ejemplo, bajo la perspectiva de Mayr:

“... es bien legítimo referirse a la serie de pasos de los procariotas a los eucariotas, los vertebrados, los mamíferos, los primates y el hombre como progresivos. Cada paso de esta progresión fue el resultado de una selección natural exitosa. Los supervivientes de este proceso de selección se han demostrado superiores a los eliminados. El producto final de toda carrera armamentística, como se la llama, exitosa puede considerarse un ejemplo de progreso...” (Citado en Sagan y Schneider 2009).

Sin embargo, se considera que esta aserción es confusa y altamente incoherente con las propias tesis darwinianas, y que esta incoherencia entre mecanismos y sucesos (entre la selección y la tendencia a la complejidad) es responsable, en gran medida, de la fuerte controversia que existe en torno a esta tendencia dentro del panorama darwinista. El propio Darwin mantuvo una postura clara (al menos inicialmente) y coherente con sus propios argumentos en lo referente a esta cuestión:

“... la selección natural obra exclusivamente mediante la conservación y la acumulación de variaciones que sean provechosas, en condiciones orgánicas e inorgánicas a que cada ser viviente está sometido en todos los períodos de su vida. El resultado final es que todo ser tiende a perfeccionarse más y más en relación con las condiciones [circunstanciales del medio] [...] la selección natural, o la supervivencia de los más adecuados, no implica necesariamente un desarrollo progresivo; saca sólo provecho de las variaciones a medida que surgen y son beneficiosas para cada ser en sus complejas relaciones de vida...” (Darwin 2008 p. 187, 189).

De hecho, si la selección natural se propone como un suceso plenamente circunstancial, es decir, que tiende a maximizar la eficiencia de las poblaciones bajo unas condiciones dadas, para colocarla en las bases de una tendencia general como es la complejización es necesario especular sobre la existencia de presiones inalteradas a lo largo de la historia de la vida, que llevarían a la destrucción de los organismos menos complejos. Este concepto es lo que algunos biólogos evolutivos denominan como una “*tendencia activa*”, es decir, la complejidad biológica sería una característica seleccionada favorablemente y su aumento conllevaría la desaparición de las formas menos complejas y, en su consideración, menos competitivas (Miconi 2008, Sagan y Schneider 2009, Carroll 2001).

La idea de que el aumento de complejidad como “*tendencia activa*” no está exenta de problemas. En primer lugar, no existen indicios para pensar que un organismo complejo tenga

mayores posibilidades de supervivencia y reproducción que uno con menor complejidad. Siguiendo el esquema clásico, se considera que las bacterias tienen una complejidad total menor que la de los protozoos, sin embargo, no cabe duda que esto no supone una ventaja en lo referente a sus capacidades de “éxito”. La preponderancia ecológica en un ecosistema dado, *a priori*, nada tiene que ver con la complejidad total de los organismos. Por otro lado, una “*tendencia activa*”, basada en la selección natural, conllevaría la desaparición de los organismos menos complejos, lo cual llevaría a la conclusión de que todos los seres vivos de la actualidad, son, sin excepción, más complejos que las formas de vida pretérita. Tampoco existen indicios que confirmen esta idea, mientras que es evidente que la gradación de complejidad que se infiere en la naturaleza surge principalmente de la comparación entre formas vivas, no fósiles. Por lo tanto, parece que los grados de complejidad no se destruyen, al menos no completamente, sino que se conservan en mayor o menor grado al tiempo que se exploran nuevas direcciones. Esto coincidiría con lo que se ha denomina, en la misma terminología, como una “*tendencia pasiva*”, bajo la cual el incremento progresivo de complejidad biológica surgiría como consecuencia de mecanismos ajenos a la selección natural que, si bien generarían una tendencia global a la complejidad, ésta no supondría la desaparición de las formas más sencillas, que permanecen en cierto modo estancadas (Miconi 2008).

La consideración de una “*tendencia pasiva*”, en los términos anteriores, implicaría que el aumento de complejidad no está acoplado al cambio evolutivo *per se*, sino que es consecuencia del conjunto de trayectorias evolutivas, en las que algunos grupos parecen explorar nuevos grados de complejidad como parte de su divergencia filogenética. El problema con este concepto de “*tendencia pasiva*” es precisamente que ignora los incrementos de complejidad asociados a los principales eventos macroevolutivos (como la explosión cámbrica y devónica, la radiación de los insectos y los mamíferos, la eucariogénesis, etc.) que sugieren que esta tendencia podría estar acoplada a la propia mecánica evolutiva. Por lo tanto, se plantea de nuevo una situación de gran incertidumbre, que requeriría para su resolución, por un lado, de la definición y cuantificación de la complejidad biológica, y por el otro, de la propuesta de hipótesis capaces de explicar de manera coherente la generación activa y la conservación de los diferentes grados de complejidad que parecen haber surgido dentro de los sucesos macroevolutivos.

Lo cierto es que, aun con cierta independencia la fenomenología detrás de la misma, de inicio parece necesario contar con una aproximación operativa y funcional de la complejidad para poder estudiar esta tendencia. En este sentido, se considera que la *teoría de la información* de Shannon proporciona un campo adecuado de estudio, dado que bajo este panorama es posible asociar las diferencias de complejidad a un valor estimable como es

la *información* (o *neguentropía*). En la teoría de Shannon, la información pasa a través de un transmisor, que emite una señal, la cual viaja por un canal, pero a lo largo de su viaje puede ser interferida por algún ruido. La señal sale del canal, llega a un receptor que decodifica la información convirtiéndola posteriormente en mensaje que pasa a un destinatario. Bajo este paradigma, la información puede ser definida como la diferencia de entropía entre lo cierto y lo incierto. Cuanto más conciso debe ser un mensaje, más información contiene, de tal forma que la información es el inverso de la incertidumbre. Por ejemplo, un mensaje dado, del que sólo se sabe que está codificado por diez dígitos desconocidos, tiene una entropía (H) que es proporcional a la probabilidad (p) de los diferentes sucesos posibles para el mismo, que en este caso es el mismo para todos dígitos posibles para las diez posiciones (N):

$$(1) \quad H = - \sum p \cdot \log_2(N) = -\log_2(10) = -33,21 \text{bits}$$

La cantidad de información necesaria para determinar un mensaje específico entre todos los posibles sería igual a la entropía a reducir, dado que la información (I) es la diferencia entre la entropía de lo conocido y lo desconocido. Puesto que el suceso conocido tiene entropía e incertidumbre nula ($H = 0$), la información contenida en el mensaje anterior sería:

$$(2) \quad I = H_{\text{desconocido}} - H_{\text{conocido}} = 33,21 - 0 = 33,21 \text{bits}$$

Un sistema con alta entropía es característicamente desordenado e inespecífico, requiere de poca información, y en su interior es posible reconocer un elevado número de microestados. Por lo tanto, partiendo de una situación de entropía absoluta, un sistema de gases adiabáticos tendría mucha menos información que un sistema complejo, como un árbol o un ser humano, dado que la probabilidad de que las partículas que lo contienen se manifiesten de esa y no otra manera requiere de una alta certeza o conocimiento. *A priori*, parece que la cantidad de información de un sistema podría ser tomada como la medida que se encuentra detrás de la noción de complejidad, ya que cuanto mayor complejidad exhibe un sistema, más información debe de estar involucrada en el mismo. Por lo tanto, el grado de complejidad sería un indicativo de la cantidad de información necesaria para describir un sistema biológico en todo su recorrido y potencial.

Bajo esta perspectiva, tal como lo refleja la literatura, la complejidad biológica puede ser abordada a través de dos ángulos, bien de forma directa conociendo la cantidad total

de información y entropía que maneja el sistema, o bien de forma indirecta a través de índices parciales de complejidad relativos a la expresión fenotípica de los organismos (modularidad, diferenciación, especialización, etc.).

En lo referente a la primera aproximación, la complejidad podría ser abordada por un método directo, a través de la medición de la cantidad de información contenida en los sistemas biológicos. En esta dirección se han realizado algunos estudios que intentan aplicar los conceptos de la teoría de la información de Shannon a los genomas y proteomas (Adami 2010, Jiang y Xu 2010). En estos estudios, las secuencias de aminoácidos, y las secuencias de nucleótidos que las codifican y regulan, son tomadas como los soportes físicos de la información biológica, y el volumen de información total de los mismos es estimado en función de la cantidad de entropía que se necesitaría reducir para especificar un suceso bajo unas probabilidades y distribuciones dadas. De esta forma, Jiang y Xu proponen que la información efectiva (siendo esta la mínima información genómica para construir un organismo, obtenida a partir de las formulas de permutación, combinación y del concepto de información de Shannon) calculada para diversos virus, bacterias y eucariotas se corresponde con la complejidad fenotípica intuita y definida por la taxonomía tradicional. Los autores afirman que *“from viruses to human beings, the effective information gradually increases, from thousands of bits to hundreds of millions of bits”* (Jiang y Xu 2010). En la misma línea, Christoph Adami mantiene que es posible y deseable tratar con una medida de *“complejidad física”* que refleje la cantidad de información que una secuencia bioquímica dada (nucleotídica o de aminoácidos) tiene sobre el ambiente en el que se expresa (Adami 2002). En esencia, lo que Adami sostiene es que la información contenida en los genomas es resonante con el medio y reduce la incertidumbre del organismo y, además, que la cantidad de información tiende a aumentar a lo largo de la evolución a través de los fenómenos adaptativos, que almacenan una mayor información sobre el medio circundante siempre que éste permanezca constante (Adami 2012). De nuevo, al realizar un análisis comparativo, la cantidad de información aumentaría a lo largo de la filogenia.

No obstante, estas aproximaciones directas a la medida de complejidad por medio de la cantidad de información bajo la teoría de Shannon, aunque establecen un muy interesante precedente, no están exentas de problemas. Aparte del buen número de supuestos y concesiones introducidos, en estos estudios no se ha considerado más información hereditaria que la genética, del mismo modo que sólo tienen en cuenta el almacenamiento de información, pero no la capacidad de procesamiento y decodificación inherente a los sistemas biológicos, que, por otra parte, incluso puede emerger de un comportamiento colectivo no codificado en los genomas. Tal sería el caso de los principios de inteligencia

asociados a algunos biofilms bacterianos (Ben Jacob et al. 2004, Webb et al. 2003, Shapiro 2007) y a los comportamientos complejos de los insectos sociales y otras comunidades animales (Sendova-Franks y Franks 1999, Seeley 2002, Couzin y Krause 2003). Dado que es evidente que el medio porta información esencial para la construcción de los organismos, y esta información no tiene una base material necesariamente molecular, sería necesario establecer correctamente unas unidades universales de información cuantificables como punto de partida para cualquier medición directa de la complejidad biológica. Puesto que quizá no se disponga todavía de las herramientas (físicas y/o conceptuales) adecuadas para cuantificar el almacenamiento, el procesamiento y la decodificación de toda la información que fluye por el bucle organismo-ambiente, en el cual parecen fundirse todos los elementos de la comunicación (transmisor, mensaje, canal, receptor), parece inevitable recurrir al conjunto de las evidencias indirectas para complementar las todavía altamente sesgadas mediciones directas.

Por otro lado, también sería posible definir una serie de índices de complejidad estructural, funcional y jerárquica que permitan inferir las diferencias de complejidad fenotípica entre diferentes organismos (Adami 2002). Por ejemplo, utilizando este tipo de aproximación Adamowicz y colaboradores han podido demostrar un incremento de complejidad morfológica en paralelo para múltiples linajes de crustáceos, en relación a la disparidad de los apéndices y los valores de tagmosis (Adamowicz et al. 2008). Además, dentro de este tipo de aproximaciones se encontrarían otros índices comunes, como son el número de tipos celulares (Sagan y Schneider 2009), de hojas embrionarias y de unidades bioquímicas como genes o proteínas (Carroll 2001) que, tomadas como conjunto, constituyen quizá la evidencia más robusta sobre la tendencia evolutiva hacia el aumento de complejidad. También en este punto entrarían las estimaciones de otros parámetros más concretos, y quizá más subjetivos, como son la cefalización y la inteligencia (Miconi 2008, Sandín et al. 2008, De Chardin 1965), que si bien en ningún caso parecen poder ser reconocidos como índices generales y universales, no por ello deben ser desestimados como tendencias relativas. Dado que los parámetros utilizados para la comparación en la complejidad son altamente variables entre los investigadores, resultaría útil contar con criterios indirectos generalizados que puedan aplicarse a distintas escalas.

En este sentido, quizá una de las propuestas generalistas más interesantes sea la referente a los niveles de complejidad dada por McShea (Carroll 2001), quien reconoce que en ésta participan cuatro categorías medibles y aplicables a diferentes escalas, desde el plano molecular hasta el ecológico. Estos cuatro niveles serían 1) el número de partes físicas diferentes (como *genes*, células, órganos u organismos), 2) el número de diferentes interacciones entre esas partes, 3) el número de niveles en una especificación causal

de jerarquía, y 4) el número de partes o interacciones en una escala temporal o espacial dada (Carroll 2001). Este es un criterio muy interesante por su libertad de escala y su capacidad de síntesis, ya que podría ser aplicado fácilmente todos los casos de complejidad fenotípica citados anteriormente, ya sea el número de células o la disparidad de apéndices en crustáceos. Pero además es un criterio fácilmente reconciliable con la biología de sistemas, siendo posible aplicarlo a las redes biológicas.

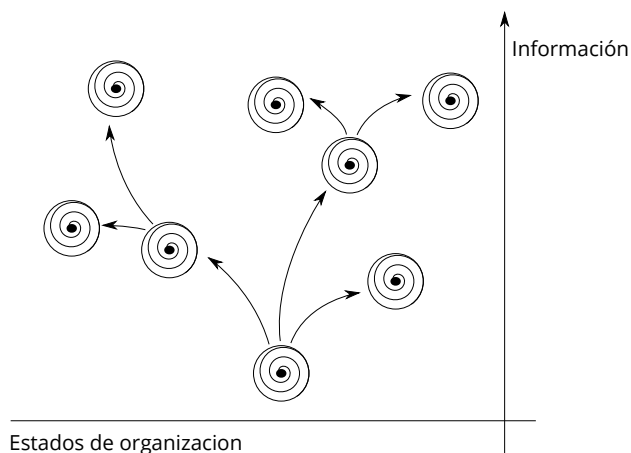
Se propone tomar esta definición y traspasarla a la perspectiva de las organizaciones biológicas para generar un **índice indirecto de complejidad de los sistemas biológicos**. De esta forma, un aumento en la complejidad podría ser reconocido con el incremento cualquiera de las siguientes condiciones, por separado o en conjunto: 1) número de elementos o nodos diferentes dentro del sistema; 2) número de interacciones o enlaces totales entre los nodos; 3) número de niveles de jerarquía funcional; y/o 4) número de elementos e interacciones que participan en un módulo espacio-temporal. Esta definición ofrecería un índice de complejidad relativo e indirecto para los sistemas biológicos, medible y comprobable, al tiempo que facilitaría la identificación de aquellos mecanismos y procesos implicados en la ganancia de complejidad biológica a través de estos niveles.

Utilizando este criterio indirecto, sería posible reconocer cómo los mecanismos de cambio evolutivo pueden añadir complejidad de forma inherente a los sistemas biológicos a través de cada uno de los cuatro niveles indicados. La entrada de nuevos elementos en el sistema sería posible a través de la integración secuencias virales, HGT, la hibridación, así como con los eventos de duplicación, exonización y fusión mediada por TE, etc. (Bejerano et al. 2006, Kazazian 2004, de la Cruz y Davies 2000, Lorenc 2003, Polavarapu et al. 2008, Villarreal y Whitzany 2010, Arnold 2009, Schaack et al. 2010, Hunter 2010). La reconexión y la creación de enlaces se produciría por los cambios regulatorios introducidos mediante la adquisición de marcas epigenéticas, nuevos promotores y otras señales de expresión y regulación alternativa, como son las secuencias de *splicing* y poliadenilación, *enhancers*, etc. (Landry et al. 2003, Shapiro 2010, Feschotte 2008ab, Faulkner 2009, Han y Boeke 2005, Jordan et al. 2003, Oliver y Greene 2011, Hamilton 2006). De nuevo, este tipo de adquisiciones han sido repetidamente asociadas a la actividad de los TE a lo largo de la evolución, los cuales son capaces de reestructurar las redes genéticas preexistentes y crear nuevas redes mediante la aportación de secuencias reguladoras (Feschotte 2008ab). La emergencia de nuevos niveles de jerarquía funcional sería también reconocible en diversos sucesos evolutivos, especialmente a través de la simbiosis. La integración de organismos aportaría enormes paquetes de información funcional y estructural, que conllevaría la modularización del sistema resultante y su reestructuración (McShea y Anderson 2005, Delwiche 1999, Sapp 2010, Moran 2007, Shapiro 2010, 2011). Finalmente,

un aumento en el número de elementos y de enlaces por módulo espacio-temporal podría vincularse a la modificación y adquisición de nuevas secuencias de eventos dentro del programa vital de la organización. De hecho, sería posible argumentar que los cambios de tipo heterotópico y heterocrónico durante el desarrollo ontogenético, los cuales llevan a los principales eventos de modificación morfológica, incluyendo la diferenciación metamérica, serían, en esencia, modificaciones modulares del programa vital. Estas modificaciones serían consecuencia de los mismos tipos de eventos descritos para los niveles anteriores, solo que afectarían a partes discretas de la organización en vez de distribuirse de manera homogénea (Sasaki et al. 2008, Kunarso et al. 2010, Oliver y Greene 2011).

Por lo tanto, desde un punto de vista mecánico, el aumento en la complejidad biológica podría contemplarse como una propiedad emergente de la integración de nuevos paquetes de información funcional, a través de mecanismos como la simbiosis, la integración viral y la transferencia horizontal; los cuales no solo incrementarían el número de elementos del sistema, sino que también aumentarían la diversidad dentro del mismo y llevarían a la aparición de propiedades emergentes y nuevos niveles jerárquicos. Pero también, el aumento de complejidad sería el resultado de la reconexión de los elementos de las redes biológicas para formar nuevos módulos y patrones de expresión diferencial mediante la ganancia (particular o seriada) de nuevas secuencias de regulación, introducidas en gran medida por la movilización de los TE y los cambios específicos en el epigenoma. Por lo tanto, bajo la presente propuesta, el aumento hacia una mayor complejidad sería una consecuencia directa de la dinámica evolutiva; de hecho, sería una tendencia filogenética acoplada a la propia mecánica de cambio de los sistemas biológicos durante los pulsos de potenciación evolutiva.

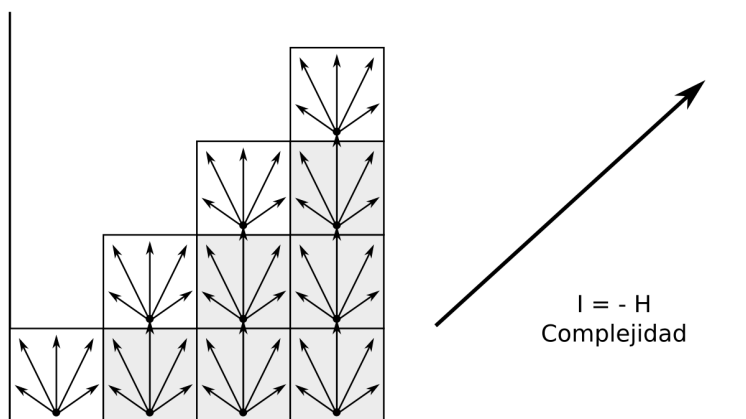
Por lo tanto, el incremento de complejidad biológica no sería el resultado de la acción acumulativa de la selección natural, ni una tendencia accesoria o accidental vinculada a fenómenos adaptativos. Desde un punto de vista termodinámico, el grado de complejidad creciente a lo largo de la historia de la vida sería la consecuencia directa de una dinámica sistémica homóloga a la del resto de los sistemas disipativos, en la que, con los eventos de transformación, se tendería a incrementar la cantidad total de información que los sistemas biológicos almacenan, decodifican, canalizan y procesan, para conservar su organización de una manera metaestable. Del mismo modo que las inestabilidades físicas desencadenan la formación de las estructuras disipativas en los puntos de bifurcación de los sistemas inorgánicos (como las células de Bénard), volviendo más compleja su estructura y mejorando su capacidad para canalizar la entropía, los sistemas biológicos en régimen de pulso evolutivo desarrollarían mecanismos de potenciación (retroalimentación positiva del sistema) capaces de complejizar la organización aportando una mejora



► **Figura 5.7:** Representación esquemática de la tendencia general al aumento en complejidad biológica bajo las condiciones descritas en el texto.

en el rendimiento energético del acoplamiento de gradientes termodinámicos. Como consecuencia, sería de esperar que, con cada salto sustancial de organización, los sistemas biológicos podrían ganar información y complejidad, ampliando los límites de sus organizaciones y accediendo a nuevos grados de libertad que reducirían su entropía (figura 5.7).

En algunos episodios evolutivos, el salto hacia una nueva organización podría extender cualitativamente los límites de complejidad preexistentes, permitiendo el acceso a nuevos niveles y parámetros de complejización. Esto sugiere un incremento escalonado de grados de complejidad, donde cada nivel representa los límites de exploración para algunas organizaciones canónicas (procariotas, protistas, animales, plantas, etc.), y estos límites podrían ser rebasados cuando un salto hacia una nueva organización posibilitase la exploración de nuevos parámetros previamente inaccesibles. Por ejemplo, los procariotas no pueden ser considerados como organismos sencillos, dado que exhiben complejos patrones de comunicación y organización social (Jefferson 2004, Czárán y Hoekstra 2009), inteligencia y memoria colectiva (Shapiro 2007, Ben Jacob et al. 2003), principios de ontogenia colonial con apoptosis y diferenciación (Webb et al. 2003), alta sensibilidad, versatilidad fisiológica y refinados métodos de adaptación y potenciación evolutiva (Jablonka y Lamb 2005, Tenailon y Denamur 2004, Shapiro 2007). A lo largo de su historia evolutiva, los procariotas habrían explorado diferentes direcciones y grados de complejidad. Sin embargo toda esta complejidad estaría constreñida dentro de unos límites de organización canónica, de unos parámetros de complejización anidados en torno a la socialización celular y la versatilidad metabólica. Y estas características parecen conservarse



► **Figura 5.8:** Crecimiento escalonado de complejidad biológica, de acuerdo a lo expuesto en el texto.

con la aparición de las células eucariotas, aunque habría sido canalizada con la entrada en juego de nuevos parámetros que aparecen en consecuencia a las capacidades fagotróficas, endosimbióticas y estructurales de los eucariotas y, con posterioridad, con la exploración de la pluricelularidad y la diferenciación tisular de animales, vegetales y hongos. De este modo, no sólo resultaría coherente un aumento general de complejidad, sino que sería posible entender este fenómeno como una tendencia no necesariamente dirigida hacia un parámetro concreto, como serían la cefalización, la tagmatización o la pluricelularidad, sino como un proceso exploratorio en diversas direcciones (figura 5.8).

En resumen, la dinámica evolutiva presentada en los apartados anteriores permitiría una ganancia escalonada de complejidad a lo largo de la evolución, en contraposición a la problemática función lineal que impera en la literatura (Carroll 2001). En este proceso escalonado, se sucederían una serie de eventos, acoplados a la mecánica de cambio, en los que se produciría una ganancia sustancial de la cantidad de información, una disminución en la entropía del sistema y un incremento en la complejidad total que, si bien dista de poder ser medida directamente, por lo menos podría ser actualmente inferida de forma indirecta. Dado que los incrementos de complejidad serían debidos a una mecánica de integración y no de selección, los diferentes grados y direcciones exploradas no tenderían inexorablemente a remplazarse, sino que sería perfectamente plausible que se conservasen a lo largo de la filogenia, en función de su particular historia evolutiva y la de su entorno.

5.8. Corolario y conclusiones del capítulo quinto

En este capítulo se ha planteado una propuesta particular desde el marco de la BES, de acuerdo a los planteamientos presentados en el capítulo cuarto y en sintonía con la argumentación previa. Se ha planteado una nueva definición de evolución biológica, en concordancia con toda una batería de nuevas categorías, términos y definiciones claramente definidas. Entre éstas, se ha comenzado por plantear que los sistemas biológicos deberían ser los sujetos y objetos de estudio de la BES. Estos sistemas biológicos se caracterizarían por una serie de propiedades en común con los sistemas complejos y disipativos, estableciendo una conexión natural, aún por explorar, con estos. Dicho concepto de sistema biológico rompe con la dimensión cerrada de las categorías clásicas, al plantear que existe una conexión jerárquica y escalar de la realidad biológica, que parte desde el plano molecular hasta el planetario.

Además, se ha considerado que los sistemas biológicos poseen una organización, cuya definición ha sido elaborada a partir de los conceptos generales de la teoría de sistemas. Esta organización incluiría una estructura y unas funciones imbricadas y desarrolladas secuencialmente en el tiempo a través de un programa. La estructura y las funciones serían entendibles en términos de redes y canales de información. En cuanto al concepto de programa, se ha concluido que: 1) es de carácter ontológico y ontogenético; 2) se manifiesta en el ciclo vital; 3) es modificado a través de los cambios funcionales y estructurales de la organización y, 4) dicha modificación se traduce en cambios heterotópicos y heterocrónicos con una importancia capital en la evolución fenotípica.

Tomando a los sistemas biológicos como sujetos y objetos de estudio, se ha elaborado una propuesta evolutiva modular, que se fracciona en una mecánica vectorial y unos procesos ecológicos. Los vectores de cambio redefinirían los conceptos de restricción y de contingencia, al tiempo que añadirían una nueva dimensión, en coherencia con el bucle organismo-ambiente y los principios de autoorganización: la promoción. La confluencia de estos vectores llevaría a una serie de consideraciones: 1) no todos los cambios son equiprobables; 2) no todos los cambios son viables; 3) la historia del sistema condiciona su evolución desde la base; y, en consecuencia, 4) existirían importantes desequilibrios probabilísticos que posibilitan la aparición reiterada de ciertas soluciones bajo condiciones homólogas.

Los procesos de fijación ecológica serían los responsables de dotar de un recorrido temporal y poblacional a las novedades evolutivas, complementando la acción de la mecánica de cambio. La diferenciación de estos procesos en función de las condiciones iniciales

(dimensión poblacional y fenotípica) y circunstanciales, es considerada como una herramienta analítica potente. Esta diferenciación conllevaría una serie de consecuencias: 1) la homogeneización de las poblaciones puede darse por fenómenos distintos de la supervivencia diferencial; 2) haciendo innecesario (además de inoperante) el aparato lógico darwinista que se esconde tras el término inexacto “*selección natural*”; 3) la adaptación sería una cuestión de coherencia ecológica; y 4) no cumplir con dicha coherencia se traduce en una restricción (de carácter externo), que no es homóloga a la selección competitiva.

Por último, se ha articulado la mecánica de cambio y los procesos de fijación ecológica en una dinámica evolutiva general. Esta dinámica sería coherente con los datos paleontológicos y neontológicos, al tiempo que permitiría resolver importantes anomalías heredadas del paradigma darwinista: 1) el acoplamiento entre extinción-radiación; 2) la diversificación en mosaico de las explosiones de diversidad, 3) el patrón puntuado del registro fósil; 4) la paradoja de la robustez, y 5) el incremento de complejidad biológica.

Con esta propuesta se ha tratado de aportar una alternativa teórica y metodológica desde la BES, que recoge buena parte de los planteamientos heterodoxos y los unifica, de manera que cada uno no sólo cuenta con un papel consistente, sino imprescindible. Del mismo modo, se han abarcado perspectivas muy diversas (como la termodinámica del no equilibrio, la teoría de sistemas, la genómica y la teoría de la información), por lo que se considera haber cumplido con el objetivo principal de cualquier proposición desde la BES: la integración coherente de la biología con las ciencias de la complejidad bajo el paradigma sistémico. Pero, para completar este desarrollo, todavía sería posible dar un paso más y utilizar herramientas propias de la metodología propuesta. Ese será el objeto del siguiente y último capítulo: la elaboración de un modelo de simulación basado en el aparato teórico aquí expuesto.

Capítulo 6

EvoDEVS: SIMULACIÓN EVOLUTIVA SISTÉMICA PARA UN MUNDO VIRTUAL

*“¿Sueñan los androides con ovejas
eléctricas?”*

Philip K. Dick.

6.1. Introducción

Las revoluciones científicas están fuertemente ligadas a las revoluciones tecnológicas y metodológicas. En cierto modo, la teoría y la práctica van de la mano en su progresión discontinua. De hecho, este es un fenómeno que ha sido considerado por Kuhn como una característica general de las revoluciones científicas (Kuhn 1971). Dicha relación resulta lógica, dado que los cambios de planteamiento en uno o en otro sentido conllevan, con frecuencia, una reconsideración de su complementario. La introducción de nuevas técnicas y metodologías como, por ejemplo, las ecuaciones diferenciales o la microscopía, han forzado una revisión radical de los conceptos teóricos de sus respectivos momentos históricos. Por otra parte, los nuevos planteamientos teóricos estimulan la creación de nuevas herramientas tecnológicas, métodos y protocolos, ya sea la elaboración mapas genéticos o la construcción del acelerador de hadrones, que se adecuan a sus planteamientos y permiten la observación de aquellos fenómenos describibles por la teoría.

Por lo tanto, el salto propuesto hacia una BES debe requerir de algo más que un cambio radical en las bases teóricas, el cual sería fundamental pero insuficiente. Siguiendo la pauta general de los cambios de paradigma, en la BES la revolución teórica iría de la mano de la revolución tecnológica. De hecho, serían los avances procurados por las técnicas

de corte sistémico, como las herramientas de secuenciación y análisis biomolecular o la modelización de redes, los responsables de canalizar este nuevo enfoque teórico en la dirección adoptada. De forma recíproca, las consideraciones generales de la BES, al menos en los términos propuestos, deberían de potenciar el uso de nuevas tecnologías.

Quizá el más importante punto de contacto entre las diferentes herramientas experimentales y analíticas de la biología de sistemas, aparte de su coincidencia filosófica, sea el uso extensivo de la computación como soporte instrumental básico. El acelerado desarrollo de la informática, así como la creación y difusión de las técnicas de biocomputación, podría ser considerada, por lo tanto, como la revolución tecnológica detrás de la biología de sistemas y, por extensión, de la BES. De entre las diversas técnicas bioinformáticas que se utilizan en la actualidad, una resulta de especial interés para el estudio de los patrones evolutivos y biogeográficos: la biosimulación.

La biosimulación consiste en la aplicación de la teoría de modelado y simulación sobre sistemas de naturaleza biológica, con el fin de estudiar dichos sistemas, reproducir los elementos esenciales de su comportamiento y obtener resultados predictivos en función de las condiciones a las que se somete el modelo. La biosimulación es una herramienta de uso cada vez más corriente en el ámbito biomédico, aunque también ha tenido una interesante (aunque limitada) trayectoria en la biología evolutiva de las últimas décadas. En función de los resultados obtenidos por los estudios en esta línea, parece que la biosimulación evolutiva podría ser una herramienta potente, y sería interesante su generalización como parte del nuevo aparato técnico y metodológico de la BES.

Siguiendo las consideraciones aquí expuestas y las directrices sugeridas a lo largo del texto, se ha elaborado un nuevo modelo de simulación evolutiva que recoge las premisas de la propuesta teórica de esta tesis. En este capítulo, tras una breve introducción sobre la teoría de modelado y simulación, se presentarán las bases generales del modelo, así como la descripción técnica del mismo. Además, se expondrán y discutirán los resultados del análisis preliminar del modelo, basado en la ejecución de ocho escenarios prácticos que varían en las condiciones iniciales de sus variables fundamentales. Con este modelo se pretende poder estudiar la consistencia lógica de la propuesta teórica, al reproducir una simplificación coherente de sus premisas, y tratar de establecer comparaciones razonables con los datos reales.

6.2. Conceptos generales de modelización y simulación

Un modelo es una representación inteligible (abstracta y consistente) de un sistema. La modelización permite estudiar sistemas sobre los que no se puede experimentar de forma directa, ya sea por cuestiones elementales (complejidad o dimensión inabarcable) o prácticas (peligrosidad, coste, número de muestras, etc.). En dichas circunstancias la modelización es una interesante herramienta, que puede orientarse hacia dos direcciones alternativas: 1) los métodos analíticos y 2) los métodos basados en simulación.

Los modelos analíticos suelen hacer uso de formalismos basados en el razonamiento deductivo y se centran en la obtención de soluciones heurísticas generales. No obstante, el método analítico es difícil, si no imposible, de aplicar a los sistemas reales complejos de forma satisfactoria, por lo que en las últimas décadas se ha difundido el uso de metodologías y herramientas de simulación.

La simulación es un método de estudio que se basa en el cálculo de las soluciones de un modelo, siguiendo las reglas descritas por éste. Normalmente se usan modelos matemáticos, por lo que los cálculos son operaciones matemáticas y la simulación se realiza mediante un ordenador, por lo que se habla de simulación por ordenador.

El diseño de los modelos se realiza en función de un *sistema de referencia*, real o artificial. Sobre estos se realizan una serie de experimentos para estudiar, describir y predecir el comportamiento de dicho sistema de referencia. En términos generales, un modelo de simulación puede definirse de la siguiente manera:

“... [A model] is <a set of instructions, rules, equations, or constraints for generating I/O [input/output] behavior>. In other words, we write a model with a state transition and output generation mechanisms to accept input trajectories and generate output trajectories depending on its initial setting...” (Zeigler et al. 2000 p. 29).

Los modelos matemáticos se describen utilizando diferentes *formalismos*, según las características del estudio a realizar o del sistema a estudiar. Para que un formalismo sea adecuado para modelar y simular sistemas complejos, es necesario poder especificar el sistema de referencia con la ayuda de un paradigma que no contenga detalle alguno sobre la técnica futura de implementación del modelo. Dichos modelos son, una vez com-

pletados, sometidos a los métodos de simulación que permiten calcular los resultados de los mismos mediante un *soporte computerizado*.

En resumen, las entidades básicas en la teoría de modelado y simulación serían: 1) el sistema de referencia; 2) la colección de datos acerca de los comportamientos conocidos de dicho sistema; 3) el marco experimental, que especifica las condiciones de experimentación y/o de observación; 4) el modelo, como conjunto de instrucciones para conseguir nuevos datos y observaciones; y 5) el simulador, siendo éste el dispositivo informático sobre el que se desarrolla el modelo (Zeigler et al. 2000).

Además de ser una metodología bastante extendida en el ámbito de la ingeniería y la logística, la simulación ha sido aplicada con éxito para modelar y estudiar diversos sistemas naturales de corte biológico (biosimulación) como, por ejemplo, las conexiones sinápticas de las células nerviosas, la reproducción de colonias bacterianas, los patrones infección vírica, la estimulación del tejido cardíaco, las rutas metabólicas de las mitocondrias o las dinámicas de crecimiento vegetal entre otros (Wainer 2009).

En lo referente a la biología evolutiva, el uso de herramientas de modelado y simulación ha sido recurrente, aunque casi siempre bajo el marco teórico del paradigma sintético. Algunos modelos relevantes ya han sido previamente presentados, como los de Kauffman (2003), Bak y Sneppen (1993) e Ito y Kaneko (2004), y constituyen una interesante aproximación al estudio de la evolución de acuerdo a la BES, pese a que sus bases teóricas se consideran incompatibles con la misma. Otros modelos, como el presentado por De Aguiar y colaboradores, plantean un enfoque más biogeográfico y consideran un marco evolutivo de carácter neutralista para la especiación y la distribución de las especies. Dicho modelo es consistente y sus resultados parecen estar en coherencia con los patrones descritos en diferentes grupos animales y vegetales, actuales y fósiles (De Aguiar et al 2009). Otro modelo a considerar es el publicado recientemente por Lehman y Stanley, que describe una situación de crecimiento de la capacidad evolutiva (*“evolvability”*) en ausencia de presiones selectivas (Lehman y Stanley 2013). Por lo tanto, estos dos modelos utilizan la teoría neutralista como marco teórico y consideran que la evolución puede modelarse fuera de las premisas del paradigma darwiniano, generando unos resultados de simulación coherentes y compatibles con los datos reales.

Aunque de las anteriores incursiones de la biología evolutiva en la biosimulación pueden extraerse interesantes conclusiones, ninguno de los escenarios planteados coincide con las premisas generales de la propuesta teórica desarrollada en esta tesis. Se ha considerado que la elaboración de un modelo de simulación en este sentido podría ser de utilidad

para el estudio del comportamiento de la dinámica descrita, así como para valorar su consistencia. A continuación se presenta la descripción general y técnica de dicho modelo, así como un estudio preliminar basado en una serie de escenarios elementales.

6.3. Planteamiento general del modelo y fundamentos teóricos

De acuerdo con los conceptos básicos de modelización de sistemas previamente expuestos, y en función a los planteamientos de los capítulos anteriores, se ha diseñado un modelo evolutivo. Este modelo trata de ofrecer una simplificación coherente de los sistemas biológicos, respetando la noción de bucle organismo-ambiente y el carácter informacionalmente abierto de estos sistemas, al introducir la posibilidad de potenciación evolutiva en resonancia con el medio.

Para ello se han diseñado unos “*organismos virtuales*” con unos criterios de organización que se consideran razonablemente homólogos a los de los seres vivos, aunque simplificados en extremo. Estos organismos se desarrollan, reproducen y mutan en un espacio celular bidimensional que, a modo de “*mundo virtual*”, está sujeto a variables que fluctúan en el tiempo y que afectan a los organismos en sus capacidades de supervivencia y de modificación.

6.3.1. Organismos virtuales: principios de organización

Los organismos virtuales poseen unos principios de organización basados en la definición planteada previamente: poseen una estructura interna con funciones anidadas, que se desarrollan secuencialmente a través de un programa temporal.

La estructura se basa en una serie de matrices booleanas que vendrían a cumplir con el papel de las redes biológicas en general y de las GRN en particular. Éstas contienen una serie de nodos que interactúan entre sí a modo de *elementos genéticos*, los cuales se expresan en unos *módulos espacio-temporales* definidos. Los elementos genéticos representan objetos con una expresión funcional dentro de la red, sin necesidad de especificar la naturaleza última de los mismos. Por otra parte, los módulos representan diferentes dominios de expresión, separados en el tiempo o en el espacio, en los cuales se expresa la información almacenada en los elementos genéticos a través de sus interacciones.

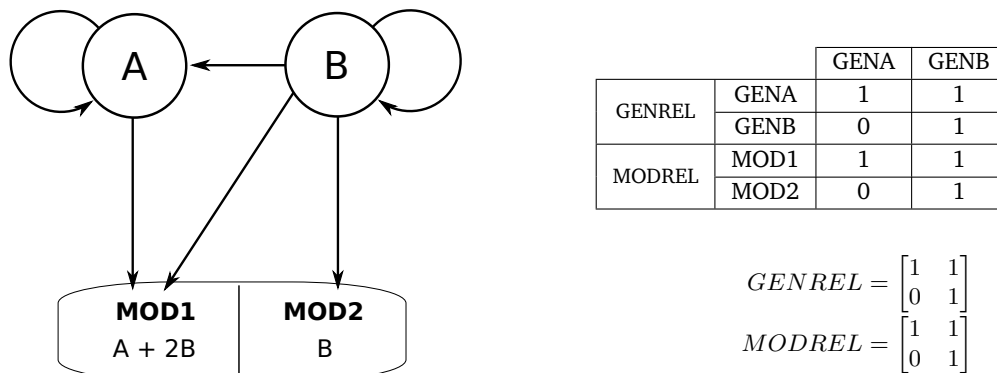
Con este diseño matricial se quiere reflejar no sólo el carácter reticulado de la estructura de las organizaciones biológicas, sino también una propiedad básica en las mismas: la modularidad. Desde los heterocitos de las cianobacterias hasta el metamerismo de los vertebrados, pasando por el clásico ejemplo de los patrones de expresión de las proteínas HOX y de polaridad segmental de *D. melanogaster* (Piqueras 2002, Gilbert y Epel 2009), la modularidad es una propiedad universal de los sistemas biológicos. Porque, como apunta Rudolph Raff:

“... modularity, is an ineluctable feature of biological order. It is arguably the most crucial aspect of living organisms and their ontogenies, and is the attribute that most strongly facilitates evolution...” (Raff 1996, citado en Raskin-Gutman 2005)

En los organismos diseñados para la simulación, el número de módulos y de elementos genéticos es constante, pero no las relaciones entre ellos ni sus valores de expresión. Con esta limitación se pretende poder estudiar las modificaciones fenotípicas en función de los cambios heterotópicos y heterocrónicos, los cuales se han sugerido repetidamente como los fenómenos de cambio morfológico más importantes en la evolución (Gould 2004, Bogin 2003, Alberch y Blanco 1996, Gilbert y Epel 2009, entre otros). Igualmente, desde un punto de vista molecular, se ha sugerido que los cambios de expresión genética, en tiempo y dominio (tejido), constituyen la base de la complejidad fenotípica de, por los menos, algunos grupos animales (Wang et al. 2008). Por tanto, se considera que estos módulos constantes constituyen una abstracción coherente, que refleja la estructura modular de los sistemas biológicos y permite estudiar los cambios en la expresión fenotípica dentro de unos dominios espaciales o temporales definidos.

Volviendo a la descripción del modelo, la estructura reticular de la organización estaría, por tanto, representada a través dos matrices booleanas con diferenciación modular: la *matriz de relaciones genéticas* (GENREL) y la *matriz de relaciones con los módulos* (MODREL). GENREL contiene las interacciones uno a uno entre los elementos genéticos, pudiendo tomar dos valores alternativos: *uno* (existe interacción del primero al segundo) y *cero* (no existe interacción). Lo mismo ocurriría con MODREL, solo que en este caso se evalúa la interacción no recíproca de los elementos genéticos con los módulos (figura 6.1).

Por otra parte, los elementos de la red poseen una serie de valores que, al resolverse, dan lugar a un fenotipo definido que interactúa con el ambiente. Por lo tanto, aun siendo



► **Figura 6.1:** Estructura e información de los organismos virtuales. Izquierda: Red de regulación genética elemental, en la que dos elementos genéticos (GENA, GENB) interactúan entre sí y se expresan en dos módulos espacio-temporales (MOD1, MOD2), definiendo un fenotipo (EMOD1, EMOD2). Derecha: la misma red, representada a modo de matrices booleanas de relaciones genéticas (GENREL) y con los módulos (MODREL). Los valores de expresión de los módulos (EMOD) se obtienen mediante suma aritmética de los valores de los elementos genéticos.

inespecíficas, la estructura incorpora funciones diferenciadas. Estas funciones derivan de los *valores de expresión de los elementos genéticos* (GENVAL). Cada elemento cuenta con un valor numérico, que es hereditario y susceptible de sufrir modificaciones por mutación. Estos valores son utilizados para resolver las matrices GENREL y MODREL, considerando que cada interacción (valor 1 de las matrices) constituye un evento de suma aritmética. El resultado último es la obtención de unos valores de expresión en los módulos, los cuales constituyen el fenotipo.

Por ejemplo, siendo GENVALA el valor de expresión del elemento A, y GENVALB el valor de expresión del elemento B, y utilizando las matrices GENREL y MODREL de la figura 6.1:

Sea:	$GENREL = [1, 1; 0, 1]$ $MODREL = [1, 1; 0, 1]$ $GENVALA = A$ $GENVALB = B$	Se resuelve:	$Expresión\ de\ GENA = A + B$ $Expresión\ de\ GENB = B$ $Expresión\ de\ MOD1 = A + 2B$ $Expresión\ de\ MOD2 = A$
------	--	--------------	---

La *expresión de los módulos* (EMOD) está sujeta, por tanto, a los valores de GENVAL y a la estructura de las matrices GENREL y MODREL. El cambio de cualquiera de estos valores

(reales o booleanos), conlleva la modificación de EMOD y, en consecuencia, del fenotipo.

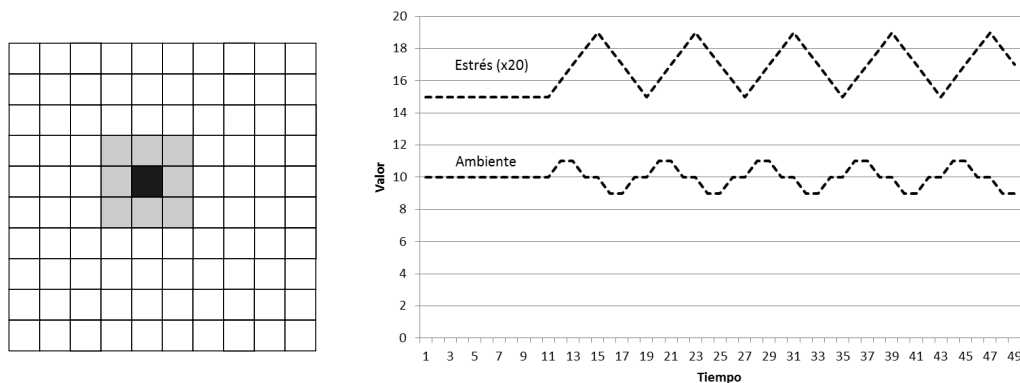
Finalmente, la estructura y las funciones se desarrollan en un programa temporal, el cual define el ciclo vital y reproductivo. Los organismos están sujetos al tiempo y pasan por diferentes estados a lo largo de su “*existencia*”. Tomando un intervalo vital de diez ciclos: 1) la incubación (*edad* = 0) es el periodo de inactividad en el que se ponen en activo las funciones del organismo, solo cuenta a efectos de ocupación de espacio y es necesario a efectos de programación; 2) durante la infancia (*edad* = 1) el organismo está sujeto a todas las reglas de mutación y supervivencia, pero no se reproduce; 3) en la madurez ($1 < \textit{edad} < 10$) el organismo es capaz de reproducirse siempre que haya espacio disponible; 4) en la senescencia (*edad* = 10) el organismo alcanza el límite de su esperanza de vida y muere. Además, los individuos pueden morir de acuerdo a las reglas de restricción desarrolladas más adelante. La reproducción es asexual, es posible una vez por ciclo y se produce con la ocupación un espacio disponible y contiguo al ocupado por el individuo reproductor, seleccionado de manera aleatoria. Por lo tanto, el programa ocurriría con independencia de la estructura y las funciones de la red considerada, pero permite que estas se desarrollen y da sentido a la organización de los organismos virtuales.

6.3.2. Mundo virtual: espacio celular y variables

Los organismos virtuales están incluidos en un “*mundo virtual*”, un espacio celular sin bordes (“*wrapped*”)¹ que contiene un número finito de celdas. Cada una de estas celdas representa un nicho potencial, que puede ser ocupado por un único individuo al mismo tiempo. Siguiendo los principios de los modelos de *autómatas celulares*, cada celda a considerar está rodeada por sus vecinos inmediatos, con los que se comunica de forma directa a través de puertos de entrada y de salida (figura 6.2). El vecindario utilizado en este modelo está formado por las ocho celdas adyacentes (vecindario de Moore). Cada vez que un organismo se reproduce, se ocupa una celda vecina vacía y seleccionada aleatoriamente. Por contraposición, la ocupación de estas celdas vecinas supone la única limitación espacial para la reproducción.

Por otro lado, el espacio celular contiene dos variables independientes, que varían en el tiempo e influyen en los organismos. Estas variables son: 1) “*ambiente*”, que define un parámetro ambiental inespecífico pero fundamental para la supervivencia; 2) “*estrés*”,

¹Esto quiere decir que las celdas del extremo superior del espacio están conectadas a las del extremo inferior, y las celdas del extremo izquierdo las del derecho; por lo que el espacio está cerrado sobre si mismo y es continuo.



- **Figura 6.2:** Un mundo virtual. Izquierda: La simulación se desarrolla en un espacio celular de 10 x 10. Cada celda (ejemplo en negro) está rodeada por ocho vecinos inmediatos (gris), con los que se relaciona de forma directa. Derecha: El espacio celular está sujeto a dos variables que varían de forma independiente en el tiempo: ambiente y estrés. Este último aparece multiplicado por 20 para ajustarse a la escala.

que define el grado de perturbación al que están sometidos los organismos, en función de un agente igualmente inespecífico (figura 6.2)

Es necesario aclarar que la razón de este grado de abstracción es que se pretende diseñar un modelo que refleje las generalidades de los sistemas biológicos y sus dinámicas más elementales, en función de la argumentación de capítulos anteriores. De este modo, la variable ambiente debe ser considerada como cualquier factor físico (temperatura, radiación, etc.), químico (pH, salinidad, etc.) o biológico (espectro de nutrientes, gradientes de autotrofia, etc.) que afecte a la supervivencia de los organismos en función de unos límites máximos y mínimos de exposición. Lo mismo es válido para la variable estrés, que debe ser entendida como cualquier factor (físico, químico o biológico) capaz de perturbar la estabilidad y robustez de los sistemas biológicos en función al grado de influencia.

La interacción de ambas variables con los organismos está definida por unas reglas de restricción y mutación, que son las que permiten que el modelo evolucione en el tiempo.

6.3.3. Reglas de restricción y mutación

Los organismos están sujetos a unas reglas de restricción, que limitan el espectro potencial de variación a una serie de estados viables. Estas restricciones son de carácter externo e interno, de acuerdo con la argumentación del capítulo anterior.

La restricción externa se produce al evaluar la expresión fenotípica de los módulos (EMOD) en función del valor del ambiente. Se establecen reglas de restricción independientes para cada módulo, es decir, se considera que existe una diferenciación funcional cuya coherencia ecológica es evaluada por separado. Por ejemplo:

Si:	$ambiente < EMOD1 < 3 * ambiente$	el organismo es viable; si no, muere por restricción externa.
	$\frac{1}{2} * ambiente < EMOD2 < 2 * ambiente$	

También se evalúa la viabilidad de los organismos en función a unas reglas de restricción interna, que establecen una serie de intervalos inválidos. La adopción de uno de estos valores supone la muerte por falta de coherencia en la organización. Por ejemplo:

Si:	$2 < EMOD1 < 5$	o	$8 < EMOD2 < 10$	muere por restricción interna.
	$10 < EMOD1 < 15$		$23 < EMOD2 < 25$	
	$25 < EMOD1 < 30$		$33 < EMOD2 < 38$	

Por otra parte, los organismos están sujetos a reglas de mutación, que afectan tanto a los valores genéticos como a la estructura de las redes, en función del grado de estrés. Se establece un nivel umbral por encima del cual el estrés es capaz de llevar a los organismos al estado de potenciación evolutiva. Por debajo de dicho umbral, la tasa de mutación es constante, equiprobable para todos los elementos y ocurre con una probabilidad del orden de 10^{-3} , de acuerdo con las estimaciones promedio para los sistemas reales (Saint-Ruff y Matic 2006, Drake et al 1998). Cuando se produce una mutación de este tipo, los valores de GENVAL del elemento afectado son alterados mediante la suma un número tomado aleatoriamente de una distribución normal con positivos y negativos. Respecto a los elementos de GENREL y MODREL, estos siguen una dinámica similar, solo que en estos casos el cambio es de carácter booleano y afecta a la activación o inactivación de las relaciones de las matrices. Todos los elementos (de GENREL, MODREL y GENVAL) mutan por separado.

Cuando el grado de estrés supera el umbral crítico, la tasa de mutación de GENVAL aumenta en dos órdenes de magnitud, emulando el efecto de fenómenos reales, como la hipermutación generalizada y la liberación de tamponadores mutacionales. Por otro lado, los cambios en GENREL y MODREL pasan entonces a estar condicionados por unas matrices de cambio probabilístico (pchange). Estas matrices establecen que cada elemento de GENREL y MODREL tiene una probabilidad independiente de cambio, lo que introduce sesgos probabilísticos en las mutaciones estructurales. Además, estas probabilidades sesgadas de cambio no aparecen de forma uniforme con la superación del umbral de estrés,

sino que se van activando sucesivamente con la intensidad del estímulo. Es decir, cuanto mayor es el grado de estrés por encima del límite de robustez más elementos de la matriz son susceptibles de sufrir eventos de cambio promovido y condicionado. Al igual que ocurre con el resto del modelo, esta consideración trata de reflejar de forma abierta la capacidad de cambio desequilibrado sobre los elementos reguladores, en función de mecanismos específicos de cambio sujetos al estrés: estallidos de transposición, transfección de virus endógenos, transferencia horizontal, modificación epigenética, etc.

6.3.4. Consideraciones generales del modelo y objetivos de la simulación

En resumen, se ha elaborado un modelo de simulación en coherencia con los fundamentos teóricos del texto, que recoge las premisas más elementales de la organización y el comportamiento de los sistemas biológicos. Este modelo se ha construido sobre las categorías presentadas en capítulos previos, de acuerdo con las directrices generales de la teoría de modelado y simulación. Las características más destacables de este modelo, frente los desarrollados previamente por otros autores, serían las siguientes: 1) introducción de la noción de bucle organismo-ambiente, a través de la potenciación; 2) las celdas representan individuos, no poblaciones, y su evolución representa la evolución de la organización particular del mismo; por lo que 3) el nivel de estudio es jerárquico y va desde el plano individual al poblacional; 4) no existen medidas de eficiencia biológica y no se contempla la reproducción diferencial mediada por competencia como un fenómeno necesario en la evolución, sino que 5) se han establecido unas reglas de mecánica de cambio de acuerdo con los vectores de promoción, restricción y contingencia.

La ejecución de este modelo, tras su correcta descripción formal e implementación sobre un soporte computerizado, permitiría estudiar diversos escenarios evolutivos, establecer comparaciones razonables con los datos reales y comprobar la consistencia lógica de las propuestas teóricas de esta tesis. Algunas de estas propuestas a estudiar bajo la simulación serían: 1) el acoplamiento extinción-potenciación; 2) la aparición de eventos de diversificación puntual y saltos de estado durante la evolución fenotípica; 3) las relaciones entre fenotipo y genotipo; 4) la relación entre las restricciones internas y externas, así como de la promoción y la contingencia, en los procesos de homogeneización poblacional; 5) la posibilidad de contemplar el fenómeno evolutivo (y reproducirlo) prescindiendo del aparato teórico darwiniano y de la competencia como motor fundamental.

Por otro lado, este modelo conlleva una serie de simplificaciones que es necesario enumerar. Las más importantes de estas asunciones serían: 1) la estructura de la red es sencilla

y se compone de un limitado número de nodos; 2) no se considera la duplicación ni ganancia de nuevos nodos; 3) la noción del bucle organismo-ambiente se limita a la potenciación evolutiva; 4) el ciclo vital es constante, no evoluciona y es homogéneo entre individuos; 5) la reproducción es asexual y se da una vez por ciclo e individuo; 6) las condiciones del mundo son uniformes en todas las celdas; y 7) las variables de estudio se limitan a un agente estresante y un agente ambiental restrictivo. Por ahora, estas son simplificaciones necesarias desde el punto de vista técnico. Es necesario recordar que este es un modelo inicial, cuyo desarrollo dista de estar cerrado. La implementación de nuevas reglas podrá satisfacer estas cuestiones en un futuro, aunque se considera que el estado actual del modelo es suficientemente robusto como para llevar a cabo esta presentación y estudio preliminar, siempre que se asuman las simplificaciones tomadas.

6.4. Aspectos técnicos y formales del desarrollo

Una vez presentadas las generalidades y los objetivos del modelo, en este apartado se expondrán las bases formales y técnicas sobre las cuales se ha construido y se ha llevado a cabo la simulación. La implementación del modelo en función de estas bases constituye una garantía de que su funcionamiento interno obedece a unos criterios formales bien establecidos, los cuales han sido aplicados a un buen número de sistemas de diferente índole y grado de complejidad (Wainer 2009, Zeigler et al. 2000).

Este modelo está descrito como un autómata celular, utilizando para ello el *formalismo DEVS Paralelo* (PDEVs).

6.4.1. Autómatas celulares y formalismo DEVS Paralelo

En términos generales, el modelo toma la estructura básica de los autómatas celulares, es decir, consiste en un espacio celular que está compuesto por un número finito de celdas o células en interacción geométrica, cuyo estado varía en el tiempo de acuerdo a unos ciclos y en función de la especificación de una serie de reglas. Como exponen Zeigler y colaboradores:

“... A cellular automaton is an idealization of a physical phenomenon in which space and time are discretized and the state sets are discrete and finite. Cellular automata have components, called cells, which are all identical with

identical computational apparatus. They are geometrically located on a one-, two-, or multidimensional grid and connected in a uniform way. The cells influencing a particular cell, called the <neighborhood> of the cell, are often chosen to be the cells located nearest in the geometrical sense. Cellular automata were originally introduced by Newman and Ulam as a idealization of biological selfreproduction... ” (Zeigler et al. 2000 p. 41).

En este caso, el aparato computacional de cada celda (modelo atómico) y del mundo (modelo acoplado) es definido de acuerdo con las especificaciones del formalismo PDEVS desarrollado por Chow (1996), una extensión del formalismo DEVS clásico de Zeigler (1976). El formalismo PDEVS facilita la gestión de eventos simultáneos y es usado para modelizar sistemas dinámicos sujetos a eventos discretos en paralelo². De hecho, permite la construcción modular y jerárquica de modelos simulables y provee de una representación formal para manipularlos matemáticamente, definiendo cómo generar nuevos valores para las variables y los momentos en los que estos deben cambiar.

Este formalismo establece cuáles son los componentes del modelo y sus relaciones dentro del mismo: 1) los eventos de entrada y de salida del sistema; y 2) sus respectivos puertos de entrada y de salida (I/O); 3) los posibles estados del mismo; 4) las funciones de transición interna, externa y confluyente; 5) así como las funciones de salida; y 6) de avance del tiempo. Los *eventos de entrada* son recibidos desde los vecinos y otros elementos externos, a través de los *puertos de entrada*. Por su parte, los *eventos de salida* son generados cuando ocurre un evento interno, antes de ejecutar la función de transición interna, y son emitidos a través de los *puertos de salida*. El *estado* responde a una serie valores que pueden variar en el tiempo en función al comportamiento del sistema. Las funciones de transición son las que determinan las reglas de desarrollo, evaluación y modificación del sistema en cada ciclo. La *función de transición externa* proporciona unas reglas que se ejecutan con la entrada de eventos externos. La *función de transición interna* proporciona reglas autónomas del sistema cuando se dispara un evento interno tras cumplirse el avance de tiempo, dictado por la función homónima, sin que el modelo haya recibido ningún evento externo. La *función de transición confluyente* establece las reglas en caso de que ocurran de manera simultanea un evento interno y uno o varios externos. La *función de salida* es la encargada de exportar eventos hacia los puertos de salida. Finalmente, la *función de avance* del tiempo especifica cuando ocurrirá el próximo evento interno.

²Se considera como un evento cualquier cambio de estado que debe realizarse en un momento temporal (continuo) determinado.

El modelo se ha especificado en dos partes. Los organismos virtuales se han especificado como modelos PDEVs atómicos, mientras que el espacio celular está descrito como un modelo PDEVs acoplado.

Un modelo DEVs paralelo atómico se define matemáticamente como:

$$M = \langle X, Y, S, \text{int}, \text{ext}, \text{con}, \text{ta} \rangle$$

Donde:

$X = (p, v) p \in IPorts, v \in X_p$	es el conjunto de eventos de entrada, <i>IPorts</i> es el conjunto de puertos de entrada, X_p el conjunto de valores para dichos puertos;
$Y = (p, v) p \in OPorts, v \in Y_p$	es el conjunto de eventos de salida, <i>OPorts</i> es el conjunto de puertos de salida, Y_p el conjunto de valores para dichos puertos;
S	es el conjunto de estados secuenciales;
$\text{ext} : QxX^b \rightarrow S$	es la función de transición externa;
$\text{int} : S \rightarrow S$	es la función de transición interna;
$\text{con} : QxX^b \rightarrow S$	es la función de transición confluyente;
$: S \rightarrow Y^b$	es la función de salida;
$\text{ta} : S \rightarrow R_0^+ \cup \infty$	es la función de avance del tiempo, siendo $Q = (s, e) s \in S, 0 \leq e \leq \text{ta}(s)$ el conjunto total de estados.

Mientras que un modelo acoplado sería:

$$CM = \langle X, Y, D, M_d | d \in D, EIC, EOC, IC \rangle$$

Donde:

$X = (p, v) p \in IPorts, v \in X_p$	es el conjunto de eventos de entrada, <i>IPorts</i> es el conjunto de puertos de entrada, X_p el conjunto de valores para dichos puertos;
--	---

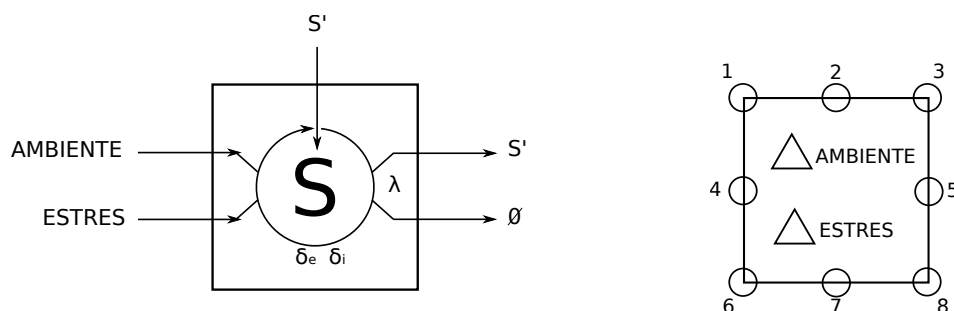
$Y = (p, v) p \in OPorts, v \in Y_p$	es el conjunto de eventos de salida, $OPorts$ es el conjunto de puertos de salida, Y_p el conjunto de valores para dichos puertos;
D	es el conjunto de nombres de los componentes, para todo $d \in D$;
M_d	es un modelo PDEVS básico (atómico o acoplado);
EIC	es el conjunto de acoplamientos externos de entradas, tal que $EIC \subseteq \{((Self, in_{Self}), (j, in_j)) in_{Self} \in IPorts, j \in D, in_j \in IPorts_j\}$;
EOC	es el conjunto de acoplamientos externos de salida, tal que $EOC \subseteq \{((i, out_i), (Self, out_{Self})) out_{Self} \in OPorts, i \in D, out_i \in OPorts_i\}$;
IC	es la función de acoplamientos internos, tal que $IC \subseteq \{((i, out_i), (j, in_j)) i, j \in D, out_i \in OPorts_i, in_j \in IPorts_j\}$.

6.4.2. Descripción técnica del modelo

Cada celda del espacio celular (10 x 10) constituye un modelo PDEVS atómico conectado a sus ocho vecinos por ocho puertos de entrada y por sus respectivos puertos de salida, que se comporta como un posible individuo con reproducción asexual y con un estado que incluye información genética, edad, madurez y almacena la información del estrés y del ambiente, emitida desde sus respectivos generadores (figura 6.3).

En cada ciclo, durante la transición interna, las celdas evalúan su estado (mutación y viabilidad), en caso necesario programan la reproducción y finalmente incrementan su edad. Si se ha programado la reproducción, se ejecuta un nuevo evento interno que genera el nuevo individuo mediante la función de salida y se ejecuta una transición interna "semi-vacía" que programa el siguiente ciclo. Si el estado de la celda ha cambiado se comunica a los vecinos, lo que genera nuevos eventos externos en ellos. Igualmente, si la celda se ha reproducido, se genera un evento externo en la celda de destino del nuevo individuo. Además, las celdas almacenan los valores del ambiente y del estrés (cuando son modificados a través de un evento externo). Por otro lado, cuando la celda objetivo de la reproducción está vacía adopta el estado de organización de dicho vecino y toma edad igual a cero. Esta celda actúa ahora como un nuevo organismo, que porta información heredada de su vecino y adopta un ciclo vital nuevo.

Las mutaciones introducen cambios en la información de los organismos. Estas mutaciones son tanto de carácter estructural (cambios en las matrices de relaciones genéticas GENREL y MODREL) como funcional (cambios en los valores genéticos GENVAL).



► **Figura 6.3:** Modelo atómico PDEVs para cada celda. Izquierda: descripción de las entradas (ambiente, estrés y estado de los vecinos) y salidas (estado, vacío) por cada celda, de las transiciones interna (δ_i) y externa (δ_e), de su influencia sobre el estado (S). Derecha: puertos de entrada (ambiente y estrés) y de entrada/salida (vecinos 1-5).

Se comprueba el grado de estrés actual, cuyo valor es almacenado en cada celda, y si se encuentra por debajo del umbral establecido, los valores genéticos (GENVAL) mutan con una probabilidad baja, independiente y uniforme, que altera el valor preexistente sumando un valor real dentro de un intervalo dado. Lo mismo ocurre para las mutaciones estructurales, solo que la mutación sobre las matrices (GENREL y MODREL) es siempre de carácter booleano o binario. Si el valor del estrés supera el umbral, la probabilidad de mutación de GENVAL se multiplica por cien, y las mutaciones estructurales pasan a seguir unas probabilidades desequilibradas en función sus respectivas matrices probabilísticas (pchangeGENREL y pchangeMODREL). Los valores de dichas matrices se activan secuencialmente con cada aumento de 0,25 puntos sobre el umbral establecido, siendo cero el valor mínimo del estrés y uno el máximo.

A continuación se evalúa la madurez de los organismos y si estos cumplen con las restricciones establecidas. Si el organismo llega al final de su vida máxima ($edad = 10$), o si el valor de expresión de sus módulos no cumple con las reglas de restricción internas y/o externas, muere. En caso contrario, si el individuo es adulto ($edad > 1$), se generará una salida de reproducción programando un nuevo evento interno ($ta(s) = 0$), la cual se procesará de acuerdo a la función de salida. Por último se actualiza la edad ($edad + 1$), finaliza el ciclo y se queda a la espera del siguiente evento externo o interno.

El mundo virtual constituye un modelo PDEVs acoplado, que conecta las celdas entre sí.

Numero elementos	Numero módulos	Edad máxima	Madurez	Reproducción	Poblac. inicial
2	2	10	2	1/ciclo	1
Ambiente inicial	Estrés inicial	Umbral estrés	Tiempo	Espacio	Vecinos
10	Subcrítico	0,8	50 ciclos	10x10	9
Regla de restricción externa para EMOD1			Regla de restricción externa para EMOD2		
<i>Muerte si $env < eMOD < env * 3$</i>			<i>Muerte si $1/2 * env < eMOD < env * 2$</i>		
Regla de restricción interna para EMOD1			Regla de restricción interna para EMOD2		
<i>Muerte si $2 < eMOD (1) < 5$</i>			<i>Muerte si $8 < eMOD (2) < 10$</i>		
<i>Muerte si $10 < eMOD (1) < 15$</i>			<i>Muerte si $23 < eMOD (2) < 25$</i>		
<i>Muerte si $25 < eMOD (1) < 30$</i>			<i>Muerte si $33 < eMOD (2) < 35$</i>		
GENREL	MODREL	GENVAL1	GENVAL2	EMOD1	EMOD2
[1,0;0,1]	[1,1;1,0]	6	15	21	6
Probabilidad mutación GENVAL		Probabilidad bajo estrés		Distribución de mutación	
0'003		0'3		Discreta uniforme [-3,3]	
Probabilidad mutación GEN/MODREL		pchangeGENREL		pchangeMODREL	
0'001		[0'2,0'8;0'5,0'2]		[0'5,0'2;0'2,0'8]	

► **Tabla 6.1:** parámetros iniciales en los experimentos de simulación.

6.5. Escenarios de simulación y resultados

Para poner a prueba el modelo descrito y realizar un análisis preliminar del mismo se han diseñado una serie de ocho escenarios, a partir de los cuales se han implementado un mismo número de experimentos. En todos ellos se ha partido de las mismas condiciones iniciales y se han utilizado valores y reglas exactas para los organismos. La descripción de los parámetros queda recogida en la tabla 6.1. Por contraposición, los valores de las variables ambiente y estrés varían con cada experimento, describiendo diferentes regímenes de cambio: suave, abrupto, fluctuante, puntuado. Para alcanzar un mínimo efectivo poblacional, en los 12 primeros ciclos se ha garantizado las condiciones del medio sean adecuadas para los organismos iniciales.

A continuación se exponen los resultados de los experimentos, incluyendo las gráficas relativas al cambio demográfico, la variabilidad fenotípica (ambos módulos), genotípica (ambos elementos genéticos) y estructural (ambas matrices), el total y la proporción de mutaciones y la evolución sobre los espacios fenotípicos y genotípicos (figuras 6.3-6.39).

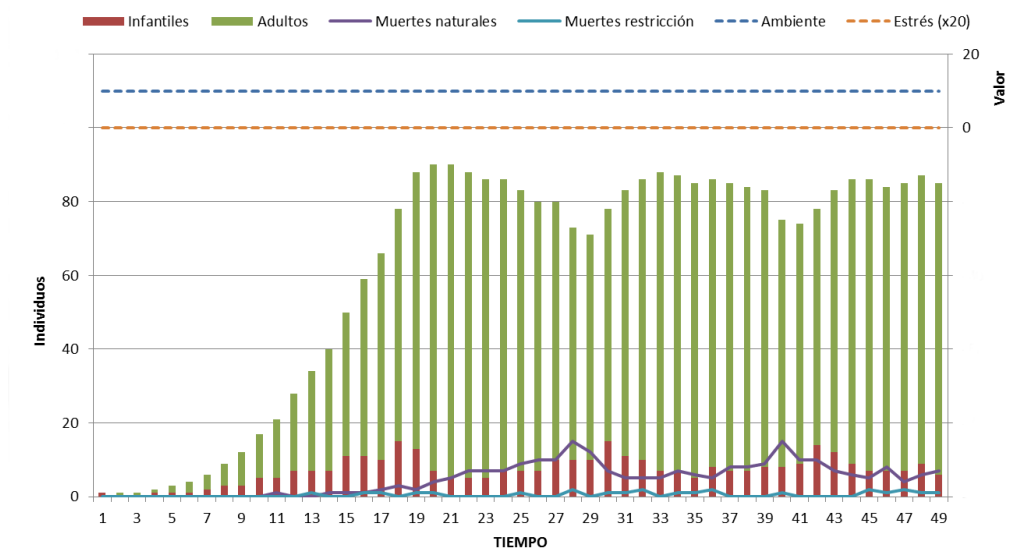
6.5.1. Experimento control

Escenario: condiciones constantes de ambiente = 10 y estrés = 0.

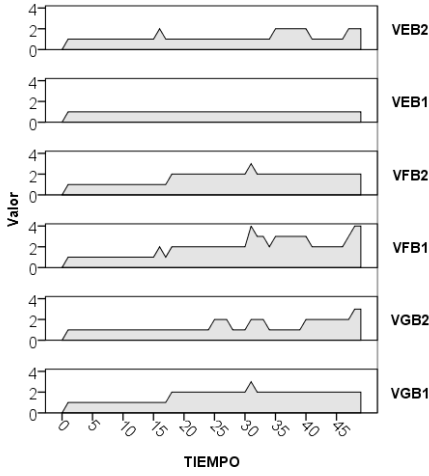
Cambio demográfico: la población crece siguiendo una curva logística hasta alcanzar la capacidad de carga del sistema en torno a 80, en el tiempo 20. A partir de ese punto fluctúa en función del acoplamiento desfasado entre la mortalidad natural y los nacimientos (nichos vacíos).

Evolución morfogenética: los fenotipos originales (EMOD) persisten y son los más frecuentes en todo el experimento. Aparece un nuevo fenotipo estable para cada módulo, sin coincidencia temporal, así como otros fenotipos y genotipos (*alelos*) inestables. Se observa recurrencia de los nuevos caracteres, así como agrupamiento y saltos de fenotipo no persistentes. EMOD2 y GENVAL1 tienen correspondencia directa a lo largo del experimento, pero no EMOD1.

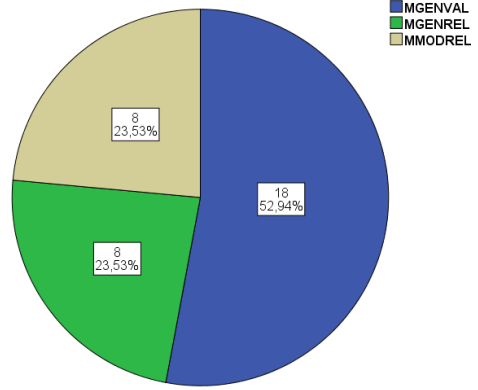
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son ligeramente más frecuentes que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 53% y 47% respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de tres variantes fenotípicas al mismo tiempo.



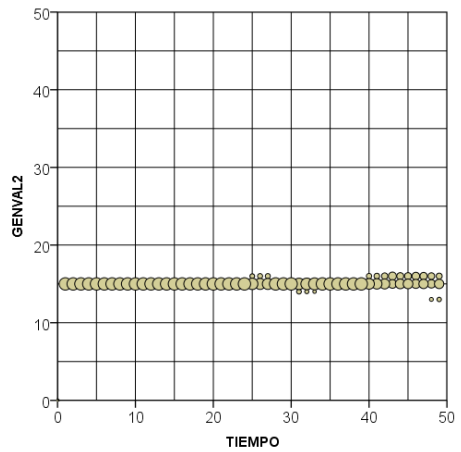
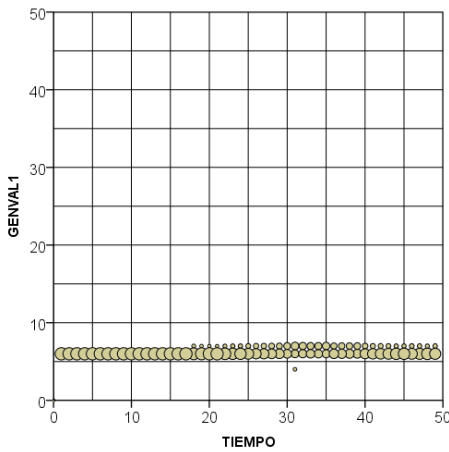
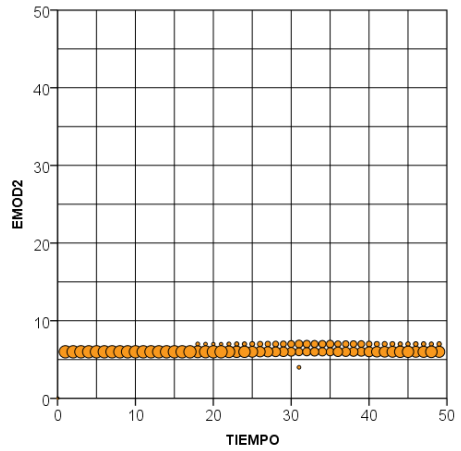
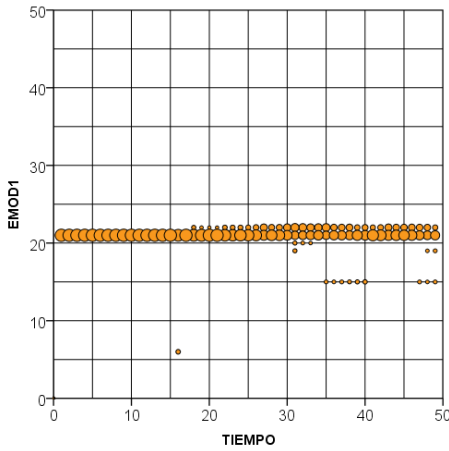
► **Figura 6.4:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.5:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.6:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.7:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

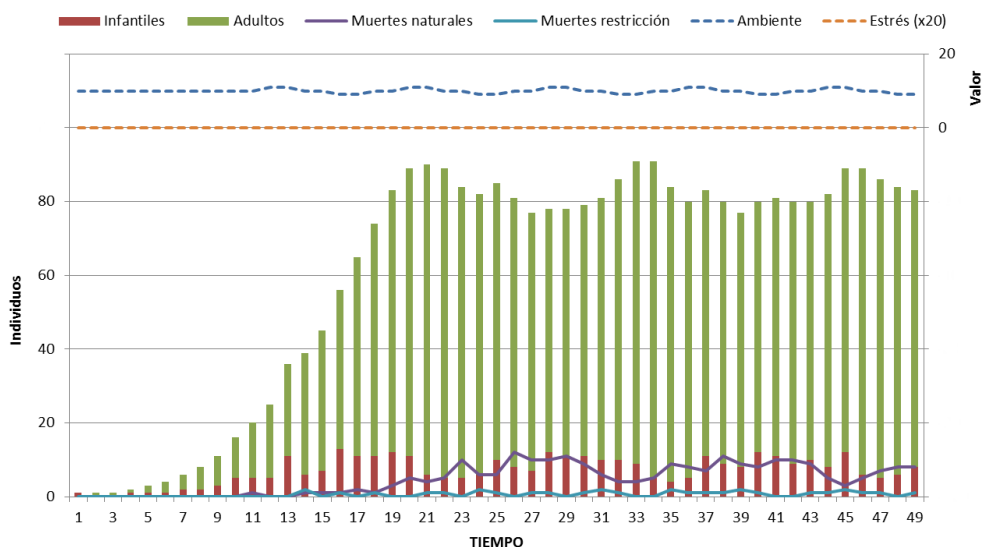
6.5.2. Experimento 1

Escenario: ambiente fluctuante rápido y suave (9-12) y estrés constante (0).

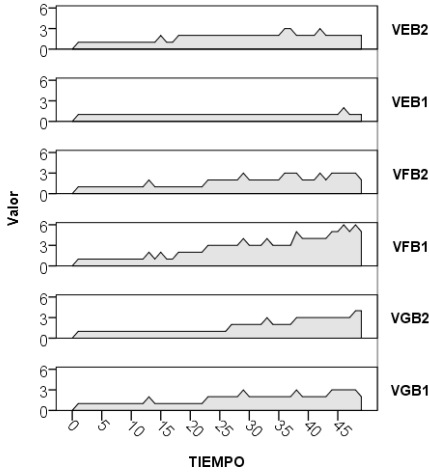
Cambio demográfico: la población crece siguiendo una curva logística hasta alcanzar la capacidad de carga del sistema en torno a 80, en el tiempo 21. A partir de ese punto fluctúa de forma similar al experimento control, aunque algo de forma algo menos acusada.

Evolución morfo genética: los fenotipos originales (EMOD) persisten y son los más frecuentes en todo el experimento. Aparecen nuevos fenotipos estables para cada módulo, sin coincidencia temporal, así como otros fenotipos y genotipos inestables. Se observa recurrencia de los nuevos caracteres, así como agrupamiento y saltos de fenotipo persistentes y no persistentes. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos en todo el experimento.

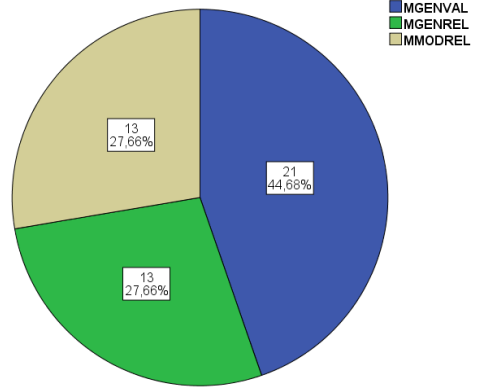
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son ligeramente menos representativas que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 45 % y 55 % respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de cuatro variantes fenotípicas al mismo tiempo.



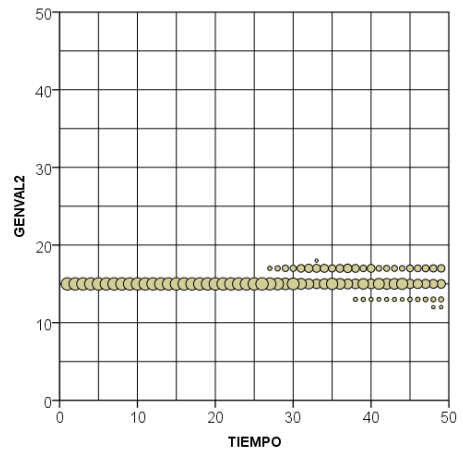
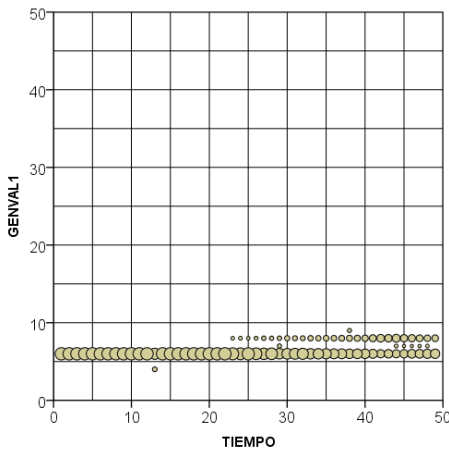
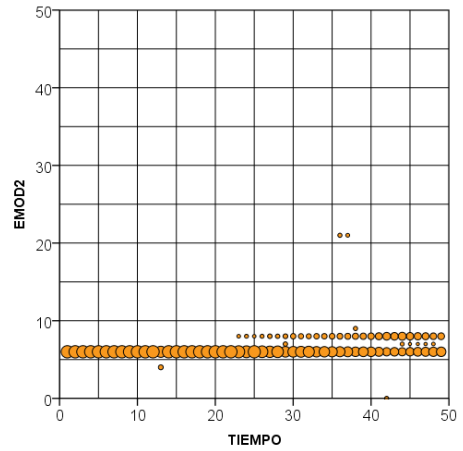
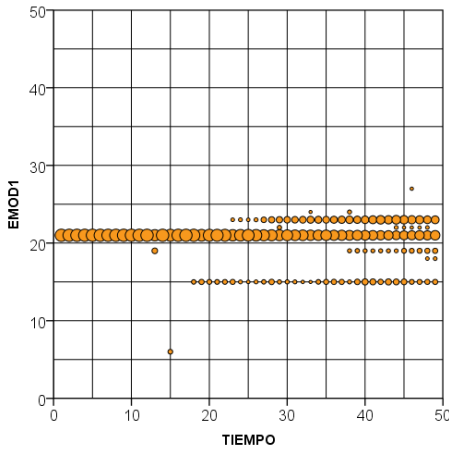
► **Figura 6.8:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.9:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.10:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.11:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

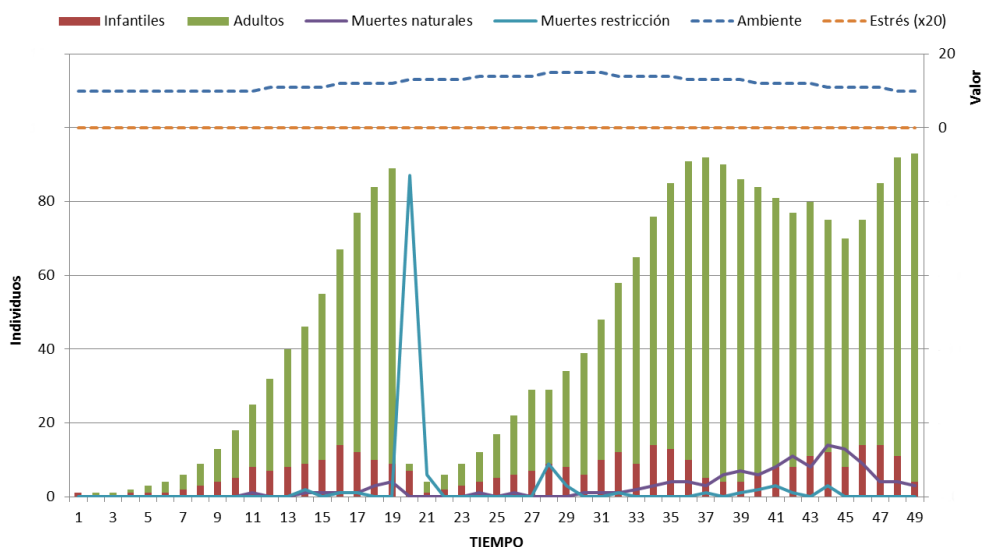
6.5.3. Experimento 2

Escenario: ambiente fluctuante amplio y lento (10-15) y estrés constante (0).

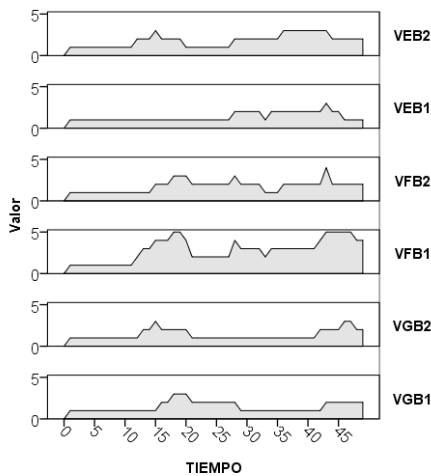
Cambio demográfico: la población crece siguiendo una curva logística hasta el tiempo 19. En el tiempo 20 (*ambiente* = 13) experimenta un pico de mortalidad por restricción que diezma el efectivo. A partir de ese punto comienza a crecer de nuevo y parece volver a fluctuar en torno a 80 a partir del tiempo 34, aunque experimenta un segundo pico (menor) de mortalidad por restricción en el tiempo 28 (*ambiente* = 15).

Evolución morfogénica: los fenotipos originales (EMOD) desaparecen en el tiempo 20. A ese punto sobreviven nuevos fenotipos estables surgidos antes del evento, los cuales son a su vez sustituidos por otros en la segunda crisis del ciclo 28. Se observa recurrencia, así como agrupamiento y saltos persistentes y no persistentes. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos en todo el experimento.

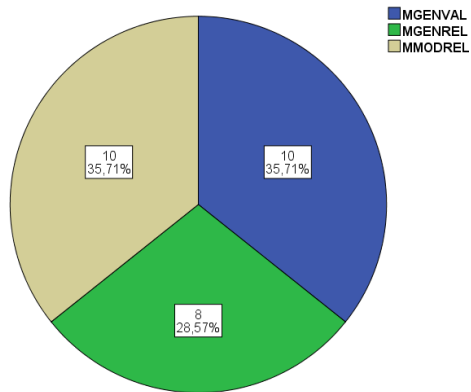
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) tienen menos representatividad que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 36 % y 64 % respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de cinco variantes fenotípicas al mismo tiempo.



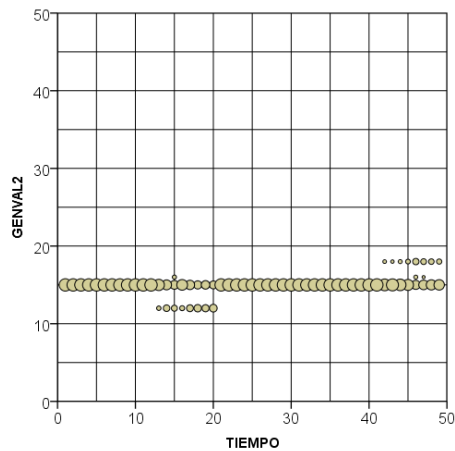
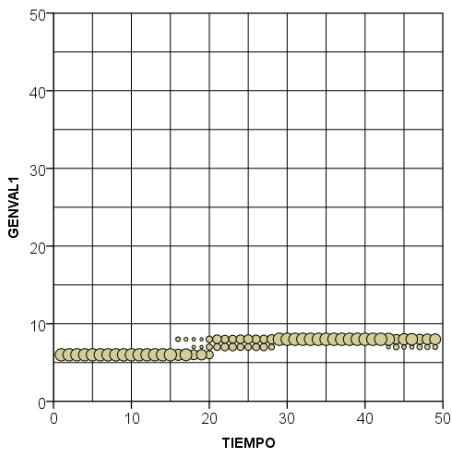
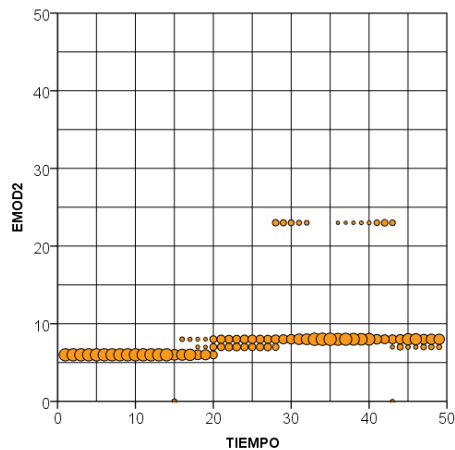
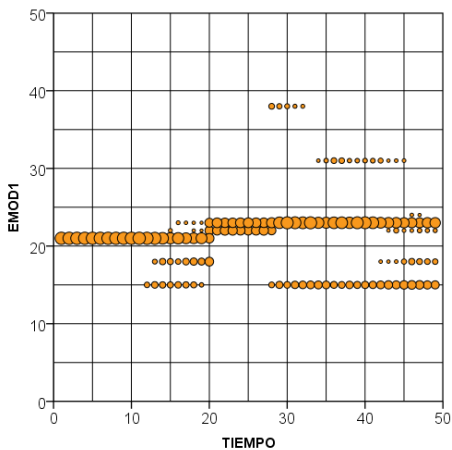
► **Figura 6.12:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.13:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.14:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.15:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

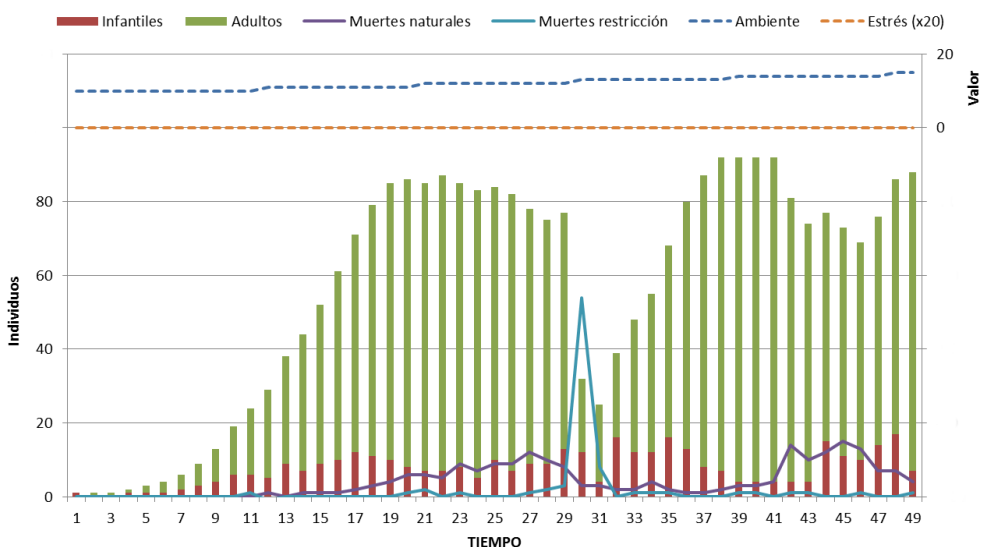
6.5.4. Experimento 3

Escenario: ambiente en aumento lento y gradual (10-15) y estrés constante (0).

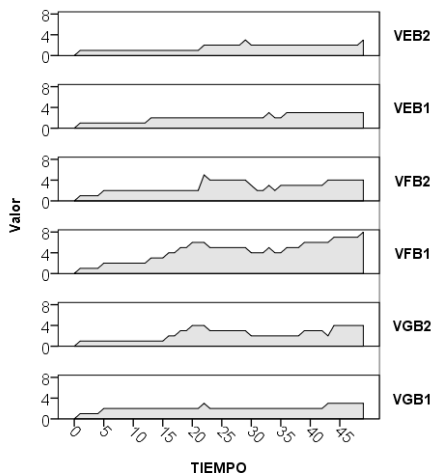
Cambio demográfico: la población crece siguiendo una curva logística hasta el tiempo 29. En el tiempo 30 (*ambiente* = 13) experimenta un pico de mortalidad por restricción que diezma el efectivo. A partir de ese punto comienza a crecer de nuevo y parece volver a fluctuar en torno a 80 a partir del tiempo 36.

Evolución morfogénica: el fenotipo original EMOD1 persiste, aunque su frecuencia decrece paulatinamente, mientras que el valor inicial de EMOD2 desaparece en el tiempo 30. A ese punto sobreviven nuevos fenotipos estables surgidos antes del evento crítico. Se observa recurrencia, así como agrupamiento y saltos fenotípicos persistentes y no persistentes. Los eventos son en general independientes, aunque hay una coincidencia temporal en el ciclo 21. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

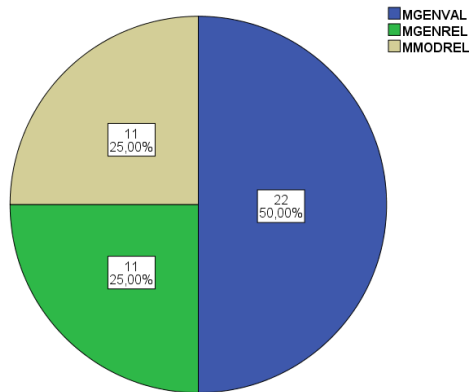
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) y las estructurales (GENREL y MODREL) tienen igual proporción. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de ocho variantes fenotípicas al mismo tiempo.



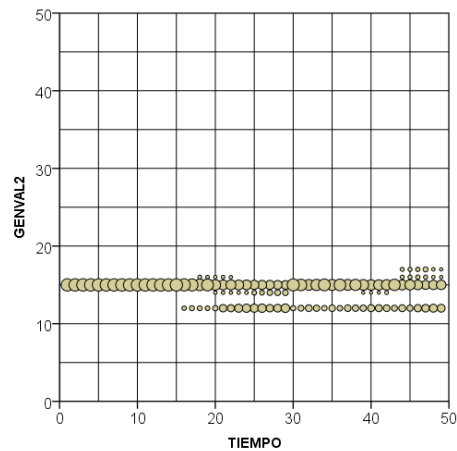
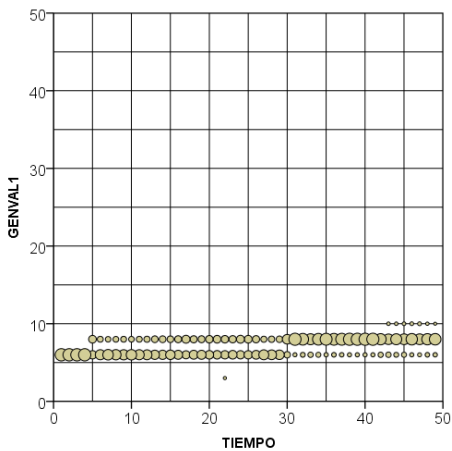
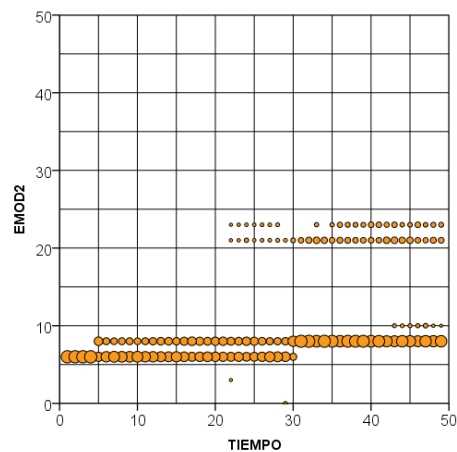
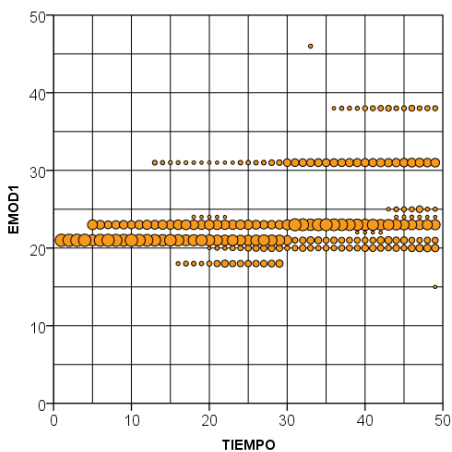
► **Figura 6.16:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.17:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.18:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.19:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

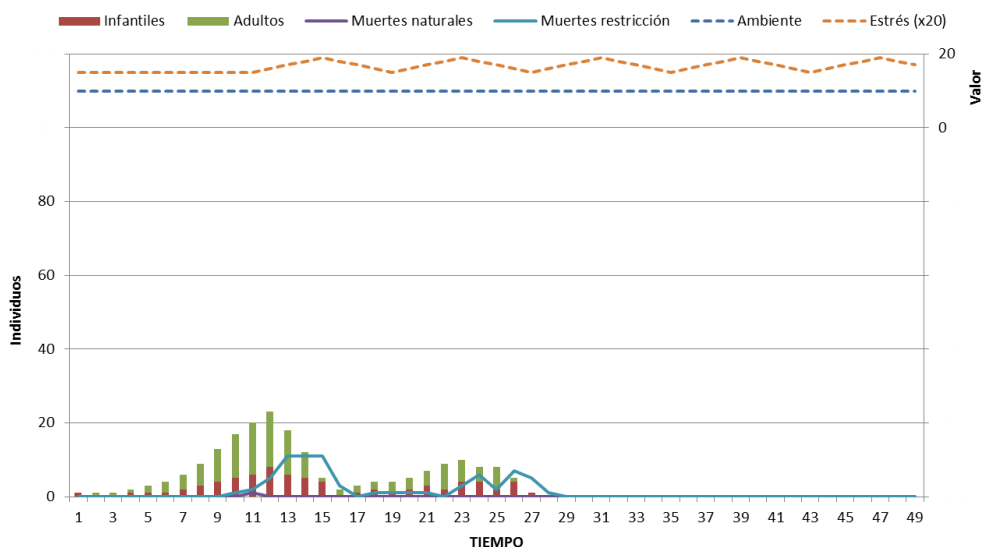
6.5.5. Experimento 4

Escenario: ambiente constante (10) y estrés supracrítico fluctuante (0,75-0,95).

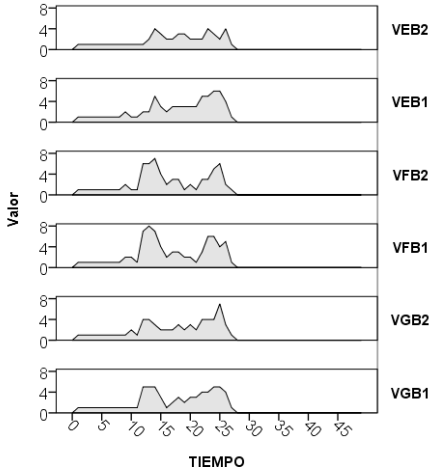
Cambio demográfico: la población crece hasta el tiempo 12 ($estrés = 0,8$), momento en el que aumenta la mortalidad por restricción, produciendo un descenso poblacional continuo hasta el ciclo 17 ($estrés = 0,8$). A partir de ese punto vuelve a crecer, aunque en el ciclo 26 ($estrés = 0,8$) de nuevo hay un pico de mortalidad y la población se extingue en el tiempo 28 ($estrés = 0,8$).

Evolución morfogénica: los fenotipos originales no sobreviven. Aparece una diversificación con saltos fenotípicos y genotípicos a partir del tiempo 12. Se observa recurrencia y saltos fenotípicos, persistentes y no persistentes, con coincidencia temporal en los eventos. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

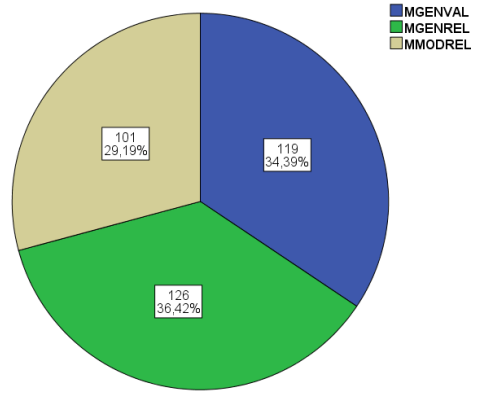
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son más frecuentes que las estructurales (GENREL y MODREL), cubriendo aproximadamente el 34% y el 66% respectivamente. El número total de mutaciones es muy superior al de los experimentos previos. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo hasta la extinción, con un máximo de ocho variantes fenotípicas al mismo tiempo.



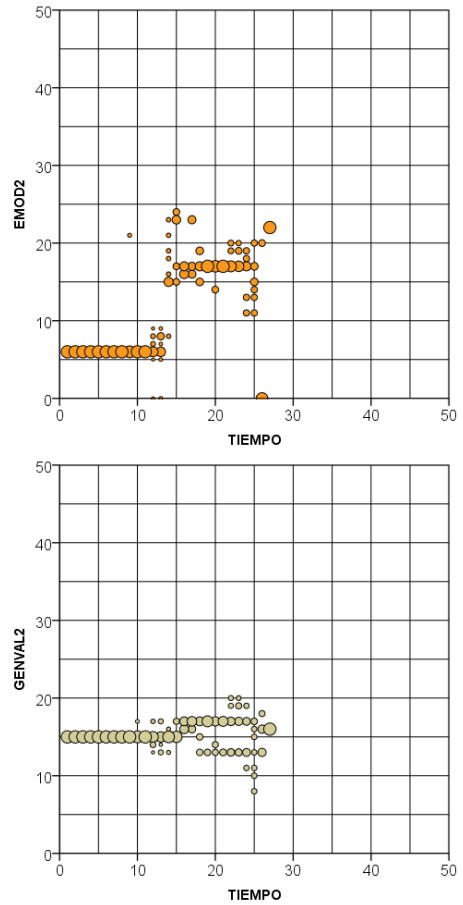
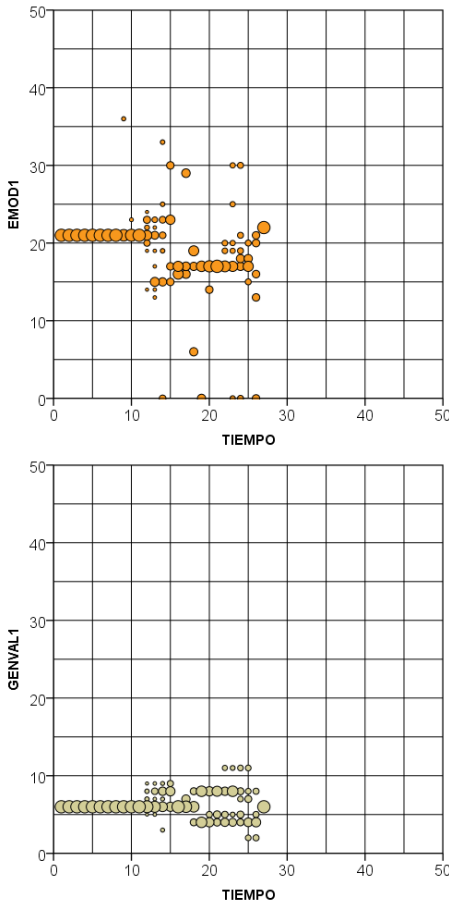
► **Figura 6.20:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.21:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.22:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.23:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

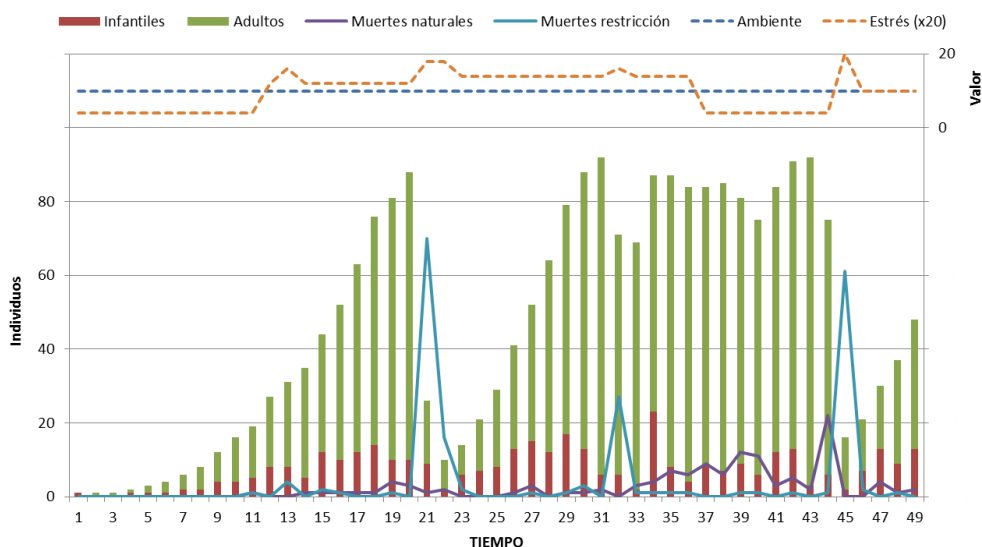
6.5.6. Experimento 5

Escenario: ambiente constante (10) y estrés en pulsos (0-1).

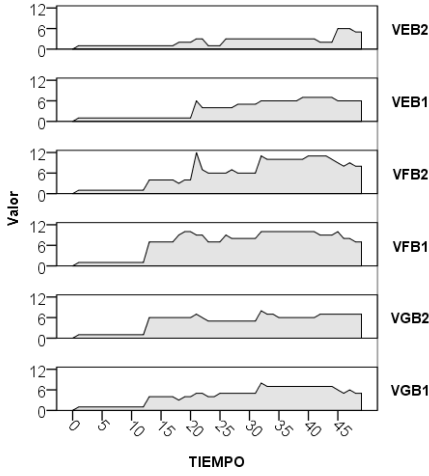
Cambio demográfico: la población crece hasta el tiempo 20, aun sufriendo un pequeño pico de restricción en el ciclo 13 ($estrés = 0,8$). En el tiempo 21 ($estrés = 0,9$) experimenta un pico de mortalidad por restricción que diezma el efectivo. A partir de ese punto comienza a crecer de nuevo experimentando un pico menor en el tiempo 32 ($estrés = 0,8$) y uno mayor en el ciclo 45 ($estrés = 1$). Tras éste la población vuelve a crecer.

Evolución morfológica: el fenotipo original EMOD1 desaparece en el tiempo 21, mientras que el de EMOD2 persiste, aunque con frecuencia decreciente. Aparecen acusados eventos de diversificación temporalmente coincidente en los tiempos 13, 21, 32 y 45 (pulsos de estrés). Se observa recurrencia, agrupamiento y saltos fenotípicos persistentes y no persistentes. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

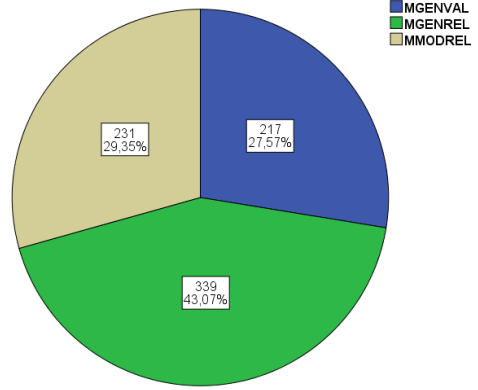
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son menos representativas que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 27% y 73% respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de 12 variantes fenotípicas al mismo tiempo.



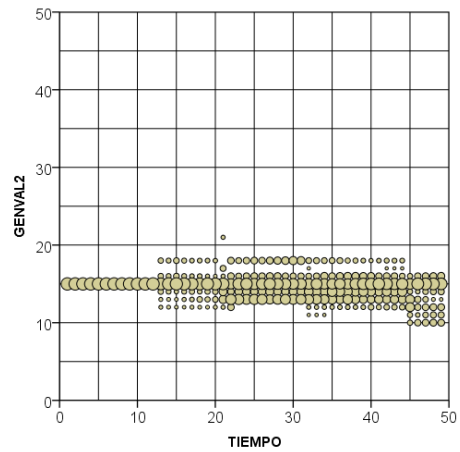
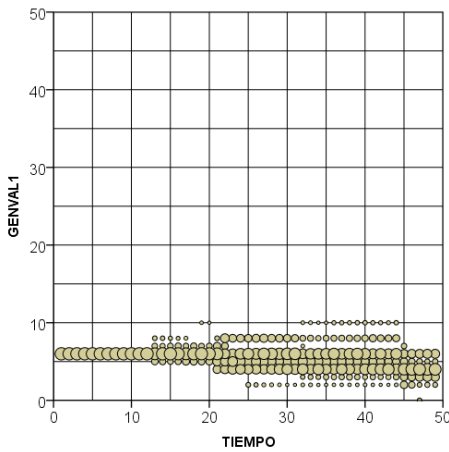
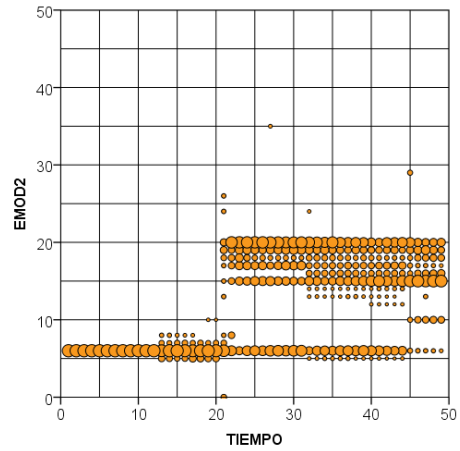
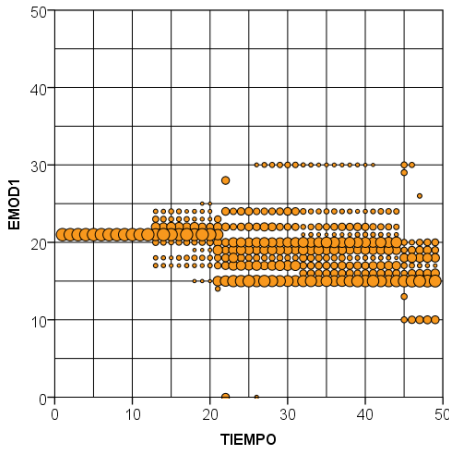
► **Figura 6.24:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.25:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.26:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.27:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

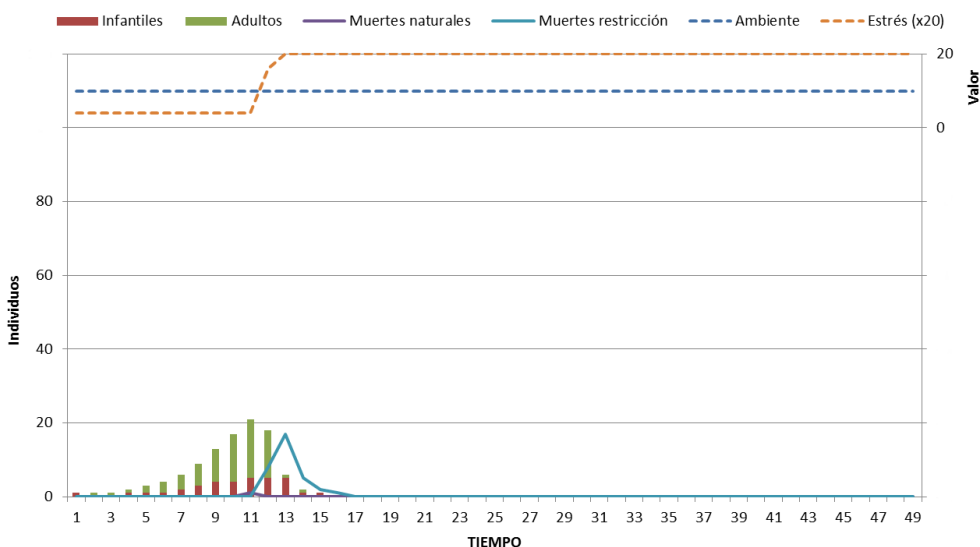
6.5.7. Experimento 6

Escenario: ambiente constante (10) y estrés elevado mantenido (0-1).

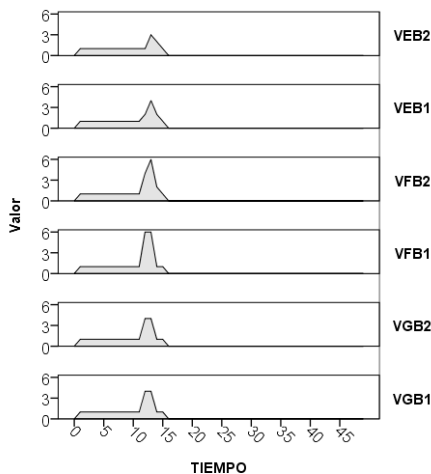
Cambio demográfico: la población crece hasta el tiempo 11. En el ciclo 12 ($estrés = 0,8$), disminuye el efectivo poblacional y aumenta la mortalidad por restricción, efecto que se magnifica en el ciclo 13 ($estrés = 1$) con un pico que acaba llevando a la extinción de la población en el tiempo 16 ($estrés = 1$).

Evolución morfogenética: los fenotipos originales (EMOD) desaparecen y se diversifican entre el tiempo 12 y el 15, a través de un conjunto de saltos fenotípicos coincidentes que derivan en estados no persistentes. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

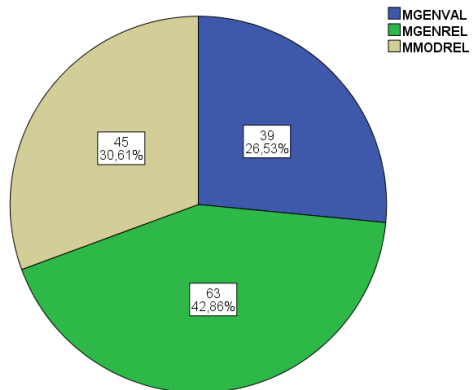
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son menos representativas que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 26 % y 74 % respectivamente. Aun en su corto recorrido, el número total de mutaciones es superior al del experimento control. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo hasta la extinción, con un máximo de seis variantes fenotípicas al mismo tiempo.



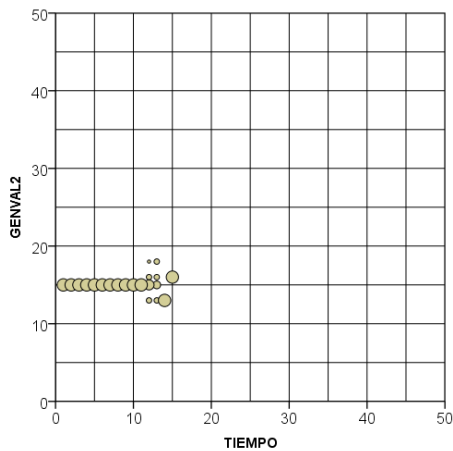
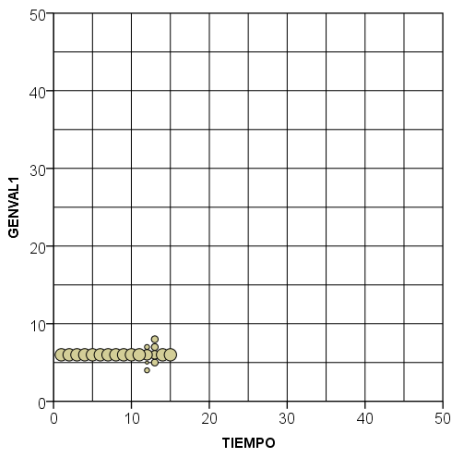
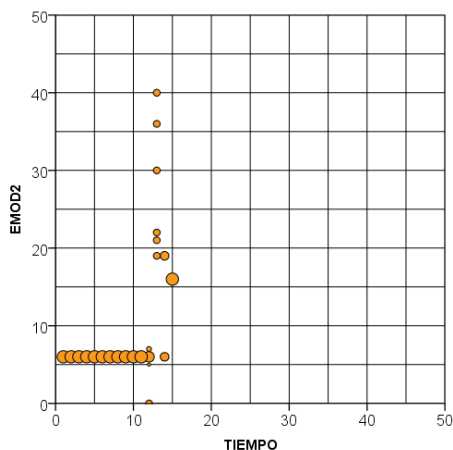
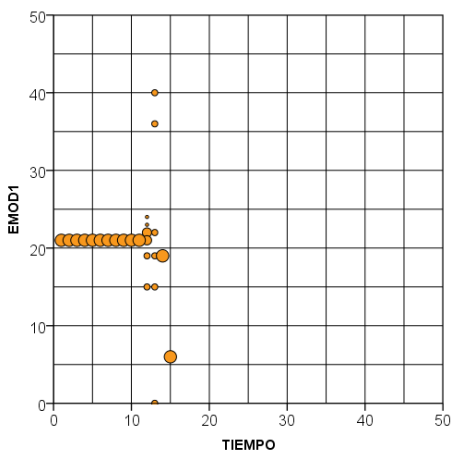
► **Figura 6.28:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.29:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.30:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.31:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

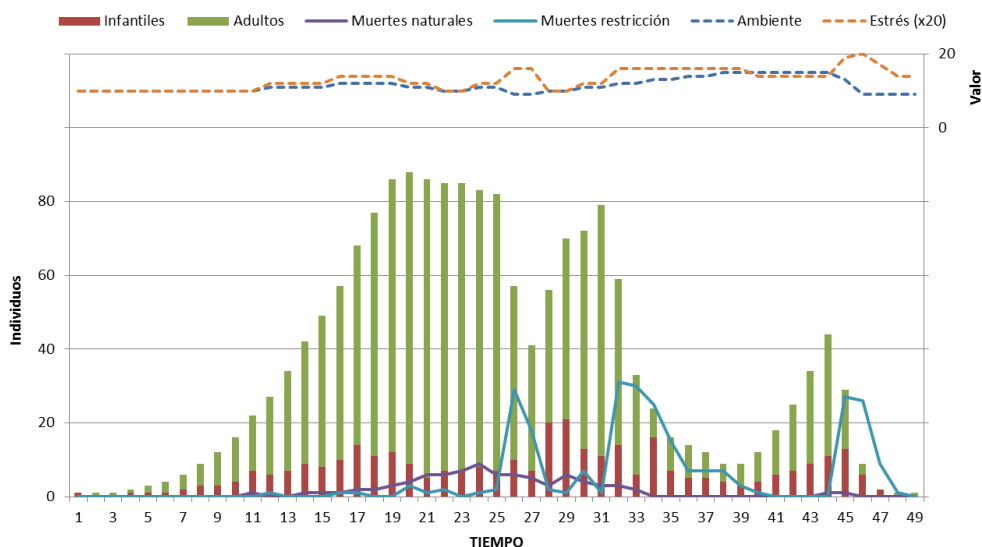
6.5.8. Experimento 7

Escenario: estrés acoplado a los cambios del ambiente variable.

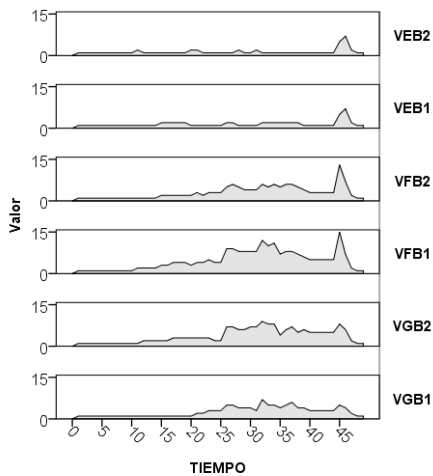
Cambio demográfico: la población crece hasta alcanzar la capacidad de carga, en el tiempo 18. En el ciclo 26 (*ambiente* = 9, *estrés* = 0, 8) se observa un pico de restricción. A éste le siguen otros dos, uno menor en el tiempo 30 (*ambiente* = 11, *estrés* = 0, 6) y otro mayor en el 32 (*ambiente* = 12, *estrés* = 0, 8) que continua hasta el 40 (*ambiente* = 40, *estrés* = 0, 8). En el tiempo 45 (*ambiente* = 13, *estrés* = 0, 95) se da un último pico que llega hasta el 48 (*ambiente* = 9, *estrés* = 0, 7) dejando sólo un individuo reproductor.

Evolución morfogénica: los fenotipos originales desaparecen en los tiempos 45 (EMOD1) y 34 (EMOD2). Se observa recurrencia, así como eventos de diversificación agrupada y saltos fenotípicos temporalmente coincidentes en los tiempos 26, 32, 45 y 46 (*ambiente* = 9, *estrés* = 1). Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

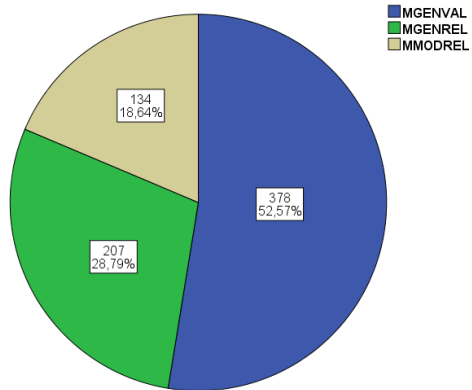
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son ligeramente más abundantes que las estructurales (GENREL y MODREL), con aproximadamente un 52 % y 48 % respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de 15 variantes fenotípicas al mismo tiempo.



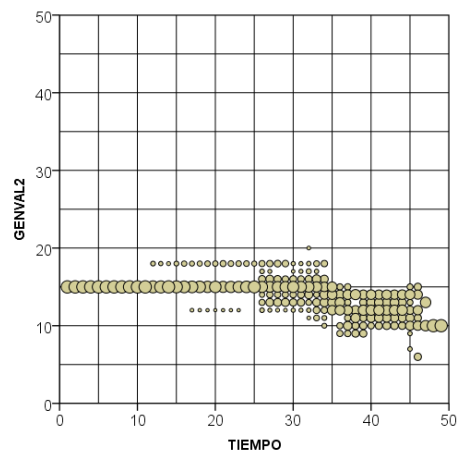
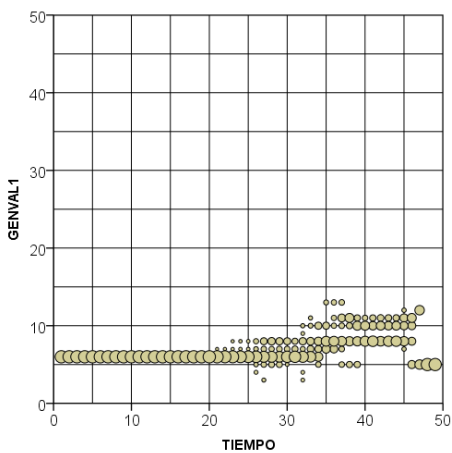
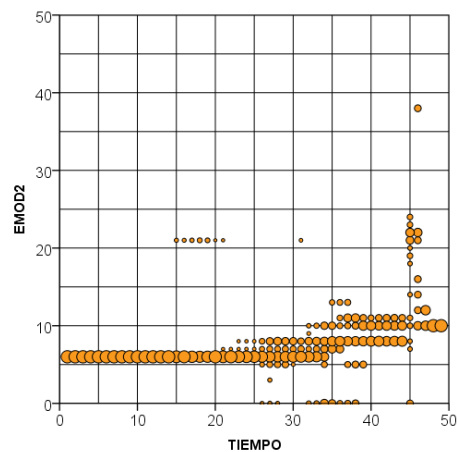
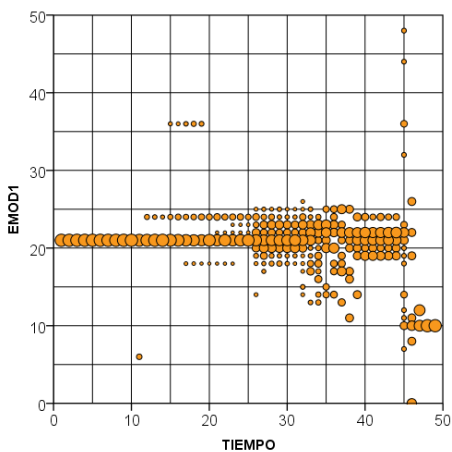
► **Figura 6.32:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.33:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.34:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.35:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

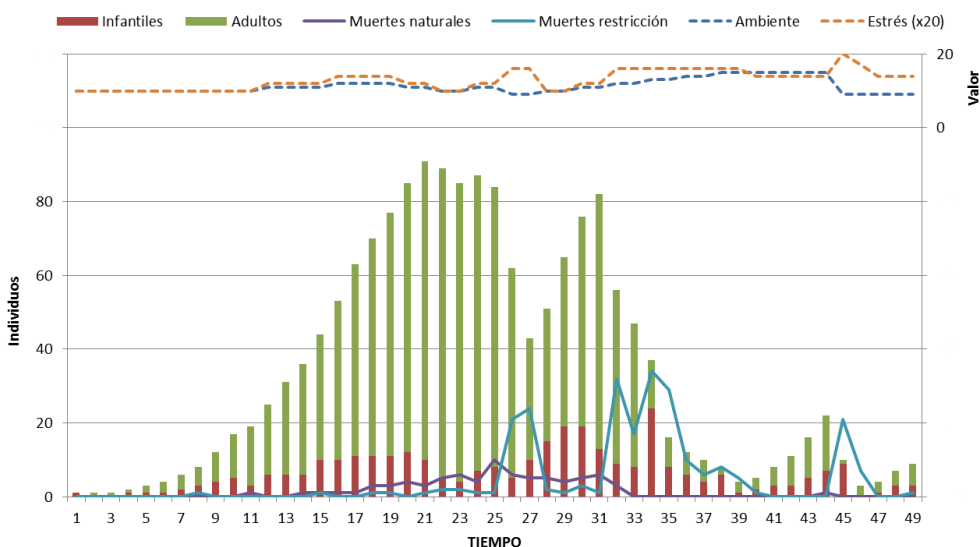
6.5.9. Experimento 8

Escenario: ídem experimento 7, salvo los cuatro últimos ciclos, con cambio más abrupto.

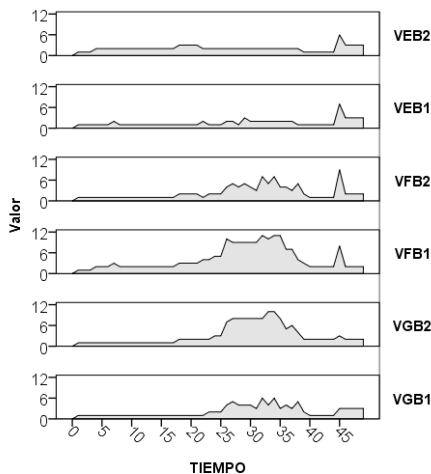
Cambio demográfico: la población crece hasta alcanzar la capacidad de carga, en el tiempo 19. Entre los tiempos 26 y 27 (*ambiente* = 9, *estrés* = 0,8) se observa un pico restricción. A éste le siguen otros dos, uno en el tiempo 32 (*ambiente* = 12, *estrés* = 0,8) y otro mayor en el 34 (*ambiente* = 13, *estrés* = 0,8) que continua hasta el 40 (*ambiente* = 40, *estrés* = 0,8). En el tiempo 45 (*ambiente* = 9, *estrés* = 1) se da un último pico de restricción. En el ciclo 46 (*ambiente* = 9, *estrés* = 0,85) comienza a crecer la población.

Evolución morfogénica: los fenotipos originales desaparecen en el tiempo 45. Se observa recurrencia, así como eventos de diversificación agrupada y saltos fenotípicos temporalmente coincidentes en los tiempos 26, 32 a 38, y 45. Los fenotipos no tienen correspondencia directa con los genotipos.

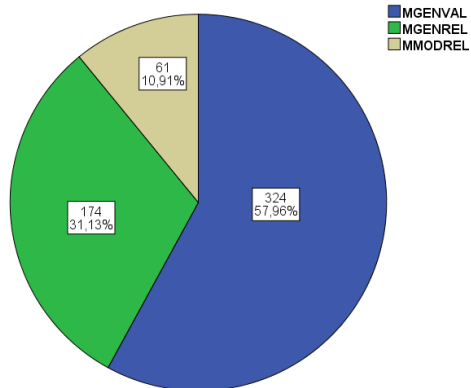
Mutación y variabilidad: las mutaciones funcionales (GENVAL) son más abundantes que las estructurales (GENREL y MODREL), cubriendo aproximadamente un 58 % y 42 % respectivamente. La variabilidad bruta (estructural, fenotípica y genotípica) aumenta en el tiempo, con un máximo de 11 variantes fenotípicas al mismo tiempo.



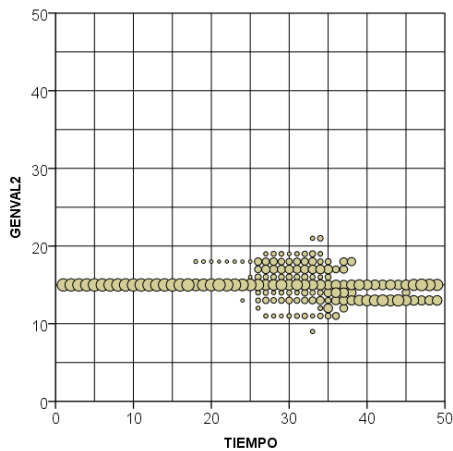
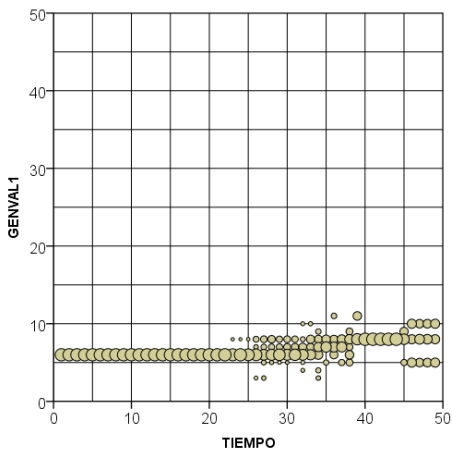
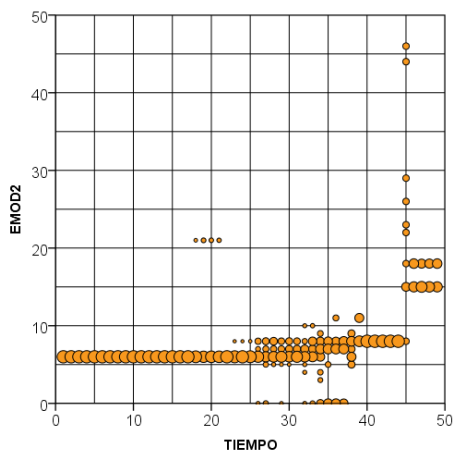
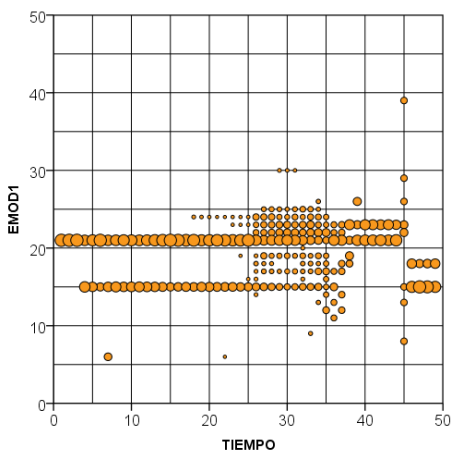
► **Figura 6.36:** Evolución demográfica de la población y cambio del ambiente y del estrés.



► **Figura 6.37:** Variabilidad bruta.



► **Figura 6.38:** Proporción de mutaciones.



► **Figura 6.39:** Evolución fenotípica (arriba) y genotípica (abajo).

6.5.10. Resultados generales

Los resultados anteriores son resumidos y esquematizados en la siguiente tabla:

Experimento	Control	Exp1	Exp2	Exp3	Exp4	Exp5	Exp6	Exp7	Exp8
Estrés	0	0	0	0	0,75-95	0-1	0-1	0-1	0-1
Ambiente	10	9-11	10-15	10-15	10	10	10	9-15	9-15
Constante	<i>Ambos</i>	<i>Estrés</i>	<i>Estrés</i>	<i>Estrés</i>	<i>Amb.</i>	<i>Amb.</i>	<i>Amb.</i>	-	-
Fluctuante	-	<i>Amb.</i>	<i>Amb.</i>	-	<i>Estrés</i>	-	-	-	-
Creciente	-	-	-	<i>Amb.</i>	-	-	-	-	-
Continuo	-	-	-	-	-	-	<i>Estrés</i>	-	-
Puntuado	-	-	-	-	-	<i>Estrés</i>	-	-	-
Variable	-	-	-	-	-	-	-	<i>Ambos</i>	<i>Ambos</i>
Extinción	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Recurrencia	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Coordinación	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Salto	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Agrupación	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. estructural	16	21	10	22	119	217	39	378	324
M. funcional	18	26	18	22	227	570	108	341	235
Variabilidad	0-4	0-6	0-5	0-8	0-8	0-12	0-6	0-15	0-11

6.6. Discusión de los resultados

El objeto de los experimentos uno a tres y cuatro a seis es el estudio de la influencia de las variables ambiente y estrés, respectivamente, sobre la evolución de la población. Los experimentos siete y ocho combinan ambas variables y ejecutan el mismo escenario hasta el ciclo 15, estableciendo un régimen de cambio acoplado donde el estrés aumenta proporcionalmente a los cambios de la variable ambiente. En el experimento control todos los valores son constantes.

6.6.1. Estudio sobre el escenario control

En el experimento control se ha ejecutado un escenario en el que las condiciones del ambiente son constantes, no hay estrés y los fenotipos de inicio están adaptados. Este escenario permite estudiar los cambios demográficos y evolutivos en un entorno completamente estable, sirviendo de contraste para los experimentos siguientes.

En este experimento, dado que no varía el ambiente y los organismos están adaptados de inicio, la muerte por restricción sólo se produce cuando un individuo muta a un nuevo estado inviable. Dado que la tasa de mutación es la basal en todos los ciclos, este fenómeno tiene una influencia baja y de fondo. Por el contrario, la muerte natural (cuando los organismos agotan su ciclo vital) es la principal responsable de la mortalidad.

La mortalidad natural, la natalidad y el tamaño poblacional están acoplados, describiendo fluctuaciones con sincronización desfasada. Este acoplamiento derivaría de la dinámica reproductiva de la población y de las dimensiones del espacio celular. Dado que existe la limitación espacial para la reproducción (celdas vacías del vecindario), cuando el espacio inmediato se satura no es posible generar nuevos organismos. La muerte de los individuos senescentes libera espacio y permite que aumente de nuevo la natalidad. Por otra parte, como la esperanza de vida es uniforme y las restricciones son limitadas, las muertes tienen una periodicidad que responde al total de ciclo vital. Esto genera un patrón fluctuante en el tamaño poblacional en torno a los 80 individuos, tras la fase de crecimiento exponencial.

En líneas muy generales, se encuentran interesantes paralelismos entre los resultados de este escenario y las dinámicas de los sistemas reales. Como en muchas poblaciones naturales y sujetas a la experimentación, el crecimiento y la evolución demográfica del experimento pueden ser descritos en función de una fase de crecimiento en curva logística y una fase de estabilización en torno a la capacidad de carga del sistema (K). La fluctuación sobre K se debe a una regulación de la población como consecuencia de la disponibilidad de nichos y el acoplamiento de las dinámicas ecológicas, por lo que está relacionada con los ciclos máxima de natalidad y mortandad.

En lo referente a la evolución fenotípica y genotípica, en este experimento es esencialmente conservadora. Esto puede deberse a la baja tasa de mutación, aunque la contingencia puede ser un factor importante si se da la circunstancia de que las poco frecuentes mutaciones son además inviables. Por otra parte, no todas las mutaciones del modelo tienen un efecto sobre la población. Según se ha comprobado a lo largo de los experimentos,

hay cuatro circunstancias bajo las cuales no llegan a generar nuevas variantes fenotípicas: 1) las mutaciones son neutras y no modifican el valor inicial; 2) se produce reversión o recurrencia hacia estados ya existentes; 3) las mutaciones pueden desaparecer si los organismos mueren sin descendencia. Estas condiciones tienen un fuerte paralelismo con principios del neutralismo genético. Como consecuencia, la estabilización de los fenotipos no sólo está condicionada por las restricciones, sino también por fenómenos contingentes relacionados con la frecuencia relativa y la edad reproductiva, siendo más inestables las novedades con baja representación poblacional (un individuo) y las que suceden en los estados avanzados del ciclo vital.

Finalmente, cabe destacar que aunque en este experimento los fenotipos estables se agrupan en torno a los valores de inicio, en algunos puntos aparecen saltos fenotípicos con cierta continuidad. Al tratarse de un modelo bajo reproducción asexual, las limitaciones a la supervivencia de estas “macromutaciones” dependen solo de las restricciones.

6.6.2. Estudio sobre la variable ambiente

En los experimentos uno a tres se han ejecutado escenarios con valores de ambiente cambiantes, sin introducir estrés. Con estos experimentos se busca estudiar el efecto de las restricciones externas en función de las condiciones del ambiente y contemplar posibles paralelismos con circunstancias naturales en las que no sucedería un acoplamiento entre estrés y ambiente.

Al nivel demográfico, resulta llamativo que la influencia del ambiente sobre la densidad poblacional no es lineal. Mientras que la fluctuación de los valores de esta variable entre 9 y 12 (experimento 1) no parece producir grandes alteraciones sobre lo expuesto en el estudio control, en los experimentos dos y tres se observa que el valor 13 del ambiente genera unas condiciones de restricción que son letales para los organismos con la organización de inicio, que son los mayoritarios. En este punto se incumple la regla de restricción externa para EMO2 de estos individuos, superando los límites de adaptación del fenotipo. Evidentemente, este comportamiento crítico responde a la configuración del modelo y al nivel de tamponamiento ejercido por la variabilidad de la población (bajo, en este caso), pero sería interesante buscar correspondencia con los límites de adaptación de los sistemas reales, dado que el patrón expuesto no parece alejarse de la lógica. Tras este sesgo, las poblaciones se acomodan al cambio y no vuelven a sufrir picos de muerte en torno a dicho valor. El mismo fenómeno, a menor escala, se reconoce en el valor 15 del experimento dos.

En este sentido, los resultados del modelo parecen sugerir que las poblaciones con baja variabilidad son más susceptibles a sufrir sesgos por picos de restricción derivados de los cambios del ambiente que las poblaciones con mayor diversidad. Aunque sería necesario generar más experimentos de la misma índole, este resultado sería coherente con las nociones generales sobre conservación y biodiversidad.

En lo referente a la evolución fenotípica y genotípica, los cambios del ambiente introducen desplazamientos en el espacio fase, al restringir de forma dinámica las soluciones viables del sistema. Esto acaba con las trayectorias de algunas organizaciones (incluyendo los fenotipos originales) y libera el acceso a otras nuevas. Como en el experimento control, la diversificación no sigue un patrón coordinado en el tiempo, pero se sucede una exploración de la dimensión fenotípica que incluye discontinuidad (saltos) y recurrencia.

Salvo en los eventos críticos de restricción, no se observan grandes diferencias en lo referente a los máximos de variabilidad con el experimento control. Una consideración importante, y extensible al resto de los experimentos, es que no se aprecia una correspondencia lineal entre la variabilidad genotípica, estructural y fenotípica en términos absolutos. Del mismo modo, el sesgo fenotípico no está asociado estrictamente a un sesgo genotípico concreto. Un valor genotípico dado puede expresarse en distintos fenotipos en función de las variaciones estructurales y de las interacciones con otros elementos genéticos (epistasia). Esto sienta un paralelismo con las consideraciones actuales de la genética.

Otra consideración interesante deriva de la caracterización de las organizaciones supervivientes a los eventos críticos de restricción. Tanto en el experimento dos como en el tres se produce un remplazo de los fenotipos mayoritarios (originales) por otros preexistentes. Estos últimos aparecen en tiempos anteriores a la crisis, pero permanecen con baja frecuencia hasta que se produce el sesgo poblacional y se vuelven los más representativos. Salvando las distancias y las diferencias de escala, se encuentra cierto paralelismo entre este patrón y los procesos peripátricos esgrimidos por Gould y Eldredge para explicar el equilibrio puntuado, pero de carácter neutralista y con macromutación.

6.6.3. Estudio sobre la variable estrés

Los experimentos cuatro, cinco y seis ejecutan escenarios en los que el ambiente permanece constante y los organismos se encuentran adaptados de inicio. Como en el experimento control, solo las mutaciones pueden desviar los fenotipos hacia estados restringidos, pero, a diferencia de éste, se somete a los organismos a varios regímenes de estrés: fluctuante,

puntuado y mantenido. Con esto se busca, sobre todo, estudiar el efecto del estrés sobre la población en escenarios de desacoplamiento causal con los agentes restrictivos (ambiente). Esta situación, además de ser práctica para el análisis, tendría cierto paralelismo con situaciones reales de potenciación bajo, por ejemplo, condiciones de estrés citológico y genómico (infecciones víricas, hibridación, etc.).

En el plano demográfico, la consideración más clara y evidente de estos experimentos es el efecto devastador que tiene el estrés supracrítico sobre el efectivo poblacional. De hecho, el estrés, y solamente el estrés, ha sido capaz de llevar a la extinción total de la población en los experimentos realizados. Es interesante resaltar que la condición más nociva parece ser el tiempo de exposición. Las situaciones de alto estrés mantenido (experimento seis) o fluctuante en torno al umbral crítico (experimento cuatro) resultan finalmente letales. Del mismo modo, en el experimento cinco se observan picos de mortalidad por restricción que coinciden temporalmente con los pulsos de estrés y que aparentan cierta relación con el grado del estímulo.

Al analizar la evolución de los espacios fenotípicos y genotípicos se constata que las causas detrás de estas extinciones y picos de mortalidad es la propia potenciación evolutiva. Al superar el umbral, la población experimenta un estallido de mutación y diversidad que la sitúa en un estado inestable de alta creatividad. Cuando este estado es mantenido en el tiempo, o se sucede de forma muy continuada, la población no tiene la capacidad de estabilizarse y recuperarse, dado que los cambios de fenotipo son constantes y muchos de ellos llevan a fenotipos sujetos a restricción interna y, sobre todo, externa.

Por el contrario, cuando el estrés supracrítico acontece en pulsos, la población no se extingue, sino que desarrolla radiaciones de naturaleza sincrónica y coordinada. Concretamente, en el experimento cinco se observan varios eventos de gran diversificación puntual que coinciden con los pulsos de estrés. Dicha diversificación incluye saltos fenotípicos y conlleva el que la variabilidad bruta tome valores máximos superiores a los descritos en los experimentos anteriores.

En general, se entiende que el modelo estaría reproduciendo consistentemente los planteamientos de la dinámica evolutiva propuesta. El estrés tiene un doble efecto sobre la población, al potenciar la creatividad y diezmar el efectivo, por lo que se cumplirían las consideraciones sobre el acoplamiento entre extinción y radiación. En estas radiaciones, las organizaciones sufren diversificación y saltos de estado, los cuales presentan indicios de agrupamiento como consecuencia de los vectores de restricción, promoción y contingencia. Tras los pulsos se produce la recuperación del efectivo y la estabilización de los

nuevos fenotipos. El posible paralelismo con la naturaleza ya ha sido ampliamente argumentado en la propuesta teórica, la cual, según estos resultados, tendría consistencia interna.

6.6.4. Estudio sobre los escenarios bivariantes

Los experimentos siete y ocho ejecutan escenarios en los que el valor del ambiente varía a través de diferentes regímenes (constante, fluctuante, continuo y abrupto) y el grado de estrés aumenta en función de la magnitud de estas variaciones. Ambos escenarios son idénticos en su configuración hasta el ciclo 45, donde el experimento ocho experimenta un cambio aún más abrupto. El objeto de este estudio es contemplar un par de escenarios complejos con condiciones variables y observar los efectos combinados de ambas variables en una situación de acoplamiento causal, donde los cambios del agente restrictivo (ambiente) generan estrés sobre los individuos. Esta situación tendría cierto paralelismo con los sistemas naturales cuando los estímulos fueran de origen fisicoquímico, como, por ejemplo, el estrés hídrico o los choques térmicos; así como con escenarios catastróficos en los que actuasen varios agentes (estresantes y restrictivos) al mismo tiempo.

La evolución demográfica de ambos experimentos es similar y estaría condicionada por los cambios del estrés y del ambiente, así como por sus sinergias. Se observan picos de muerte por restricción que coinciden tanto con los valores supracríticos de estrés como con los cambios del ambiente. La combinación de un cambio abrupto del ambiente con un estado de máximo estrés acaba con la mayoría de la población, aunque algunos individuos sobreviven y comienzan a reproducirse al final de los experimentos.

En lo que se refiere a la evolución fenotípica y genética, estos experimentos combinan elementos de los anteriores experimentos en un retrato más complejo. Además de aparecer saltos fenotípicos y recursividad, se observa un remplazo por formas preexistentes de menor representatividad, así como eventos de radiación de carácter coordinado que llevan a nuevos estados persistentes y no persistentes en el tiempo. Aunque no existe una relación lineal con los fenotipos, los genotipos experimentan un patrón similar pero más acotado.

Resulta especialmente interesante el cambio abrupto del ciclo 45. En ambos experimentos, aun cambiando ligeramente el grado, se observa un importante número de saltos fenotípicos inestables, así como unos pocos estados nuevos que sobreviven y se estabilizan. Algo que, de nuevo, es consistente con los enunciados de la propuesta teórica.

Otro punto interesante a considerar en este par de experimentos es el efecto de la contingencia, dado que ambos escenarios son idénticos en su configuración hasta el ciclo 45, donde se introduce una ligera diferencia. Resulta llamativo que, aunque las trayectorias evolutivas y demográficas no son iguales, se observan similitudes razonables. Es importante recordar a este punto que el modelo no está diseñado de forma determinista sino probabilística. Además de la evidente (y esperable) coincidencia en los tiempos de diversificación, se destaca que todos los organismos supervivientes al sesgo final se caracterizan por haber perdido la diferenciación fenotípica. Es decir, al revisar el registro se observa que, en cada individuo y con independencia de sus valores genéticos y de expresión fenotípica, ambos módulos toman el mismo valor, es decir, son iguales entre sí. Aun teniendo en cuenta las grandes limitaciones del estudio, estos resultados podrían sugerir que hay factores que modulan la contingencia, favoreciendo la repetibilidad y la predecibilidad de ciertos sucesos. Estos factores serían, en coherencia con el modelo de simulación y el aparato teórico sobre el que se desarrolla, los vectores de restricción y promoción.

6.7. Corolario y conclusiones del capítulo sexto

En este último capítulo se ha presentado un modelo de simulación de acuerdo con las directrices sugeridas para la BES y basado en la propuesta teórica desarrollada y argumentada previamente. Este modelo parece ser robusto y se presenta como una herramienta de estudio y visualización de escenarios evolutivos potente y versátil. Para este análisis preliminar se han diseñado y ejecutado una batería de experimentos básicos y un par de experimentos complejos. Por supuesto, los resultados de estos experimentos son insuficientes para extraer conclusiones sólidas, pero se consideran suficientes para un primer estudio y permiten sugerir ciertos paralelismos, aunque con mucha cautela. En un futuro sería interesante explotar el modelo de acuerdo a tres vías: 1) aumentando el número de ciclos para obtener observaciones a más largo plazo; 2) multiplicar escenarios con distintas condiciones iniciales y diferentes combinaciones de estrés y de ambiente; y 3) acercar el modelo al conocimiento actual de la naturaleza, aumentando su complejidad. Además, un mayor volumen de datos facilitaría la aplicación de técnicas estadísticas y la validación del modelo en, por lo menos, algunos de sus puntos.

Por otra parte, con este modelo de simulación se han podido poner en funcionamiento las premisas generales de la propuesta teórica desarrollada. Fundamentalmente, se han aplicado las consideraciones sobre la organización biológica y la mecánica vectorial de cambio. La puesta en marcha del modelo, diseñado bajo estas condiciones, ha generado unos patrones que armonizan con la dinámica esperada. Por lo tanto, se considera que,

según los resultados del estudio preliminar, la propuesta teórica es consistente en su formulación. Esto no significa en ningún caso que esté demostrada, sólo que no aparecen contradicciones internas y que el desarrollo es lógico en todos sus puntos. Además, se han descrito una serie de fenómenos no esperados, pero coherentes con el modelo y susceptibles de comparaciones razonables con la naturaleza.

A modo de corolario, este modelo es un intento por aplicar una metodología sistémica sobre una propuesta evolutiva de naturaleza radicalmente sistémica. Al no incorporar las premisas y herramientas categóricas del neodarwinismo, y al introducir la influencia del ambiente a través de la potenciación evolutiva, se considera que este modelo supone una aproximación novedosa al construirse sobre unos términos que no han sido previamente considerados. Y esta aproximación habría tenido sus frutos, dado que, por lo menos, se podría extraer con cierta seguridad una conclusión básica y fundamental: es posible contemplar y modelar el fenómeno evolutivo en unos términos coherentes y ajenos al aparato teórico del paradigma darwinista. Es posible un nuevo marco teórico. Y es posible una nueva biología. Una que integre redes, sistemas y evolución.

6.8. Hardware y software utilizado

Para la realización del modelo y su simulación se ha utilizado el paquete de software Dymola (versión 6.1), sobre el sistema operativo Windows (versión 7) en una máquina con procesador Intel Core i5 a 2.3 Ghz con 4GB de RAM. Para el análisis de los datos se han utilizado los paquetes de ofimática Libreoffice (versión 4.0.2) y Microsoft Office (versión 2010); así como el paquete estadístico IBM SPSS (versión 20), sobre Ubuntu Linux (versión 12.10) y Windows (versión 7).

Parte III

CONCLUSIONES FINALES, REFERENCIAS Y ANEXOS

CONCLUSIONES GENERALES, PERSPECTIVAS FUTURAS Y NOTAS FINALES

Conclusiones generales

En esta tesis se ha decidido abordar el estado actual de la biología evolutiva desde diferentes frentes, incluyendo los enfoques histórico, sistémico, informacional, filosófico y bioinformático. Esta disparidad analítica ha dado la oportunidad de valorar las premisas, propuestas y consecuencias sociales del paradigma darwinista con cierta profundidad y con una perspectiva general, llegándose a la conclusión de que dicho paradigma, aun en su modernización bajo la forma de la síntesis moderna, no sólo sería incapaz de incorporar coherentemente el nuevo panorama biológico, sino que sería inconsistente en si mismo. Por lo tanto, se concluye sobre el darwinismo: 1) que es una “teoría” pobremente definida; 2) que arrastra problemas epistemológicos y filosóficos; 3) que no armoniza con la naturaleza de los sistemas biológicos; 4) que está fuertemente anidada en las ciencias sociales y ha servido de caldo de cultivo para el desarrollo de un escenario histórico comprometedor; 5) que usa y abusa de explicaciones vacías como son el azar y las narrativas selectivas e ignora la mecánica de cambio; 6) que se basa en una serie de premisas actualmente falsables; y, en síntesis, 6) que no proporciona una explicación válida para el fenómeno evolutivo y su defensa dogmática debe ser abandonada.

En contraste, se concluye que es natural y necesario plantear nuevas alternativas que encaucen el cambio de paradigma hacia una nueva biología, sistémica y no darwinista, que resuelva las anomalías generadas por la síntesis y aporte nuevas herramientas analíticas, metodológicas y conceptuales. En esa dirección han ido las propuestas de esta tesis: en sembrar una semilla teórica que pretende unificar de forma no solo coherente, sino interdependiente, a los diferentes enfoques heterodoxos, en sintonía con las evidencias

actuales y bajo el paradigma sistémico. Para ello se han desarrollado nuevas herramientas categóricas, definiciones y reinterpretaciones, se ha hecho un análisis transdisciplinar y se han usado técnicas modernas de estudio, de acuerdo con el paradigma sistémico. Se ha tomado la teoría de integración de sistemas complejos de Sandín como un marco teórico alternativo, sobre el que se han formalizado términos, conceptos y directrices, se han incorporado evidencias y se ha tratado de articular una propuesta desde la biología evolutiva de sistemas. Por todo ello, se considera haber cumplido con los objetivos generales de esta tesis, los cuales están en sintonía con los objetivos específicos dispuestos a continuación.

Resolución de objetivos específicos

De forma más particular y concreta, se considera que a lo largo de esta tesis se han ido alcanzando los siguientes objetivos específicos, que se corresponden con los planteados al inicio de la misma:

- ***Se han revisado los orígenes y el desarrollo de las ideas evolucionistas, de acuerdo con sus respectivos contextos históricos y socioeconómicos.*** Con ello se ha analizado el estado actual de la biología en términos ontológicos y se ha llegado a las siguientes conclusiones: 1) la biología evolutiva tiene una larga y compleja trayectoria que parte de las culturas clásicas y se remonta de forma clara hasta la Ilustración francesa; 2) el concepto de evolución orgánica no es homologable a un único cuerpo teórico y su frecuente asociación al darwinismo es sencillamente errónea; y como consecuencia, 3) no se puede adjudicar su completa autoría a una sola persona, pero es en todo caso justo reconocer a Lamarck (no a Darwin) como el fundador legítimo del evolucionismo en términos plenos y bajo fundamentos estrictamente científicos; 4) el contexto histórico y sociopolítico habría sido un condicionante fundamental en la elaboración y la repercusión de las principales corrientes evolucionistas; 5) dicha influencia sería recíproca en el caso del darwinismo, dado que éste habría consolidado los elementos nucleares de una línea de pensamiento humanista (Hobbes, Malthus, Adam Smith, entre otros) en la forma de una justificación científica y, por otro lado, la aceptación de sus postulados habría estado fuertemente condicionada a las consecuencias sociales de dicha interpretación de la naturaleza (eugenesia, liberalismo económico, colonialismo, etc.), ganándose la protección y promoción de poderosas figuras e instituciones dentro del nuevo orden de poder emergente; 6) la génesis y hegemonía de la síntesis moderna habría estado en gran medida condicionada (y financiada) por el generalizado sentimiento

eugenésico y racista de la primera mitad del siglo XX, así como por el nacimiento de la genética mendeliana bajo el mismo contexto (y con los mismos objetivos) y el reduccionismo y la linealidad causal del paradigma cartesiano.

- ▶ ***Se ha examinado la viabilidad de los paradigmas darwinista y neodarwinista como eje fundamental de la biología evolutiva, tanto en su lógica interna como en función de los nuevos conocimientos biológicos.*** Con ello se ha evaluado tanto su consistencia científica como la necesidad de un cambio de modelo, concluyendo que: 1) tanto el paradigma darwinista como su ampliación, el paradigma neodarwinista, arrastran importantes críticas desde su formulación inicial; 2) estas críticas hacen referencia a carencias de forma y de fondo, que se traducen en incoherencias con las nociones generales de los datos neontológicos y paleontológicos, así como en insalvables problemas semánticos y epistemológicos; 3) a las críticas clásicas se unirían un elevado número de anomalías, excepciones e insatisfacciones desde la biología en general y la biología de sistemas en particular, que atentan contra las premisas básicas de ambos paradigmas; 4) el desarrollo y la situación actual del paradigma neodarwinista sería coherente con la dinámica de la estructura de las revoluciones científicas; y, como consecuencia de todo lo anterior 5) el darwinismo sería un paradigma en crisis, a remplazar por un nuevo marco teórico y metodológico, y sus consideraciones ni siquiera podrían ser relegadas a una posición secundaria dentro del mismo, dadas sus importantes carencias formales.

- ▶ ***Se han presentado las líneas maestras de un buen número de propuestas evolutivas, modernas y clásicas, y se ha contrastado su interpretación del fenómeno evolutivo en función de los datos actuales.*** Con ello se han podido comparar los diferentes planteamientos (e interpretaciones) con el paradigma neodarwinista y se ha llegado a las siguientes conclusiones: 1) la interpretación darwinista de la naturaleza no es capaz de articular coherentemente el gran volumen de datos derivados de la biología de sistemas (epigenética, genómica, ecología microbiana, ecología de redes, etc.) con las evidencias de las ramas más clásicas de la paleontología o la taxonomía; 2) a lo largo de la rica historia del evolucionismo se han lanzado diferentes propuestas cuya versatilidad y profundidad parecen, a día de hoy, más coherentes con la naturaleza compleja de los sistemas biológicos que las premisas ortodoxas; 3) algunas de estas propuestas son clásicas, habrían sido ignoradas o atacadas durante la hegemonía del paradigma sintético (como las tesis de Lamarck, Saint-Hilaire, Mivart, Goldschmidt o Waddington) y su revalidación histórica recuperaría un interesante precedente para el desarrollo de nuevas direcciones; 4) en tiempos recientes han sido lanzadas nuevas ampliaciones y modelos confrontados al neodarwinismo ortodoxo desde distintos ámbitos, aunque éstas no han sido

integradas coherentemente entre sí ni proporcionan una verdadera alternativa al darwinismo; 5) en contraste, la teoría de evolución por integración de sistemas complejos de Máximo Sandín se perfila como un marco teórico totalmente independiente y excluyente del darwinismo, cuyos planteamientos están en mayor sintonía con el conocimiento biológico moderno.

- ▶ ***Se ha establecido una propuesta de nueva síntesis sistémica entre las ciencias de la vida y las ciencias de la complejidad, bajo la etiqueta de biología evolutiva de sistemas.*** Con ello se han generado unas directrices coherentes de cara a reforzar y facilitar un cambio de paradigma, tanto en el plano teórico como metodológico, concluyendo que: 1) la implementación de nuevas herramientas metodológicas, conceptuales y técnicas bajo el enfoque sistémico ha potenciado enormemente el desarrollo de algunas ramas de la biología (fundamentalmente, la biología molecular) en la primera década del siglo XX, aunque el paradigma sistémico no ha sido incorporado coherentemente a la biología general ni a la biología evolutiva en particular; 2) dicha integración no sólo sería adecuada, sino imprescindible para poder abarcar el estudio de los sistemas biológicos en un grado mínimo de complejidad; 3) el concepto de “*darwinismo sistémico*” es incoherente en si mismo, por lo que esta síntesis no debería estar anclada ni erigida sobre el paradigma darwinista; 4) la elaboración de una biología evolutiva de sistemas sería fundamental, y requeriría del establecimiento de una serie de directrices que aseguren la transformación metodológica y epistemológica desde las bases, incluyendo una depuración de la terminología y el fomento de estudios transversales.

- ▶ ***Se han planteado tanto nuevas categorías como nuevas revisiones terminológicas convenientemente descritas, con la intención de dotar a la biología evolutiva de sistemas de nuevas y potentes herramientas analíticas.*** Con ello se ha generado un aparato categórico alternativo, que posibilita la reinterpretación del fenómeno evolutivo en términos no dependientes del paradigma darwinista y que incluye: 1) la noción de *bucle organismo-ambiente*, como descripción general de la naturaleza informacionalmente abierta de los *sistemas biológicos*; 2) la caracterización de dichos sistemas como *sujeto y objeto* de estudio de la biología evolutiva de sistemas, frente a la poco sólida definición de las unidades evolutivas clásicas de gen y especie; 3) la definición de la *organización biológica* en términos sistémicos (*estructura, funciones y programa*), como característica definitoria de los sistemas biológicos; 4) la nueva interpretación del término *evolución* en función a los elementos anteriores; 5) la reconsideración del concepto “*selección natural*” como síntesis del núcleo teórico darwinista y su evaluación de acuerdo en estos términos; 6) la construcción y redefinición de los componentes incluidos en la hipótesis evolutiva propuesta,

incluyendo tipos de restricción y dimensiones de cambio.

- ***Se ha desarrollado y defendido una hipótesis evolutiva basada en las categorías y las directrices descritas, que recoge la argumentación precedente y la sitúa en un marco teórico concreto.*** Para ello se han usado las herramientas categóricas previamente descritas y se ha articulado una explicación heterodoxa unificada, aparentemente consistente y alternativa al paradigma darwinista. Sobre esto se concluye que: 1) esta propuesta es modular y sus componentes están imbricados entre sí; 2) los mecanismos y procesos planteados son coherentes con la naturaleza de las evidencias presentadas y con la noción general de bucle organismo-ambiente; 3) el acoplamiento entre la *mecánica de cambio* y los *procesos de fijación poblacional* sería una condición necesaria, pero no suficiente para abarcar el estudio de la evolución; 4) la *dinámica bifásica* defendida sería capaz de articular ambas dimensiones, así como de resolver la paradoja de la robustez en coherencia con el patrón del registro fósil y dar una solución alternativa a importantes cuestiones, como el binomio extinción-radiación o las filogenias complejas de las explosiones de biodiversidad; 5) esta dinámica sería válida tanto a nivel macro como microevolutivo, y considera la dialéctica entre los sistemas biológicos y su entorno como el punto crucial detrás de la naturaleza de los cambios; y 6) contempla la noción clásica del *incremento de complejidad* como una tendencia posible y coherente, en resonancia con la dinámica general de los sistemas disipativos; 7) lo que sugiere que la evolución podría ser entendida como un *fenómeno isomorfo* al de estos sistemas inorgánicos.

- ***Finalmente, se ha elaborado un modelo formal que trata de reproducir los patrones básicos de los sistemas biológicos, recogiendo a las categorías y conceptos planteados.*** Con ello se han podido simular diferentes escenarios evolutivos, se ha discutido la coherencia de la hipótesis expuesta y se ha llegado a las siguientes conclusiones: 1) la biosimulación es una herramienta potente para el estudio de hipótesis y escenarios evolutivos; si bien 2) este ni ningún otro modelo es capaz de abarcar la enorme complejidad de los sistemas biológicos reales (ni de su entorno), por lo que su finalidad no es la validación de las mismas, sino el estudio de su consistencia; 3) bajo esta idea, y entendiendo que se trata de un estudio preliminar, se considera que el modelo presentado es una simplificación coherente que habla en favor de la consistencia de las propuestas teóricas defendidas; y 4) se perfila como una herramienta de análisis versátil, cuyo desarrollo posibilitará un estudio prolongado y pormenorizado de los diferentes escenarios y variables.

Perspectivas futuras

Se entiende que el conjunto de propuestas de esta tesis no son más que una prospección, un recorrido inicial, de un campo que, en el caso de resultar satisfactorio en sus objetivos, debería de desarrollarse en todas y cada una de sus diferentes ramificaciones. Se ha dado prioridad a la consistencia del planteamiento general por encima de la profundidad particular de las categorías y metodologías propuestas, algo que se considera coherente con el propio enfoque sistémico. La heterogeneidad de los campos tratados respondería precisamente a este enfoque holístico, que busca plantear una estructura coherente antes que una determinación reduccionista.

Como consecuencia del enfoque adoptado en esta tesis, se entiende que es mucho el trabajo pendiente de cara a consolidar la línea de investigación aquí presentada. Además de la profundización particular en las áreas abordadas, a continuación se sugiere una lista con posibles direcciones específicas sobre las que trabajar en un futuro próximo, así como el estado actual de las mismas:

1. **Generación de grupos de estudio e investigación transversal en BES.** El cambio de enfoque planteado en esta tesis requeriría, para su correcta profundización, de la acción de grupos de trabajo con objetivos comunes y conocimientos transversales. En esta dirección va encaminadas las propuestas de próxima colaboración con otros investigadores, así como la reciente construcción de estructuras como el Grupo de Estudios en Biología Evolutiva de Sistemas (BiVOS), que persigue potenciar la discusión, la investigación, la formación y la divulgación desde este ámbito, así como devolver a la ciencia su dimensión social.
2. **Ampliación y determinación experimental sobre categorías expuestas.** Las herramientas categóricas expuestas deberían de ser ampliadas, aplicadas y comprobadas en supuestos experimentales, además de por medio de la argumentación retrospectiva. Se entiende que este objetivo requiere de un esfuerzo colaborativo y de un análisis general como el ofrecido en esta tesis, estableciendo una relación ontológica y requiriendo del cumplimiento del punto anterior.
3. **Profundización en los conceptos clave de información y relatividad de escala.** En la redacción de esta tesis se ha entrado en contacto con conceptos que, aun estando fuera de los objetivos iniciales de la misma, han ido tomando importancia en la articulación de las ideas expuestas y sobre las que sería necesario profundizar

de cara a entender la naturaleza de lo viviente y, por lo tanto, su evolución. En especial se ha puesto atención sobre dos conceptos clave poco trabajados desde la biología: la naturaleza física de la información y la relatividad escalar. Actualmente se está trabajando en la elaboración colaborativa de escenarios teórico-prácticos, para abordar ambas cuestiones y las posibles sinergias entre las mismas en el ámbito de la biología.

4. **Complejización del modelo formal aquí presentado, planteamiento de nuevos modelos formales y validación con experiencias empíricas en paralelo.** En esta tesis se ha presentado el estudio preliminar de un nuevo modelo bioinformático basado en el formalismo PDEVS. Aunque los resultados parecen bien encaminados, se entiende que este modelo dista de ser completo y requiere tanto de una serie de ampliaciones nucleares (previamente expuestas) como de un estudio analítico pormenorizado, a través de un mayor y más diverso número de experimentos. Actualmente se está trabajando en ambas direcciones (análisis y complejización) en colaboración con el Departamento de Informática y Automática de la UNED, y no se descarta la modelización de nuevos sistemas experimentales.

5. **Evaluación de las consecuencias aplicadas de este nuevo enfoque sobre las actividades productivas del ámbito biosanitario y biotecnológico.** Las conclusiones de esta tesis son de carácter puramente teórico; sin embargo, se considera que éstas llevan ineludiblemente a la necesidad de reconsiderar las prácticas productivas biotecnológicas y biosanitarias, hoy enmarcadas dentro del paradigma darwinista. La movilización de “*transgenes*”, la interacción con sustancias capaces de producir patologías epigenéticas a largo plazo y de forma transgeneracional, así como la activación de mecanismos de mutación inducida que puedan llevar a una respuesta infecciosa más virulenta, deberían ser reconsiderados críticamente bajo este nuevo contexto, así como atendiendo a los alarmantes estudios sobre el riesgo potencial de estas técnicas y métodos clínicos (Handel y Ramagopalan 2010, Hart et al. 2009, Dona y Arvanitoyannis 2012, entre otros). Del mismo modo, sería interesante plantear nuevos protocolos, con el fin de mejorar la salud en función de conceptos generales, como el bucle organismo-ambiente y la naturaleza sinérgica de las relaciones microbianas y víricas en la alimentación y en el estado general de los organismos humanos.

Notas finales

El concepto de evolución recoge una idea fundamental sobre la naturaleza: la creatividad y la continuidad histórica van de la mano, en un proceso en el que es igual de importante lo nuevo como lo antiguo. Y esta idea no es exclusiva de un plano de la realidad, sino que constituye una manera de ver el mundo que nos rodea en su totalidad, de forma dinámica y contingente.

En este sentido, el enfoque adoptado en esta tesis habría recogido las líneas del transformismo primigenio y del pensamiento neolamarckista y estructuralista clásico, reconociendo elementos fundamentales de la misma en las obras de Lamarck, Saint-Hilaire, Cope y, especialmente, Mivart, así como en los planteamientos heterodoxos de Bateson, Goldschmidt y Waddington. Desde una perspectiva más cercana, habría sido directa la influencia de algunos autores recientes, entre los que destacarían Goodwin, Capra, Jablonka, Shapiro y, por supuesto, Gould. Sin embargo, es el trabajo de Sandín el que habría influido en mayor medida la dirección tomada y las propuestas elaboradas, siendo su teoría de integración de sistemas complejos el punto de partida real de esta tesis.

Este trabajo, por lo tanto, es un escalón más en una larga línea de pensamiento y una forma de comprender el mundo, tan potente como bella y elegante. Es la continuación y la transformación de una tradición que comenzó explícitamente hace más de dos siglos, con la formulación de un breve discurso, que, todavía hoy, resulta contundente, claro e inspirador. Un discurso con el que se desea finalizar esta tesis, porque, en cierto modo, sintetiza las aspiraciones generales de la misma y sus vindicaciones más elementales. Porque estudiar el pasado es comprender el presente y prepararse para el futuro. Y porque aferrarse a los precursores es casi tan inadecuado como olvidarlos.

“... Observar la naturaleza, estudiar sus productos, buscar las relaciones generales y particulares que ha ido imprimiendo en sus caracteres y, finalmente, intentar comprender el orden que hace imperar por todas partes, así como su funcionamiento, sus leyes y los medios infinitamente variados que emplea, es, desde mi punto de vista, ponerse en camino de adquirir los únicos conocimientos positivos que se encuentran a nuestra disposición, los únicos, por otra parte, que pueden sernos verdaderamente útiles y al mismo tiempo nos pueden proporcionar las satisfacciones más dulces y limpias capaces de aliviarnos de las inevitables penas de la vida...” (Lamarck 1986 p. 261).

LISTA DE REFERENCIAS

- ▶ Abdalla, M., Agudelo, J.G., Sandín, M. Darwin, el sapo y la charca. Murcia: Criminales; 2010.
- ▶ Abdalla M. La crisis latente del darwinismo. *Asclepio: Revista de historia de la medicina y de la ciencia*. 2006;58(1):43–94.
- ▶ Abramyan J, Badenhorst D, Biggar KK, Borchert GM, Botka CW, Bowden RM, et al. The western painted turtle genome, a model for the evolution of extreme physiological adaptations in a slowly evolving lineage. *Genome biology*. 2013;14(3):R28.
- ▶ Adami C. The use of information theory in evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2012;1256:49–65.
- ▶ Adami C. What is complexity? *BioEssays*. 2002;24(12):1085–94. Adamowicz SJ, Purvis A, Wills MA. Increasing morphological complexity in multiple parallel lineages of the Crustacea. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(12):4786–91.
- ▶ Adoutte A, Balavoine G, Lartillot N, Lespinet O, Prud'homme B, De Rosa R. Special Feature: The new animal phylogeny: Reliability and implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*. 2000;97(9):4453–6.
- ▶ Adoutte A. Special Feature: The new animal phylogeny: Reliability and implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000;97(9):4453–6.
- ▶ Alberch P, Blanco MJ. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *The International journal of developmental biology*. 1996;40(4): 845–58.
- ▶ Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist*. 1980; 20(4): 653–67.

- ▶ Alegado RA, Brown LW, Cao S, Dermenjian RK, Zuzow R, Fairclough SR, et al. A bacterial sulfonolipid triggers multicellular development in the closest living relatives of animals. 2012;1–16.
- ▶ Álvarez R. Eugenesia y fascismo en la España de los años treinta. En: Huertas R, Ortiz C, coord. Ciencia y fascismo. Madrid: Doce Calles; 1997.
- ▶ Amaral PP, Dinger ME, Mercer TR, Mattick JS. The eukaryotic genome as an RNA machine. *Science*. 2008;319(5871):1787–9.
- ▶ Arai JA, Li S, Hartley DM, Feig LA. Transgenerational rescue of a genetic defect in long-term potentiation and memory formation by juvenile enrichment. *The Journal of Neuroscience*. 2009;29 (5):1496.
- ▶ Archibald JD. Edward Hitchcock's Pre-Darwinian (1840) "Tree of Life". *Journal of the History of Biology*. 2008;42(3):561–92.
- ▶ Arens NC, West ID. Press-pulse: a general theory of mass extinction? Lucas SG, Zeigler KE, coord. *Paleobiology*. 2008;34(4):456–71.
- ▶ Armbrust EV, Berges JA, Bowler C, Green BR, Martinez D, Putnam NH, et al. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science*. 2004;306(5693): 79–86.
- ▶ Arnold ML, Meyer A. Natural hybridization in primates: one evolutionary mechanism. *Zoology (Jena, Germany)*. 2006;109(4):261–76.
- ▶ Arnold ML. *Reticulate Evolution and Humans: Origins and Ecology*. Nueva York: OUP Oxford; 2009.
- ▶ Arsuaga JL. *El collar del neandertal*. Segunda edición. Barcelona: DEBOLS!LLO; 2003 (primera ed. 1999).
- ▶ Baack EJ, Rieseberg LH. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Curr. Opin. Genet. Dev*. 2007;17(6):513–8.
- ▶ Badyaev A, Oh K. Environmental induction and phenotypic retention of adaptive maternal effects. *BMC evolutionary biology*. 2008;8(1):3.
- ▶ Badyaev A V. Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proc. Biol. Sci*. 2005;272(1566):877–86.
- ▶ Bak P, Sneppen K. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution. *Phys. Rev. Lett.*. 1993;71(24):4083–6.
- ▶ Bannert N, Kurth R. Retroelements and the human genome: new perspectives on an old relation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2004;101 Suppl (6):14572–9.

- ▶ Barabási AL, Bonabeau E. Scale-free networks. *Scientific American*. 2003;288:50–9.
- ▶ Barabási AL. Scale-free networks: a decade and beyond. *Science*. 2009;325(5939):412.
- ▶ Barash Y, Calarco JAJA, Gao W, Pan Q, Wang X, Shai O, et al. Deciphering the splicing code. *Nature*. Nature Publishing Group; 2010;465(7294):53–9.
- ▶ Barnett S., Dobzhansky TG, Waddington CH. Un siglo después de Darwin. *Evolución* (Vol. 1). 3ª ed. en castellano. Madrid: Alianza; 1971 (1ª ed. 1962).
- ▶ Bartolomé C, Bello X, Maside X. Widespread evidence for horizontal transfer of transposable elements across *Drosophila* genomes. *Genome biology*. 2009;10(2):R22.
- ▶ Barton R. Huxley, Lubbock, and half a dozen others: Professionals and Gentlemen in the Formation of the X Club, 1851-1864. *The History of Science Society*. 1998;89(3):410–44.
- ▶ Bascompte J. Disentangling the web of life. *Science*. 2009;416.
- ▶ Baylin SB, Schuebel KE. Genomic biology: the epigenomic era opens. *Nature*. 2007;448(7153): 548–9.
- ▶ Beaber JW, Hochhut B, Waldor MK. SOS response promotes horizontal dissemination of antibiotic resistance genes. *Nature*. 2004;427(6969):72–4.
- ▶ Bees MA, Coulet PH, Spiegel EA. On the bifurcation of species. *Chaos*. 2008;18(4):43114.
- ▶ Bejerano G, Lowe CB, Ahituv N, King B, Siepel A, Salama SR, et al. A distal enhancer and an ultraconserved exon are derived from a novel retroposon. *Nature*. 2006;441(7089):87–90.
- ▶ Belyi VA, Levine AJ, Skalka AM. Unexpected inheritance: multiple integrations of ancient bornavirus and ebolavirus/marburgvirus sequences in vertebrate genomes. *PLoS Pathog*. 2010;6(7): e1001030.
- ▶ Ben-Jacob E, Aharonov Y, Shapira Y. Bacteria harnessing complexity. *Biofilms*. 2004;1(4):239–63.
- ▶ Ben-Jacob E. Social behavior of bacteria: from physics to complex organization. *The European Physical Journal B*. 2008;65(3):315–22.
- ▶ Bercik P, Denou E, Collins J, Jackson W, Lu J, Jury J, et al. The Intestinal Microbiota Affect Central Levels of Brain-Derived Neurotropic Factor and Behavior in Mice. *Gastroenterology*. 2011;599–609.

- ▶ Berendse F, Scheffer M. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's "abominable mystery". *Ecology letters*. 2009;12(9):865–72.
- ▶ Berger L. Candidate human ancestor from South Africa sparks praise and debate. *Science*. 2010;328(5975):154–5.
- ▶ Berger LR, De Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Carlson KJ, Dirks PHGM, et al. *Australopithecus sediba*: A New Species of Homo-Like Australopith from South Africa. *Science*. 2010;328(5975):195–204.
- ▶ Berger SL. The complex language of chromatin regulation during transcription. *Nature*. 2007;447 (7143):407–12.
- ▶ Berglund J, Pollard KS, Webster MT. Hotspots of biased nucleotide substitutions in human genes. *PLoS Biol*. 2009;7(1):e26.
- ▶ Bermúdez de Castro. *El chico de la gran dolina*. Barcelona: Crítica; 2002.
- ▶ Bernstein BE, Birney E, Dunham I, Green ED, Gunter C, Snyder M. An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome. *Nature*. 2012;489(7414):57–74.
- ▶ Bertalanffy L von. *Teoría general de los sistemas: fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. Primera ed. en castellano. México DF: Fondo de Cultura Económica; 1971 (1ª ed. 1968).
- ▶ Bézier A, Herbinière J, Lanzrein B, Drezen J-M. Polydnavirus hidden face: The genes producing virus particles of parasitic wasps. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2009;101(3):194–203. 6
- ▶ Bird A. Perceptions of epigenetics. *Nature*. 2007;447(7143):396–8.
- ▶ Birney E, Stamatoyannopoulos J a, Dutta A, Guigó R, Gingeras TR, Margulies EH, et al. Identification and analysis of functional elements in 1 % of the human genome by the ENCODE pilot project. *Nature*. 2007;447(7146):799–816.
- ▶ Blanc M. Las teorías de la evolución hoy. *Mundo Científico*. 1982;2(12):288–303.
- ▶ Blencowe BJ. Alternative splicing: new insights from global analyses. *Cell*. 2006;126 (1):37–47.
- ▶ Blikstad V, Benachenhou F, Sperber GO, Blomberg J. Evolution of human endogenous retroviral sequences: a conceptual account. *Cellular and molecular life sciences : CMLS*. 2008;65(21): 3348–65.
- ▶ Blount Z, Barrick J, Davidson C, Lenski R. Genomic analysis of a key innovation in an experimental *Escherichia coli* population. *Nature*. 2012;489(7417):513–8.

- ▶ Blount Z, Borland C. Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(23):7899–906.
- ▶ Blue E. The strange career of Leo Stanley: remaking manhood and medicine at San Quentin State Penitentiary, 1913-1951. *Pacific Historical Review.* 2009;78(2): 210–41.
- ▶ Bogin B. The human pattern of growth and development un paleontological perspective. En: J. L. Thompson, G. E. Krovitz, A. J. Nelson, coord. *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo.* Cambridge University Press; 2003 p. 15–44.
- ▶ Boller K, Schönfeld K, Lischer S, Fischer N, Hoffmann A, Kurth R, et al. Human endogenous retrovirus HERV-K113 is capable of producing intact viral particles. *The Journal of general virology.* 2008;89(Pt 2):567–72.
- ▶ Bonduriansky R, Day T. Nongenetic Inheritance and Its Evolutionary Implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2009;40(1):103–25.
- ▶ Bonkowski M. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist.* 2004;162(3):617–31.
- ▶ Bonmatí A, Gómez-Olivencia A, Arsuaga JL, et al. Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2010; 107(43): 18386–18391:
- ▶ Bornholdt S. Modeling genetic networks and their evolution: a complex dynamical systems perspective. *Biol Chem.* 2001;382(9):1289–99.
- ▶ Bornholdt S, Rohlf T. topological evolution of dynamical networks: global criticality from local dynamics. *Phys. Rev. Lett.* 2000;26(84):6114–7.
- ▶ Bornholdt S, Sneppen K. Robustness as an evolutionary principle. *Proc. Biol. Sci.* 2000;267 (1459):2281–6.
- ▶ Bosco F, Castro D, Briones MRS. Neutral and stable equilibria of genetic systems and the hardy–weinberg principle: limitations of the chi-square test and advantages of auto-correlation functions of allele frequencies. *Frontiers in Genetics.* 2012;3:14.
- ▶ Boucher Y, Douady CJ, Papke RT, Walsh D a, Boudreau MER, Nesbø CL, et al. Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups. *Annual review of genetics.* 2003;37:283–328.
- ▶ Boucher Y, Douady CJ, Papke RT, Walsh DA, Boudreau MER, Nesbø CL, et al. Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups. *Annu. Rev. Genet.* 2003;37:283–328.

- ▶ Bridges BA. Hypermutation in bacteria and other cellular systems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2001;356(1405):29–39.
- ▶ Brose U. Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proceedings of the Royal Society B.* 2008;39(Jul):48–54.
- ▶ Brown TA. *Genomes 3*. Nueva York: Garland Science Publisher; 2007.
- ▶ Burke MK, Dunham JP, Shahrestani P, Thornton KR, Rose MR, Long AD. Genome-wide analysis of a long-term evolution experiment with *Drosophila*. *Nature.* 2010; 467(7315):587–90.
- ▶ Burstyn HL. If darwin wasn't the "Beagle's" naturalist, why was he on board? *The British Journal for the History of Science.* 1975;8(1):62–9.
- ▶ Bushman FD. Targeting survival: integration site selection by retroviruses and LTR - retrotransposons. *Cell.* 2003;115(2):135–8.
- ▶ Butts CT. Revisiting the foundations of network analysis. *Science.* 2009;325(5939): 414–6.
- ▶ Capra F. *La trama de la vida*. 1ª ed. en castellano. Barcelona: Anagrama; 2009 (1º ed. 1996).
- ▶ Carninci P. RNA dust: where are the genes? *DNA research : an international journal for rapid publication of reports on genes and genomes.* 2010;17(2):51–9.
- ▶ Carrión García JS, Cabezudo B. *Perspectivas recientes en evolución vegetal*. *Anales de Biología.* 2003; p. 163–98.
- ▶ Carrión JS. *Evolución Vegetal*. Murcia: Diego Marin; 2003.
- ▶ Carroll SB. *Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity*. *Nature.* 2001;409(6823):1102–9.
- ▶ Carroll SB. *Endless forms most beautiful: The new science of EvoDevo*. New York: W.W. Norton & Company; 2005.
- ▶ Caullery M. *Les étapes de la biologie*. 6ª ed.. Paris: Presses Universitaires de France; 1948 (1ª ed. 1971).
- ▶ Cebra JJ. Influences of microbiota on intestinal immune system development. *The American journal of clinical nutrition.* 1999;69(5):1046S.
- ▶ Cheng Z, Ventura M, She X, Khaitovich P, Graves T, Osoegawa K, et al. A genome-wide comparison of recent chimpanzee and human segmental duplications. *Nature.* 2005;437(7055):88–93.

- ▶ Chen Z-Q, Benton MJ. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*. 2012;5(6):375–83.
- ▶ Cheverud JM, Hager R, Roseman C, Fawcett G, Wang B, Wolf JB. Genomic imprinting effects on adult body composition in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(11):4253–8.
- ▶ Chong S, Whitelaw E. Epigenetic germline inheritance. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2004;14(6): 692–6.
- ▶ Christner BC, Morris CE, Foreman CM, Cai R, Sands DC. Ubiquity of biological ice nucleators in snowfall. *Science*. 2008;319(5867):1214.
- ▶ Ciliberti S, Martin OC, Wagner a. Innovation and robustness in complex regulatory gene networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(34):13591–6.
- ▶ Cindy Wei , Melinda Larsen , Matthew P. Hoffman , Kenneth M. Yamada. Self-Organization and Branching Morphogenesis of Primary Salivary Epithelial Cells. *Tissue Engineering*. 2007;13:4, 721-735.
- ▶ Claverie JM. Viruses take center stage in cellular evolution. *Genome Biol.* 2006;7(6): 110.
- ▶ Coffey DS. Self-organization, complexity and chaos: The new biology for medicine. *Nature Medicine*. 1998;4(8):882.
- ▶ Cohan FM. What are bacterial species? *Annual review of microbiology*. 2002;56: 457–87.
- ▶ Conrad DF, Hurler ME. The population genetics of structural variation. *Nature genetics*. 2007;39(JULY):S30–S36.
- ▶ Conway Morris S. The Cambrian “explosion”: Slow-fuse or megatonnage? *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000;97(9):4426.
- ▶ Cope ED. *The origin of the fittest: essays on evolution*. Cambridge: Appleton Company; 1887.
- ▶ Corning PA. Synergy and self-organization in the evolution of complex systems. *Systems Research*. 1995;12(2):89–121.
- ▶ Cosgrove MS, Wolberger C. How does the histone code work? *Biochem. Cell Biol.* 2005;83(4): 468–76.
- ▶ Couzin ID, Krause J. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*. 2003;32:1–75.

- ▶ Craig NL. Target site selection in transposition. *Annu. Rev. Biochem.* 1997;66:437–74.
- ▶ Cullis CA, Flavell RB. Environmentally induced DNA changes in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences.* 1983;1(2):117–31.
- ▶ Cullis CA. Mechanisms and control of rapid genomic changes in flax. *Ann. Bot.* 2005;95(1):201–6.
- ▶ Curnoe D, Xueping J, Herries AIR, Kanning B, Taçon PSC, Zhende B, et al. Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of southwest China suggest a complex evolutionary history for East Asians. *PloS one.* 2012;7(3):e31918.
- ▶ Curno O, Behnke JM, McElligott AG, Reader T, Barnard CJ. Mothers produce less aggressive sons with altered immunity when there is a threat of disease during pregnancy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2009;276(1659):1047.
- ▶ Cusick ME, Klitgord N, Vidal M, Hill DE. Interactome: gateway into systems biology. *Human molecular genetics.* 2005;14 Spec No(2):R171–8
- ▶ Czárán T, Hoekstra RF. Microbial communication, cooperation and cheating: quorum sensing drives the evolution of cooperation in bacteria. *PLoS ONE.* 2009;4(8):e6655.
- ▶ Daeschler EB, Shubin NH, Jenkins FA. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature.* 2006;440(7085):757–63.
- ▶ Dagan T, Artzy-Randrup Y, Martin W. Modular networks and cumulative impact of lateral transfer in prokaryote genome evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(29):10039.
- ▶ Dagan T, Artzy-Randrup Y, Martin W. Modular networks and cumulative impact of lateral transfer in prokaryote genome evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(29):10039–44.
- ▶ Darwin C. *Autobiografía y cartas escogidas.* Madrid: Alianza; 1977.
- ▶ Darwin C. *El origen de las especies.* 8ª ed. en castellano. Madrid: Espasa-Calpe; 2008 (1ª ed. 1859).
- ▶ Darwin C. *El origen del hombre.* 9ª ed. en castellano. Madrid: EDAF; 2009 (1ª ed. 1871).
- ▶ Davidson EH. Emerging properties of animal gene regulatory networks. *Nature.* 2010;468(7326): 911–20.

- ▶ Davidson EH, Erwin DH. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science*. 2006;311(5762):796.
- ▶ Dawkins R. El gen egoísta, las bases biológicas de nuestra conducta. Barcelona: Labor; 1979 (1ª ed. 1976).
- ▶ De Aguiar M a M, Baranger M, Baptestini EM, Kaufman L, Bar-Yam Y. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*. 2009;460(7253):384–7.
- ▶ Dean RA, Talbot NJ, Ebbole DJ, Farman ML, Mitchell TK, Orbach MJ, et al. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature*. 2005;434(7036):980–6.
- ▶ De Chardin, T. El grupo zoológico humano. 4ª edición en castellano. Madrid: Taurus; 1965 (1ª ed. 1956).
- ▶ De la Cruz F, Davies J. Horizontal gene transfer and the origin of species: lessons from bacteria. *Trends in microbiology*. 2000;8(3):128–33.
- ▶ Delaroque N, Boland W. The genome of the brown alga *Ectocarpus siliculosus* contains a series of viral DNA pieces, suggesting an ancient association with large dsDNA viruses. *BMC evolutionary biology*. 2008;8:110.
- ▶ Delwiche CF. Tracing the Thread of Plastid Diversity Through the Tapestry of Life. *The American Naturalist*. 1999;154:S164–S177.
- ▶ Depéret C. Les transformations du monde animal. París: Ernest Flammarion; 1922 (1ª ed. 1907).
- ▶ De Souza D, Bézier A, Depoix D, Drezen JM, Lenoir A. Blochmannia endosymbionts improve colony growth and immune defence in the ant *Camponotus fellah*. *BMC microbiology*. 2009;9(1):29.
- ▶ Dietrich MR. Richard Goldschmidt: hopeful monsters and other “heresies”. *Nat. Rev. Genet*. 2003;4(1):68–74.
- ▶ Dinsdale EA, Edwards RA, Hall D, Angly F, Breitbart M, Brulc JM, et al. Functional metagenomic profiling of nine biomes. *Nature*. 2008;452(7187):629–32.
- ▶ Djebali S, Davis C a, Merkel A, Dobin A, Lassmann T, Mortazavi A, et al. Landscape of transcription in human cells. *Nature*. 2012;489(7414):101–8.
- ▶ Dobzhansky TG. Evolución Humana. Barcelona: Ariel; 1969 (1ª ed. 1962).
- ▶ Drake JW, Charlesworth B, Charlesworth D, Crow JF. Rates of spontaneous mutation. *Genetics*. 1998;148(4):1667–86.

- ▶ Droser ML, Finnegan S. The Ordovician Radiation: A Follow-up to the Cambrian Explosion? *Integrative and comparative biology*. 2003;43(1):178–84.
- ▶ Duhamel B. L'oeuvre tératologique d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. *Revue d'histoire des sciences*. 1972;25(4):337–46.
- ▶ Dunlap KA, Palmarini M, Spencer TE. Ovine endogenous betaretroviruses (enJSRVs) and placental morphogenesis. *Placenta*. 2006;27 Suppl A:S135–40.
- ▶ Dupressoir A, Vernochet C, Bawa O, Harper F, Pierron G, Opolon P, et al. Syncytin-A knockout mice demonstrate the critical role in placentation of a fusogenic, endogenous retrovirus-derived, envelope gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009;106(29):12127–32.
- ▶ Du Y, Topp CN, Dawe RK. DNA binding of centromere protein C (CENPC) is stabilized by single-stranded RNA. *PLoS Genet*. 2010;6(2):e1000835.
- ▶ Ecker JR. ENCODE explained. *Nature*. 2012;489:53.
- ▶ Edelman GM, Gally JA. Degeneracy and complexity in biological systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001;98(24):13763–8.
- ▶ Eimer T. Organic evolution as the result of the inheritance of acquired characters according to the laws of organic growth. Traducción de Cunnigham JT. Londres: Macmillan; 1890.
- ▶ Eldredge N, Gould SJ. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in paleobiology*. 1972;82:115.
- ▶ Eldredge N. Síntesis inacabada: jerarquías biológicas y pensamiento evolutivo moderno. Madrid: Fondo de Cultura Económica de España; 1997 (1ª ed. 1985).
- ▶ Emiliani G, Fondi M, Fani R, Gribaldo S. A horizontal gene transfer at the origin of phenylpropanoid metabolism: a key adaptation of plants to land. *Biol. Direct*. 2009;4:7.
- ▶ Erwin DH. Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution. *Evolution & Development*. 2000;2(2):78–84.
- ▶ Faulkner GJ, Kimura &, Daub CO, Wani S, Plessy C, Irvine KM, et al. The regulated retrotransposon transcriptome of mammalian cells. *Nat. Genet*. 2009;41(5):563–71.
- ▶ Fedoroff N V. Transposable Elements, Epigenetics, and Genome Evolution. *Science*. 2012;338 (6108):758–67.
- ▶ Feil R. Environmental and nutritional effects on the epigenetic regulation of genes. *Mutat. Res*. 2006;600(1-2):46–57.

- ▶ Feschotte C. Bornavirus enters the genome. *Nature*. 2010;463(January):39–40.
- ▶ Feschotte C, Jiang N, Wessler SR. Plant transposable elements: where genetics meets genomics. *Nature reviews. Genetics*. 2002;3(5):329–41.
- ▶ Feschotte C. The contribution of transposable elements to the evolution of regulatory networks. *NIH Public Access*. 2008a;9(5):397–405.
- ▶ Feschotte C. Transposable elements and the evolution of regulatory networks. *Nat. Rev. Genet*. 2008b;9(5):397–405.
- ▶ Feuk L, Carson AR, Scherer SW. Structural variation in the human genome. *Nat. Rev. Genet*. 2006;7(2):85–97.
- ▶ Filler AG. Homeotic evolution in the mammalia: diversification of therian axial se-riation and the morphogenetic basis of human origins. Hofreiter M, coord. *PLoS one*. 2007;2(10):e1019.
- ▶ Fontdevila A, Moya A. *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*. Madrid: Síntesis; 2002.
- ▶ Frankel N, Davis GK, Vargas D, Wang S, Payre F. et al. (2010). Phenotypic robustness conferred by apparently redundant transcriptional enhancers. *Nature*. 2010;466 (7305):490-493.
- ▶ Fraser GJ, Hulseley CD, Bloomquist RF, Uyesugi K, Manley NR, Streelman JT. An an-cient gene network is co-opted for teeth on old and new jaws. *PLoS Biol*. 2009;7(2): e31.
- ▶ Frazer KA, Chen X, Hinds DA, Pant PVK, Patil N, Cox DR. Genomic DNA insertions and deletions occur frequently between humans and nonhuman primates. *Genome research*. 2003;13(3):341–6.
- ▶ Freilich S, Kreimer A, Borenstein E, Yosef N, Sharan R, Gophna U, et al. Metabolic-network-driven analysis of bacterial ecological strategies. *Genome biology*. 2009;10 (6):R6
- ▶ Frost LS, Leplae R, Summers AO, Toussaint A. Mobile genetic elements: the agents of open source evolution. *Nat. Rev. Microbiol*. 2005;3(9):722–32.
- ▶ Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Natu-re*. 1999;399 (6736):541–8.
- ▶ Futuyma DJ. Evolutionary constraint and ecological consequences. *Evolution; inter-national journal of organic evolution*. 2010;64(7):1865–84.

- ▶ Futuyma DJ. *Science on trial: the case for evolution*. Nueva York: Pantheon Books; 1983.
- ▶ Galera A. Lamarck y la conservación adaptativa de la vida. *Asclepio*. 2009;61(2): 129–40.
- ▶ Galera A. La omnipresente selección natural. *Endoxa: Series Filosóficas*. 2010;(24): 47–60.
- ▶ Galera A. Modelos evolutivos predarwinistas. *Arbor: Ciencia, pensamiento y cultura*. 2002;(677): 1–16.
- ▶ Galhardo RS, Hastings PJ, Rosenberg SM. Mutation as a stress response and the regulation of evolvability. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*. 2007;42(5):399–435.
- ▶ Galloway LF, Etterson JR. Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science*. 2007;318 (5853):1134.
- ▶ Galton F. *Essays in eugenics*. The Eugenics Education Society. Londres: The Eugenics Education Society; 1909.
- ▶ Galton F. *Natural inheritance*. Londres: McMillan & Co.; 1889.
- ▶ García Bellido A. Los genes del Cámbrico. *Rev. R. Acad. Cienc. Exact. Fis. Nat.* 1999;93(4):511–28.
- ▶ Garcia-Fernández J. The genesis and evolution of homeobox gene clusters. *Nature Reviews Genetics*. 2005;6(12):881–92.
- ▶ Gavrilets S, Losos JB. Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*. 2009;323(5915):732–7.
- ▶ Gee H. Of Goethe, genomes and how babies are made. *Nature science update*. 2000; 10 de Febrero.
- ▶ Geoffroy Saint-Hilaire E. *Principios de filosofía zoológica (discutidos en Marzo de 1830 en el seno de la Academia Real de las Ciencias)*. Buenos Aires: Cactus; 2009.
- ▶ Gerke J, Lorenz K, Ramnarine S, Cohen B. Gene-environment interactions at nucleotide resolution. *PLoS genetics*. 2010;6(9).
- ▶ Gershenowitz H. Napoleon and Lamarck. *Indian journal of history of science*. 1980; 15:204.
- ▶ Gerstein MB, Bruce C, Rozowsky JS, Zheng D, Du J, Korbelt JO, et al. What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. *Genome Res.* 2007;17(6):669–81.

- ▶ Gerstein MB, Kundaje A, Hariharan M, Landt SG, Yan K-K, Cheng C, et al. Architecture of the human regulatory network derived from ENCODE data. *Nature*. 2012;489(7414):91–100.
- ▶ Gerstein MB, Lu ZJ, Van Nostrand EL, Cheng C, Arshinoff BI, Liu T, et al. Integrative analysis of the *Caenorhabditis elegans* genome by the modENCODE project. *Science*. 2010;330(6012): 1775–87.
- ▶ Gewin V. Genomics: discovery in the dirt. *Nature*. 2006;439(7075):384–6.
- ▶ Gibbons A. New fossils challenge line of descent in human family tree. *Science*. 2007;317(5839):733.
- ▶ Gilbert C, Schaack S, Pace II JK, Brindley PJ, Feschotte C. A role for host-parasite interactions in the horizontal transfer of transposons across phyla. *Nature*. 2010;464(7293):1347–50.
- ▶ Gilbert SF, Epel D. *Ecological developmental biology: an integrated approach to embryology, evolution, and medicine*. Sunderland: Sinauer; 2009.
- ▶ Gilbert SF, McDonald E, Boyle N, Buttino N, Gyi L, Mai M, et al. Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 2010;365(1540):671–8.
- ▶ Gilbert SF. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: Ecological aspects of animal development. *J. Biosci.* 2005;30(1):65-74.
- ▶ Gilbert SF. The Genome in Its Ecological Context. *Philosophical Perspectives on Interspecies Epigenesis*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2002;981:202-218.
- ▶ Gissis SB, Jablonka E. *Transformations of lamarckism: from subtle fluids to molecular biology*. Cambridge: MIT Press; 2011.
- ▶ Gladyshev EA, Meselson M, Arkhipova IR. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science*. 2008;320(5880):1210–3.
- ▶ Goldberg AD, Allis CD, Bernstein E. Epigenetics: a landscape takes shape. *Cell*. 2007;128(4): 635–8.
- ▶ Goldschmidt RB. *The material basis of evolution*. New Heaven: Yale University Press; 1982 (1^a ed. 1940)
- ▶ Goodwin B. *Las manchas del leopardo: la evolución de la complejidad*. 1^a ed. en castellano. Barcelona: Tusquets; 1998 (1^a ed. 1997).

- ▶ Gould SJ, Eldredge N. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*. 1993;366(6452):223–7.
- ▶ Gould SJ. El pulgar del panda. 4ª ed. en castellano. Barcelona: Crítica; 2006b (1ª ed. 1980).
- ▶ Gould SJ. La estructura de la teoría de la evolución. 1ª ed. en castellano. Barcelona: Tusquets; 2004 (1ª ed. 2002).
- ▶ Gould SJ. La vida maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia. 3ª edición en castellano. Barcelona: Crítica; 2006a (1ª ed. 1999).
- ▶ Gould SJ, Lewontin RC. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1979;205(1161):581–98.
- ▶ Gould S. Sociobiology: the art of storytelling. *New Scientist*. 1978;80:530–3.
- ▶ Grandbastien MA, Audeon C, Bonnivard E, Casacuberta JM, Chalhoub B, Costa a-PP, et al. Stress activation and genomic impact of Tnt1 retrotransposons in Solanaceae. *Cytogenet. Genome Res*. 2005;110(1-4):229–41.
- ▶ Grassé P. La evolución de lo viviente. 1ª ed. en castellano. Madrid: Blume; 1977 (1ª ed. 1973).
- ▶ Greenfield D, McEvoy AL, Shroff H, Crooks GE, Wingreen NS, Betzig E, et al. Self-organization of the Escherichia coli chemotaxis network imaged with super-resolution light microscopy. *PLoS biology*. 2009;7(6):e1000137.
- ▶ Green JBA, Dominguez I, Davidson LA. Self-organization of vertebrate mesoderm based on simple boundary conditions. *Dev. Dyn.* 2004;231(3):576–81.
- ▶ Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, et al. A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science*. 2010;328(710):710–722.
- ▶ Greenwood AD, Stengel A, Erfle V, Seifarth W, Leib-Mösch C. The distribution of pol containing human endogenous retroviruses in non-human primates. *Virology*. 2005;334(2):203–13.
- ▶ Griffiths-Jones S. Annotating Noncoding RNA Genes. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. 2007;8(1):279–98.
- ▶ Groeben C. Karl Ernst Von Baer (1792-1876) and Anton Dohrn (1840-1909): Correspondence: Transactions, APS. DIANE Publishing Company; 2008.
- ▶ Gross T, Blasius B. Adaptive coevolutionary networks: a review. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*. 2008;5(20):259–7

- ▶ Gruber JW. Who was the Beagle's Naturalist? *The British Journal for the History of Science*. 1969;4(3):266–82.
- ▶ Guerrero R, Piqueras M, Berlanga M. Microbial mats and the search for minimal ecosystems. *Int. Microbiol.* 2002;5(4):177–88.
- ▶ Halfmann R, Jarosz DF, Jones SK, Chang A, Lancaster AK, Lindquist S. Prions are a common mechanism for phenotypic inheritance in wild yeasts. *Nature*. 2012;482(7385):363–8.
- ▶ Halfmann R, Lindquist S. Epigenetics in the extreme: prions and the inheritance of environmentally acquired traits. *Science*. 2010;330(6004):629–32.
- ▶ Haidle MN. Desarrollo cognitivo: Polifacético, flexible e ingenioso. *Investigación y ciencia*. 2012; 70:78-86.
- ▶ Hamilton G. Virology: the gene weavers. *Nature*. 2006;441(7094):683–5.
- ▶ Han JS, Boeke JD. LINE-1 retrotransposons: modulators of quantity and quality of mammalian gene expression? *Bioessays*. 2005;27(8):775–84.
- ▶ Hannon GJ, Rivas F V, Murchison EP, Steitz JA. The expanding universe of noncoding RNAs. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 2006;71:551–64.
- ▶ Hauser M, Aufsatz W, Jonak C, Luschnig C. Transgenerational epigenetic inheritance in plants. *Biochim. Biophys. Acta* (2011).
- ▶ Heddi A, Grenier A, Khatchadourian C, Charles H, Nardon P. Four intracellular genomes direct weevil biology: nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and Wolbachia. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1999;96(12):6814–9.
- ▶ Hedges DJ, Batzer MA. From the margins of the genome: mobile elements shape primate evolution. *Bioessays*. 2005;27(8):785–94.
- ▶ Hehemann J-HJH, Correc G, Barbeyron T, Helbert W, Czjzek M, Michel G. Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota. *Nature*. 2010;464(7290): 908–12.
- ▶ Heimberg AM, Sempere LF, Moy VN, Donoghue PCJ, Peterson KJ. MicroRNAs and the advent of vertebrate morphological complexity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(8):2946–50.
- ▶ Hellsten U, Harland RM, Gilchrist MJ, Hendrix D, Jurka J, Kapitonov V, et al. The genome of the Western clawed frog *Xenopus tropicalis*. *Science*. 2010;328(5978):633.
- ▶ Helm M. Post-transcriptional nucleotide modification and alternative folding of RNA. *Nucleic acids research*. 2006;34(2):721–33.

- ▶ Henderson IR, Jacobsen SE. Epigenetic inheritance in plants. *Nature*. 2007;447(7143):418–24.
- ▶ Henikoff S. Rapid changes in plant genomes. *Plant Cell*. 2005;17(11):2852–5.
- ▶ Heredia D. El mito del gen: genética, epigenética y el bucle organismo-ambiente. *Medicina naturista*. 2012;6(1):39–46.
- ▶ Ho DH, Burggren WW. Epigenetics and transgenerational transfer: a physiological perspective. *The Journal of experimental biology*. 2010;213(1):3–16.
- ▶ Holland P. Major transitions in animal evolution: a developmental genetic perspective. *American zoologist*. 1998;842:829–42.
- ▶ Horie M, Honda T, Suzuki Y, Kobayashi Y, Daito T, Oshida T, et al. Endogenous non-retroviral RNA virus elements in mammalian genomes. *Nature*. 2010;463(7277):84–7.
- ▶ Hotopp JCD, Clark ME, Oliveira DCSG, Foster JM, Fischer P, Torres MCM, et al. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes. *Science*. 2007;317(5845): 1753–6.
- ▶ Huang CRL, Schneider AM, Lu Y, Niranjana T, Shen P, Robinson MA, et al. Mobile Interspersed Repeats Are Major Structural Variants in the Human Genome. *Cell*. 2010;141(7):1171–82.
- ▶ Huang S, Eichler G, Bar-Yam Y, Ingber DE. Cell fates as high-dimensional attractor states of a complex gene regulatory network. *Physical Review Letters*. 2005;94(12):1–4.
- ▶ Huang S, Yuan S, Guo L, Yu Y, Li J, Wu T, et al. Genomic analysis of the immune gene repertoire of amphioxus reveals extraordinary innate complexity and diversity. *Genome research*. 2008;18(7): 1112–26.
- ▶ Hunter P. The missing link. Viruses revise evolutionary theory. *EMBO Rep*. 2010;11(1):28–31.
- ▶ Hurst LD. Evolutionary genomics: A positive becomes a negative. *Nature*. 2009;457(7229):543–4.
- ▶ Hüttenhofer A, Schattner P. The principles of guiding by RNA: chimeric RNA-protein enzymes. *Nat. Rev. Genet.*. 2006;7(6):475–82.
- ▶ Hu XS, He F, Hubbell SP. Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos*. 2006;113(3):548.

- ▶ Ings TC, Bascompte J, Brown L, Figueroa D, Jacob U, Jones JI, et al. Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*. 2009;78:253–69.
- ▶ International Human Genome Sequencing Consortium. Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature*. 2004;431(7011):931–45.
- ▶ International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*. 2001;409(6822):860–921.
- ▶ Ito J, Kaneko K. Spontaneous structure formation in a network of chaotic units with variable connection strengths. *Phys Rev Lett*. 2002;88(2):2870
- ▶ Ito J, Kaneko K. Spontaneous structure formation in a network of dynamic elements. *Physical Review E*. 2003;67(4):1–14.
- ▶ Jablonka E, Lamb M. *Evolution in four dimensions : genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press; 2005.
- ▶ Jablonka E, Lamb MJ. *Soft inheritance: challenging the modern synthesis*. *Genet Mol Biol*. 2008;31(2):389–95.
- ▶ Jablonka E, Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly review of biology*. 2009;84(2):131–76.
- ▶ Jacob F. *Evolution and tinkering*. *Science*. 1977;196:1161–6.
- ▶ Jaenisch R, Bird A. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nature genetics*. 2003;33 Supl(Marzo): 245–54.
- ▶ Jarosz DF, Lindquist S. Hsp90 and environmental stress transform the adaptive value of natural genetic variation. *Science*. 2010;330(6012):1820–4.
- ▶ Jefferson KK. What drives bacteria to produce a biofilm? *FEMS Microbiol. Lett*. 2004;236(2):163–73.
- ▶ Jeremiin L, Poladian L, Charleston M. Is the “Big Bang” in Animal Evolution Real? *Science*. 2005;310:1910–1.
- ▶ Jiang Y, Xu C. The calculation of information and organismal complexity. *Biology direct*. 2010;5 (1):59.
- ▶ Jirtle RL, Skinner MK. Environmental epigenomics and disease susceptibility. *Nat. Rev. Genet*. 2007;8(4):253–62.
- ▶ Jones M, Blaxter M. Animal roots and shoots. *Nature*. 2005;434(Abril):1076–7.

- ▶ Jordan IK, Rogozin IB, Glazko G V, Koonin E V. Origin of a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements. *Trends in genetics*. 2003;19(2):68–72.
- ▶ Jurka J. Evolutionary impact of human Alu repetitive elements. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2004;14 (6):603–8.
- ▶ Jurka J, Kapitonov VV, Kohany O, Jurka MV. Repetitive sequences in complex genomes: structure and evolution. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 2007;8:241–59.
- ▶ Kaiser W, Huguet E, Casas J, Commin C, Giron D. Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010;277(1692):2311–9.
- ▶ Kaminsky ZA, Tang T, Wang S-C, Ptak C, Oh GHT, Wong AHC, et al. DNA methylation profiles in monozygotic and dizygotic twins. *Nat. Genet.* 2009;41(2):240–5.
- ▶ Karsenti E. Self-organization in cell biology: a brief history. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2008;9(3): 255–62.
- ▶ Kauffman S. Antichaos and adaptation. *Scientific American*. 1991;265(2):78–84.
- ▶ Kauffman S. *Investigaciones: complejidad, autoorganización y nuevas leyes para una biología general*. 1ª ed. en castellano. Tusquets: Barcelona; 2003 (1ª ed. 2000).
- ▶ Kawaji H, Hayashizaki Y. Exploration of small RNAs. *PLoS genetics*. 2008;4(1):e22.
- ▶ Kazazian HH. Mobile elements: drivers of genome evolution. *Science*. 2004;303 (5664):1626–32.
- ▶ Keeling PJ, Palmer JD. Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. *Nat. Rev. Genet.* 2008;9 (8):605–18.
- ▶ Kerney R, Kim E, Hangarter RP, Heiss A a, Bishop CD, Hall BK. Intracellular invasion of green algae in a salamander host. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011;108(16): 6497–502.
- ▶ Kerr RA. Evolution. Did an asteroid shower kick-start the great diversification? *Science*. 2007;318 (5858):1854.
- ▶ Khaja R, Zhang J, MacDonald JR, He Y, Joseph-George AM, Wei J, et al. Genome assembly comparison identifies structural variants in the human genome. *Nat. Genet.* 2006;38(12):1413–8.
- ▶ Kidwell SM, Holland SM. The quality of the fossil record: Implications for Evolutionary Analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002;33(1):561–88.

- ▶ Kim E, Goren A, Ast G. Alternative splicing: current perspectives. *Bioessays*. 2008;30(1):38–47.
- ▶ Kimura K, Wakamatsu A, Suzuki Y, Ota T, Nishikawa T, Yamashita R, et al. Diversification of transcriptional modulation: large-scale identification and characterization of putative alternative promoters of human genes. *Genome Res*. 2006;16(1):55–65.
- ▶ King N, Westbrook MJ, Young SL, Kuo A, Abedin M, Chapman J, et al. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature*. 2008;451(7180):783–8.
- ▶ Kitano H. Biological robustness. *Nat. Rev. Genet*. 2004;5(11):826–37.
- ▶ Kitano H. Systems biology: a brief overview. *Science*. 2002;295(5560):1662–4.
- ▶ Knight K. Fighting shaped human hands. *Journal of Experimental Biology*. 2012;216(2):i–i.
- ▶ Koonin E V. Darwinian evolution in the light of genomics. *Nucleic acids research*. 2009;37(4):1011–34.
- ▶ Koonin E V, Wolf YI. Constraints and plasticity in genome and molecular-phenome evolution. *Nature reviews. Genetics*. 2010;11(7):487–98.
- ▶ Koonin E V, Wolf YI. Is evolution Darwinian or/and Lamarckian? *Biol. Direct*. 2009;4:42.
- ▶ Koshland D. The seven pillars of life. *Science*. 2002;295(5563):2215.
- ▶ Krausse J, Fu Q, Good JM, Viola B, et al. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*. 2010; 464:894–897.
- ▶ Kuhn T. *La estructura de las revoluciones científicas*. 1ª ed. en castellano. México DF: Fondo de Cultura Económica; 1971 (1ª ed. 1962).
- ▶ Kunarso G, Chia N-Y, Jeyakani J, Hwang C, Lu X, Chan Y-S, et al. Transposable elements have rewired the core regulatory network of human embryonic stem cells. *Nature genetics*. 2010;42(7): 631–4.
- ▶ Kutschera U, Niklas KJ. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Die Naturwissenschaften*. 2004;91(6):255–76.
- ▶ Laland KN, Odling-Smee J, Gilbert SF. EvoDevo and niche construction: building bridges. *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*. 2008;310(7):549–66.

- ▶ Lamarck JB. *Filosofía Zoológica*. Primera ed. en castellano. Barcelona: Alta Fulla; 1986 (1ª ed. 1809).
- ▶ Landry J-R, Mager DL, Wilhelm BT. Complex controls: the role of alternative promoters in mammalian genomes. *Trends in Genetics*. 2003;19(11):640–8.
- ▶ Lansing JS. Complex adaptive systems. *Annual Review of Anthropology*. 2003;32(1):183–204.
- ▶ Lanyon S. A saltationist approach for the evolution of human cognition and language (Tesis doctoral). University of New South Wales; 2010.
- ▶ Larson EJ. *Evolución, la asombrosa historia de una teología científica*. 1ª ed. en castellano. Madrid: Debate; 2006.
- ▶ La Scola B, Desnues C, Pagnier I, Robert C, Barrassi L, Fournous G, et al. The virop-hage as a unique parasite of the giant mimivirus. *Nature*. 2008;455(7209):100–4.
- ▶ Lavoie H, Hogues H, Mallick J, Sellam A, Nantel A, Whiteway M. Evolutionary tinkering with conserved components of a transcriptional regulatory network. *PLoS biology*. 2010;8(3):e1000329.
- ▶ Lee J, Han K, Meyer TJ, Kim H-S, Batzer MA. Chromosomal inversions between human and chimpanzee lineages caused by retrotransposons. *PLoS ONE*. 2008;3(12):e4047.
- ▶ Lenski RE, Barrick JE, Ofria C. Balancing robustness and evolvability. *PLoS biology*. 2006;4(12): e428.
- ▶ Levin S. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*. 1998;1(5): 431–6.
- ▶ Lewontin RC. Testing the Theory of Natural Selection. *Nature*. 1972;236(5343):181–2.
- ▶ Li M, Wang IX, Li Y, Bruzel A, Richards AL, Toung JM, et al. Widespread RNA and DNA sequence differences in the human transcriptome. *Science*. 2011;333(6038):53–8.
- ▶ Liu Y. Like father, like son: a fresh review on the inheritance of acquired characteristics. *EMBO Rep*. 2007;8(9):798–8003.
- ▶ Livingstone Bell PJ. Sex and the eukaryotic cell cycle is consistent with a viral ancestry for the eukaryotic nucleus. *J. Theor. Biol*. 2006;243(1):54–63.
- ▶ Llorens C, Muñoz-Pomer A, Bernad L, Botella H, Moya A. Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees. *Biol. Direct*. 2009;4:41.

- ▶ Loewe L. A framework for evolutionary systems biology. *BMC systems biology*. 2009; 3(27):1–34.
- ▶ Lönnig W-E, Saedler H. Chromosome rearrangements and transposable elements. *Annual review of genetics*. 2002;36:389–410.
- ▶ Lönnig W. The Evolution of the Long-Necked Giraffe (*Giraffa camelopardalis* L.) - What we really know?. *International Zoo Yearbook*. Münster: Verlagshaus Monsenstein und Vannerdat OHG; 2010.
- ▶ López-García P, Moreira D, Douzery E, Forterre P, Zuilen M, Claeys P, et al. Ancient Fossil Record and Early Evolution (ca. 3.8 to 0.5 Ga). En: Gargaud M, Claeys P, López-García P, Martin H, Montmerle T, Pascal R, et al., coord. *From Suns to Life: A Chronological Approach to the History of Life on Earth*. Nueva York: Springer; 2006. p. 247–90.
- ▶ Lorenc A, Makołowski W. Transposable Elements and Vertebrate Protein Diversity. *Genetica*. 2003;118(2):183–91.
- ▶ Løvtrup S. *Darwinism: The Refutation of a Myth*. Londres: Croom Helm; 1987.
- ▶ Løvtrup S. The four theories of evolution. Epilogue. *Rivista di biologia*. 1982;92(3): 478–80.
- ▶ Lynch VJ, Leclerc RD, May G, Wagner GP. Transposon-mediated rewiring of gene regulatory networks contributed to the evolution of pregnancy in mammals. *Nature genetics*. 2011;43(11): 1154–9.
- ▶ Macbeth N. *Darwin retried: an appeal to reason*. Boston: Harvard Common Press; 1971.
- ▶ MacLeod RM. The X-Club a Social Network of Science in Late-Victorian England. *Notes and Records of the Royal Society of London*. 1970;24(2):305–22.
- ▶ Maher B. ENCODE: The human encyclopaedia. *Nature*. 2012;489(7414):46–48.
- ▶ Malik HS, Eickbush TH. Phylogenetic analysis of ribonuclease H domains suggests a late, chimeric origin of LTR retrotransposable elements and retroviruses. *Genome Res.* 2001;11(7):1187–97.
- ▶ Mangeney M, Renard M, Schlecht-Louf G, Bouallaga I, Heidmann O, Letzelter C, et al. Placental syncytins: Genetic disjunction between the fusogenic and immunosuppressive activity of retroviral envelope proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(51):20534–9.

- ▶ Mansour A. Epigenetic activation of genomic retrotransposons. *Journal of Cell and Molecular Biology*. 2007;6(2):99–107.
- ▶ Maresca B, Schwartz JH. Sudden origins: a general mechanism of evolution based on stress protein concentration and rapid environmental change. *Anatomical record. Part B, New anatomist*. 2006;289(1):38–46.
- ▶ Margulis L, Dolan M, Guerrero R. The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *PNAS*. 2000;97(13):6954–9.
- ▶ Margulis L. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*. 2000;97(13):6954.
- ▶ Marks J. The construction of Mendel's laws. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 2008;17(6):250–3.
- ▶ Martin W. Gene transfer from organelles to the nucleus: frequent and in big chunks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2003;100(15):8612–4.
- ▶ Matera AG, Terns RM, Terns MP. Non-coding RNAs: lessons from the small nuclear and small nucleolar RNAs. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2007;8(3):209–20.
- ▶ Mattick JS. RNA regulation: a new genetics? *Nature reviews. Genetics*. 2004;5(4): 316–23.
- ▶ Maturana U, Mpodozis J. El origen de las especies por medio de la deriva natural, o, la diversificación de los linajes a través de la conservación y cambio de los fenotipos ontogénicos. Santiago de Chile: Dirección de Bibliotecas Archivos y Museos; 1992.
- ▶ Maxmen A. A can of worms. *Nature*. 2011;470:161–162.
- ▶ Maxmen A. Genome reveals comb jellies' ancient origin. *Nature news*, 8 de Enero 2013.
- ▶ Maynard Smith J. La Construcción de la vida: genes, embriones y evolución. Barcelona: Crítica; 2000.
- ▶ Mayr E. *Populations, species and evolution*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press; 1970.
- ▶ Mazzocchi F. Complexity in biology, exceeding the limits of reductionist and determinism using complexity theory. *EMBO Reports*. 2008;9(1), 10-14.
- ▶ McBrearty S, Jablonski NG. First fossil chimpanzee. *Nature*. 2005;437(7055):105–8.
- ▶ McCarroll SA, Altshuler DM. Copy-number variation and association studies of human disease. *Nat. Genet.* 2007;39(7 Suppl):S37–42.

- ▶ McDougall C, Degnan B. Modularity of gene-regulatory networks revealed in sea-star development. *BMC biology*. 2011;9(1):6.
- ▶ McElwain JC, Punyasena SW. Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends in ecology & evolution*. 2007;22(10):548–57.
- ▶ McFall-Ngai MJ. Unseen forces: the influence of bacteria on animal development. *Developmental biology*. 2002;242(1):1–14.
- ▶ McShea DW, Anderson C. The remodularization of the Organism. En: Callebaut W, Rasskin-Gutman D, coord. *Modularity Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge: MIT Press; 2005. p. 185–206.
- ▶ McShea DW. The evolution of complexity without natural selection, a possible large-scale trend of the fourth kind. *Paleobiology*. 2005;31(sp5):146–56.
- ▶ Meinhardt H. Organizer and axes formation as a self-organizing process. *The International journal of developmental biology*. 2001;45(1):177–88.
- ▶ Meyer E, Chalker DL. Epigenetics of ciliates. En: Allis CD et al. coord. *Epigenetics*. Nueva York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2007. p. 127–50.
- ▶ Miconi T. Evolution and complexity: the double-edged sword. *Artificial life*. 2008;14(3):325–44.
- ▶ Mikkelsen TS, Wakefield MJ, Aken B, Amemiya CT, Chang JL, Duke S, et al. Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences. *Nature*. 2007;447 (7141):167–77.
- ▶ Misteli T. The concept of self-organization in cellular architecture. *The Journal of cell biology*. 2001;155(2):181–5.
- ▶ Mivart SG. *On the Genesis of Species*. Londres: Appleton Company; 1871.
- ▶ Montero F, Morán F. *Biofísica. Procesos de autoorganización en Biología*. Madrid: Eudema; 1992.
- ▶ Montoya JM, Solé RV. Small world patterns in food webs. *Journal of theoretical biology*. 2002; 214(3):405–12.
- ▶ Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annu. Rev. Genet.* 2008;42:165–90.
- ▶ Moran NA. Symbiosis as an adaptive process and source of phenotypic complexity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(Supl 1):8627.

- ▶ Moreira-Leite FF, Sherwin T, Kohl L, Gull K. A Trypanosome Structure Involved in Transmitting Cytoplasmic Information During Cell Division. *Science*. 2001;294(5542):610–2.
- ▶ Moreno J. Los retos actuales del darwinismo: ¿una teoría en crisis? Madrid: Síntesis; 2008.
- ▶ Morgan MH, Carrier DR. Protective buttressing of the human fist and the evolution of hominin hands. *The Journal of experimental biology*. 2013;216(Pt 2):236–44.
- ▶ Morowitz, H. J., Kostelnik, J. D., Yang, J., & Cody, G. D. (2000). The origin of intermediary metabolism. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 97(14), 7704. *National Acad Sciences*.
- ▶ Mouse Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature*. 2002;420(6915):520–62.
- ▶ Müller J, Scheyer TM, Head JJ, Barrett PM, Werneburg I, Ericson PGP, et al. Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010;107(5):2118–23.
- ▶ Muschick M, Barluenga M, Salzburger W, Meyer A. Adaptive phenotypic plasticity in the Midas cichlid fish pharyngeal jaw and its relevance in adaptive radiation. *BMC evolutionary biology*. 2011;11(1):116.
- ▶ Nair V, Zavolan M. Virus-encoded microRNAs: novel regulators of gene expression. *Trends Microbiol*. 2006;14(4):169–75.
- ▶ Naito K, Zhang F, Tsukiyama T, Saito H, Hancock CN, Richardson AO, et al. Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression. *Nature*. 2009;461(7267):1130.
- ▶ Nätt D, Lindqvist N, Stranneheim H, Lundeberg J, Torjesen PA, Jensen P. Inheritance of acquired behaviour adaptations and brain gene expression in chickens. *PLoS ONE*. 2009;4(7):e6405.
- ▶ Nätt D, Rubin C-J, Wright D, Johnsson M, Beltéky J, Andersson L, et al. Heritable genome-wide variation of gene expression and promoter methylation between wild and domesticated chickens. *BMC genomics*. 2012;13(1):59.
- ▶ Nätt D. Stress and the Offspring Adaptive Transgenerational Effects of Unpredictability on Behaviour and Gene Expression in Chickens (*Gallus gallus*) (Tesis doctoral). Linköping University; 2008. p. 22.
- ▶ Needham J. El Sentido Daoista de la Naturaleza. Traducción del original en Revista El Paseante, Número triple sobre taoismo y arte chino. (1993).

- ▶ Nene V, Wortman JR, Lawson D, Haas B, Kodira C, Tu ZJ, et al. Genome sequence of *Aedes aegypti*, a major arbovirus vector. *Science*. 2007;316(5832):1718–23.
- ▶ Nicolis G, Prigogine I. *Self-organization in nonequilibrium systems*. New York: Wiley; 1977.
- ▶ Niedźwiedzki G, Szrek P, Narkiewicz K, Narkiewicz M, Ahlberg PE. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*. 2010;463(7277):43–8.
- ▶ Nikaido M, Hamilton H, Makino H, Sasaki T, Takahashi K, Goto M, et al. Baleen whale phylogeny and a past extensive radiation event revealed by SINE insertion analysis. *Molecular biology and evolution*. 2006;23(5):866–73.
- ▶ Nikoh N, Nakabachi A. Aphids acquired symbiotic genes via lateral gene transfer. *BMC Biol.* 2009;7(1):12.
- ▶ Nikolaev Y a., Plakunov VK. Biofilm—“City of microbes” or an analogue of multicellular organisms? *Microbiology*. 2007;76(2):125–38.
- ▶ Nishihara H, Maruyama S, Okada N. Retroposon analysis and recent geological data suggest near-simultaneous divergence of the three superorders of mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009;106(13):5235–40. Nishihara H, Smit AFA, Okada N. Functional noncoding sequences derived from SINEs in the mammalian genome. *Genome research*. 2006;16(7):864–74.
- ▶ Novick P, Smith J, Ray D, Boissinot S. Independent and parallel lateral transfer of DNA transposons in tetrapod genomes. *Gene*. 2010;449(1-2):85–94.
- ▶ Nowacki M, Higgins BP, Maquilan GM, Swart EC, Doak TG, Landweber LF. A functional role for transposases in a large eukaryotic genome. *Science*. 2009;324(5929):935–8.
- ▶ Ogayar A, Sánchez-Pérez M. Prions: an evolutionary perspective. *Internat. Microbiol.* 1998;1: 183–90.
- ▶ Ohta T. Origin of the neutral and nearly neutral theories of evolution. *Journal of biosciences*. 2003;28(4):371–7.
- ▶ Olarieta JM. Lysenko. La teoría materialista de la evolución en la URSS. *Theoria*. 2009;(2).
- ▶ Oliver KR, Greene WK. Mobile DNA and the TE-Thrust hypothesis: supporting evidence from the primates. *Mobile DNA*. 2011;2(1):8.

- ▶ Olsen PB, Schembri M a, Gally DL, Klemm P. Differential temperature modulation by H-NS of the *fimB* and *fimE* recombinase genes which control the orientation of the type 1 fimbrial phase switch. *FEMS microbiology letters*. 1998;162(1):17–23.
- ▶ Ozgul A, Tuljapurkar S, Benton TG, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Coulson T. The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. Kilda. *Science*. 2009;325(5939):464–7.
- ▶ Pasvol G. Are children with homozygous sickle cell disease really at a disadvantage in the face of malaria? The malaria hypothesis revisited. *Clinical infectious diseases : an official publication of the Infectious Diseases Society of America*. 2009 ;49(2):223–4.
- ▶ Patel NH, Prince VE. Beyond the Hox complex. *Genome biology*. 2000;1(5):REVIEWS1027.
- ▶ Pearson H. Genetics: what is a gene? *Nature*. 2006;441(7092):398–401.
- ▶ Pelayo F. Charles Darwin. De la creación a la evolución. Madrid: Nivola libros y ediciones; 2008.
- ▶ Pennisi E. Evolution. Jumping genes hop into the evolutionary limelight. *Science*. 2007;317 (5840):894–5.
- ▶ Pereira V, Enard D, Eyre-Walker A. The effect of transposable element insertions on gene expression evolution in rodents. *PLoS ONE*. 2009;4(2):e4321.
- ▶ Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecol. Lett*. 2008;11(6):564–75.
- ▶ Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH, et al. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos*. 2004;104(3):467–78.
- ▶ Peter IS, Faure E, Davidson EH. Predictive computation of genomic logic processing functions in embryonic development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2012;109(41):16434–42.
- ▶ Philippe H, Brinkmann H, Copley RR, Moroz LL, Nakano H, Poustka AJ, et al. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature*. 2011;470 (7333):255–8.
- ▶ Pierce SE, Clack JA, Hutchinson JR. Three-dimensional limb joint mobility in the early tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*. 2012;

- ▶ Piéron H. *Psicología zoológica*. Primera ed. en castellano. Buenos Aires: Kapelusz; 1951 (1ª ed. 1941).
- ▶ Piqueras JF, Fernández AMF, Santos J, González JJ. *Genética*. Madrid: Ariel; 2002.
- ▶ Piskurek O, Okada N. Poxviruses as possible vectors for horizontal transfer of retroposons from reptiles to mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(29):12046–51.
- ▶ Polavarapu N, Mariño-Ramírez L, Landsman D, McDonald J, Jordan IK. Evolutionary rates and patterns for human transcription factor binding sites derived from repetitive DNA. *BMC genomics*. 2008;9(1):226.
- ▶ Popper K. *Unended Quest: An Intellectual Autobiography*. Londres: Taylor & Francis; 1982.
- ▶ Por FD. The actuality of Lamarck: towards the bicentenary of his *Philosophic Zoologique*. *Integrative zoology*. 2006;1(1):48–52.
- ▶ Portin P. The elusive concept of the gene. *Hereditas*. 2009;146(3):112–7.
- ▶ Probst A V, Dunleavy E, Almouzni G. Epigenetic inheritance during the cell cycle. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2009;10(3):192–206.
- ▶ Pryor GS, Bjorndal KA. Effects of the nematode *Gyrinicola batrachiensis* on development, gut morphology, and fermentation in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*): a novel mutualism. *J. Exp. Zoolog. Part A Comp. Exp. Biol.* 2005;303(8):704–12.
- ▶ Pulselli RM, Simoncini E, Tiezzi E. Self-organization in dissipative structures: a thermodynamic theory for the emergence of prebiotic cells and their epigenetic evolution. *Bio Systems*. 2009;96(3):237–41.
- ▶ Putnam NH, Butts T, Ferrier DEK, Furlong RF, Hellsten U, Kawashima T, et al. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*. 2008;453(7198):1064–71.
- ▶ Putnam NH, Srivastava M, Hellsten U, Dirks B, Chapman J, Salamov A, et al. Sea anemone genome reveals ancestral eumetazoan gene repertoire and genomic organization. *Science*. 2007;317(5834): 86–94.
- ▶ Pyle AM, Lambowitz AM. Group II introns: ribozymes that splice rna and invade dna. En: Gesteland R, Cech T, Atkins J, coord. *The RNA World*. Nueva York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2006. p. 469–505.
- ▶ Queitsch C, Sangster TA, Lindquist S. Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature*. 2002;417(6889):618–24.

- ▶ Querner H, et al. *Del origen de las especies*. 1ª ed. en castellano. Madrid: Alianza; 1971 (1ª ed. 1968).
- ▶ Ragan M. Trees and networks before and after Darwin. *Biol. Direct.* 2009;4:43; discussion 43.
- ▶ Rando OJ, Verstrepen KJ. Timescales of genetic and epigenetic inheritance. *Cell.* 2007;128(4): 655–68.
- ▶ Raoult D. The post-Darwinist rhizome of life. *Lancet.* 2010;375(9709):104–5.
- ▶ Raskin-Gutman D. Modularity: Jumping forms within morphospace. En: Callebaut W, Rasskin-Gutman D, coord. *Modularity Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge: MIT Press; 2005. p. 207–220.
- ▶ Ratnakumar A, Mousset S, Glémin S, Berglund J, Galtier N, Duret L, et al. Detecting positive selection within genomes: the problem of biased gene conversion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences.* 2010;365(1552):2571–80.
- ▶ Reddy ASN. Alternative splicing of pre-messenger RNAs in plants in the genomic era. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007;58:267–94.
- ▶ Reik W. Stability and flexibility of epigenetic gene regulation in mammalian development. *Nature.* 2007;447(7143):425–32.
- ▶ Reyes A, Haynes M, Hanson N, Angly FEFE, Heath ACAC, Rohwer F, et al. Viruses in the faecal microbiota of monozygotic twins and their mothers. *Nature.* 2010;466(7304):334–8.
- ▶ Rieseberg LH, Willis JH. Plant speciation. *Science.* 2007;317(5840):910–4.
- ▶ Robert JS, Hall BK, Olson WM. Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. *Bioessays.* 2001;23(10):954–62.
- ▶ Rohwer F. Viruses manipulate the marine environment. *Nature.* 2009;459(7244): 207–12.
- ▶ Ronshaugen M, McGinnis N, McGinnis W. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature.* 2002;415(6874):914–7.
- ▶ Roos C, Zinner D, Kubatko LS, Schwarz C, Yang M, Meyer D, et al. Nuclear versus mitochondrial DNA: evidence for hybridization in colobine monkeys. *BMC evolutionary biology.* 2011;11(1):77.
- ▶ Roossinck MJ. The good viruses: viral mutualistic symbioses. *Nature reviews. Microbiology.* 2011; 9(2):99–108.

- ▶ Royal C, Dunston GM. Changing the paradigm from 'race' to human genome variation. *Nature Genetics*. 2004;36(11):S5–S7.
- ▶ Roy S, Ernst J, Kharchenko P V, Kheradpour P, Negre N, Eaton ML, et al. Identification of functional elements and regulatory circuits by *Drosophila* modENCODE. *Science*. 2010;330(6012): 1787–97.
- ▶ Rumpho ME, Worful JM, Lee J, Kannan K, Tyler MS, Bhattacharya D, et al. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(46):17867–71.
- ▶ Sagan D, Margulis L. *Captando genomas: una teoría sobre el origen de las especies*. 1ª ed. en castellano. Barcelona: Kairos; 2003 (1ª ed. 2002).
- ▶ Sagan D, Schneider E. *La termodinámica de la vida*. 1ª ed. en castellano. Barcelona: Tusquets; 2009 (1ª ed. 2006).
- ▶ Sagan L. On the origin of mitosing cells. *Journal of theoretical biology*. 1967;14(3): 255–274.
- ▶ Saint-Ruf C, Matic I. Environmental tuning of mutation rates. *Environmental microbiology*. 2006;8(2):193–9.
- ▶ Sampedro J. *Deconstruyendo a Darwin*. Barcelona: Crítica; 2002.
- ▶ Sandín M, Agudelo G, Alcalá JG. *Evolución: un nuevo paradigma*. Madrid: Instituto de investigación sobre la evolución humana; 2003.
- ▶ Sandín M. En busca de la biología: reflexiones sobre la evolución. *Asclepio: Revista de historia de la medicina y de la ciencia*. 2009;61(2):141–76.
- ▶ Sandín M. *Hacia una nueva biología*. *Arbor: Ciencia, pensamiento y cultura*. 2002; 677:167–218.
- ▶ Sandín M. *Lamarck y los mensajeros*. Madrid: Istmo; 1995.
- ▶ Sandín M. La transformación de la evolución. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección biológica*. 2005;100(1-4):139–67. .
- ▶ Sandín M. *Pensando la evolución, pensando la vida*. Murcia: Crimentales; 2006.
- ▶ Sandín M. *Sobre el origen del hombre*. *Actas del Congreso Pueblos y Culturas del Mediterráneo*. Madrid: Sial; 2003.
- ▶ Sandín M. *Sobre una redundancia: el darwinismo social*. *Asclepio: Revista de historia de la medicina y de la ciencia*. 2000;52(2):27–50.

- ▶ Sandín M. Teoría sintética: Crisis y renovación. *Arbor: Ciencia, pensamiento y cultura*. 1997;(623-624):269–304.
- ▶ Sandín M. Una nueva biología para una nueva sociedad. *Política y sociedad*. 2002;39(3):537-573.
- ▶ Sandmeyer SB, Hansen LJ, Chalker DL. Integration specificity of retrotransposons and retroviruses. *Annu. Rev. Genet.* 1990;24:491–518.
- ▶ Sandmeyer S. Targeting Transposition: At Home in the Genome. *Genome Research*. 1998;8(5): 416–8.
- ▶ Sanei H, Grasby SE, Beauchamp B. Latest Permian mercury anomalies. *Geology*. 2011;40(1):63–6.
- ▶ Sano H. Inheritance of acquired traits in plants: reinstatement of Lamarck. *Plant signaling & behavior*. 2010;5(4):346–8.
- ▶ Sansom RS, Gabbott SE, Purnell M a. Non-random decay of chordate characters causes bias in fossil interpretation. *Nature*. 2010;463(7282):797–800.
- ▶ Sapp J. Saltational symbiosis. *Theory in biosciences = Theorie in den Biowissenschaften*. 2010; 129(2-3):125–33.
- ▶ Sarabia A. La teoría general de sistemas. Madrid: Isdefe; 1995.
- ▶ Sasaki T, Nishihara H, Hirakawa M, Fujimura K, Tanaka M, Kokubo N, et al. Possible involvement of SINEs in mammalian-specific brain formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(11): 4220–5.
- ▶ Sasaki T, Nishihara H, Hirakawa M, Fujimura K, Tanaka M, Kokubo N, et al. Possible involvement of SINEs in mammalian-specific brain formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(11):4220–5.
- ▶ Scally A, Dutheil JY, Hillier LW, Jordan GE, Goodhead I, Herrero J, et al. Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature*. 2012;483(7388): 169–75.
- ▶ Schaack S, Gilbert C, Feschotte C. Promiscuous DNA: horizontal transfer of transposable elements and why it matters for eukaryotic evolution. *Trends in ecology & evolution*. 2010;25(9):537–46.
- ▶ Schmidt AL, Anderson LM. Repetitive DNA elements as mediators of genomic change in response to environmental cues. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2006;81(4): 531–43.

- ▶ Schmitz B, Harper D a. T, Peucker-Ehrenbrink B, Stouge S, Alwmark C, Cronholm A, et al. Asteroid breakup linked to the Great Ordovician Biodiversification Event. *Nature Geoscience*. 2007;1(1):49–53.
- ▶ Schrödinger E. *What is life?* Cambridge: Cambridge University Press; 1944.
- ▶ Secord JA. *Edinburgh Lamarckians: Robert Jameson and Robert E. Grant*. *Journal of the History of Biology*. Springer; 1991:1–18.
- ▶ Seeley TD. When is self-organization used in biological systems? *The Biological Bulletin*. 2002;202(3):314–8.
- ▶ Sémon M, Wolfe KH. Consequences of genome duplication. *Current opinion in genetics & development*. 2007;17(6):505–12.
- ▶ Sendova-Franks AB, Franks NR. Self-Assembly, Self-Organization and Division of Labour. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 1999;354(1388):1395–405.
- ▶ Sentís C. Radiaciones evolutivas: bases genéticas y epigenéticas de las innovaciones morfológicas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*. 2005;100(1-4):67–77.
- ▶ Sentís C. Retrovirus endógenos humanos: significado biológico e implicaciones evolutivas. *Arbor: Ciencia, pensamiento y cultura*. 2002;(677):135–66.
- ▶ Séralini G-E, Clair E, Mesnage R, Gress S, Defarge N, Malatesta M, et al. Long term toxicity of a Roundup herbicide and a Roundup-tolerant genetically modified maize. *Food and chemical toxicology : an international journal published for the British Industrial Biological Research Association*. 2012;50(11):4221–31.
- ▶ Shapiro JA. A 21st century view of evolution: genome system architecture, repetitive DNA, and natural genetic engineering. *Gene*. 2005a;345(1):91–100.
- ▶ Shapiro JA. Bacteria are small but not stupid: cognition, natural genetic engineering and socio-bacteriology. *Studies in history and philosophy of biological and biomedical sciences*. 2007;38(4): 807–19.
- ▶ Shapiro JA. *Evolution: a view from the 21st century*. Upper Saddle River, NJ: FT Press Science; 2011. Shapiro JA. *Mobile DNA and evolution in the 21st century*. *Mobile DNA*. 2010;1(1):4.
- ▶ Shapiro JA. Retrotransposons and regulatory suites. *Bioessays*. 2005b;27(2):122–5.
- ▶ Sharma A, Singh P. Detection of transgenerational spermatogenic inheritance of adult male acquired CNS gene expression characteristics using a *Drosophila* systems model. *PLoS ONE*. 2009;4(6):e5763.

- ▶ Shen S, Lin L, Cai JJ, Jiang P, Kenkel EJ, Stroik MR, et al. Widespread establishment and regulatory impact of Alu exons in human genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011;108(7):2837–42.
- ▶ Shi T, Falkowski PG. Genome evolution in cyanobacteria: the stable core and the variable shell. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(7):2510–5.
- ▶ Shorter J, Lindquist S. Prions as adaptive conduits of memory and inheritance. *Nat. Rev. Genet.* 2005;6(6):435–50.
- ▶ Shubin N, Tabin C, Carroll S. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature.* 2009;457(7231):818–23.
- ▶ Simpson GG. *Life: an introduction to Biology.* Nueva York: Harcourt, Brace; 1997.
- ▶ Sims GE, Jun S-R, Wu GA, Kim S-H. Whole-genome phylogeny of mammals: evolutionary information in genic and nongenic regions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009;106(40):17077–82.
- ▶ Slotkin RK, Martienssen R. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome. *Nat. Rev. Genet.* 2007;8(4):272–85.
- ▶ Smits WK, Kuipers OP, Veening J-W. Phenotypic variation in bacteria: the role of feedback regulation. *Nat. Rev. Microb.* 2006;4(4):259–71.
- ▶ Sneppen K, Bak P, Flyvbjerg H. Evolution as a self-organized critical phenomenon. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1995;92(May):5209–13.
- ▶ Socolar JES, Kauffman SA. Scaling in ordered and critical random boolean networks. *Phys. Rev. Lett.* 2003;90(6):68702.
- ▶ Soficaru A, Dobos A, Trinkaus E. Early modern humans from the Pestera Muierii, Baia de Fier, Romania. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006;103(46):17196–201.
- ▶ Solé R. Criticality and scaling in evolutionary ecology. *Trends in Ecology y Evolution.* 1999;14(4): 156.
- ▶ Solé R, Manrubia S, Benton M, Bak P. Self-Similarity of Extinction Statistics in the Fossil Record. *Nature.* 1997; 388(21): 764-767
- ▶ Solé R, Manrubia S. *Orden y caos en sistemas complejos: fundamentos.* Barcelona: UPC; 2001
- ▶ Solé R. *Redes complejas. Del genoma a Internet.* Barcelona: Tusquets; 2009.

- ▶ Solé R, Ferrer-Cancho R, Montoya JM, Valverde S. Selection, tinkering, and emergence in complex networks. *Complexity*. 2002;8(1):20–33. Solé R, Valverde S. Spontaneous emergence of modularity in cellular networks. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*. 2008;5(18):129–33.
- ▶ Soutullo D. Evolución y eugenesia. *Ludis Vitalis*. 2006;XIV(25):25–42.
- ▶ Spivakov M, Fisher AG. Epigenetic signatures of stem-cell identity. *Nat. Rev. Genet.* 2007;8(4):263–71.
- ▶ Srinivasan UT, Dunne JA, Harte J, Martinez ND. Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology*. 2007;88(3):671–82.
- ▶ Srivastava M, Simakov O, Chapman J, Fahey B, Gauthier MEA, Mitros T, et al. The Amphimedon queenslandica genome and the evolution of animal complexity. *Nature*. 2010;466(7307):720–6.
- ▶ Stappenbeck TS, Hooper L V, Gordon JI. Developmental regulation of intestinal angiogenesis by indigenous microbes via Paneth cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002;99(24):15451–5.
- ▶ Stat M, Morris E, Gates RD. Functional diversity in coral-dinoflagellate symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(27):9256–61.
- ▶ Stengel A, Roos C, Hunsmann G, Seifarth W, Leib-Mösch C, Greenwood AD. Expression profiles of endogenous retroviruses in Old World monkeys. *J. Virol.* 2006;80(9):4415–21.
- ▶ Stewart FJ, Young CR, Cavanaugh CM. Lateral symbiont acquisition in a maternally transmitted chemosynthetic clam endosymbiosis. *Mol. Biol. Evol.* 2008;25(4):673–87.
- ▶ Stoye JP. Koala retrovirus: a genome invasion in real time. 2006;2–4.
- ▶ Strogatz SH. Exploring complex networks. *Nature*. 2001;410(6825):268–76.
- ▶ Stumpf MPH, Thorne T, de Silva E, Stewart R, An HJ, Lappe M, et al. Estimating the size of the human interactome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(19):6959–64.
- ▶ Surani MA. Reprogramming of genome function through epigenetic inheritance. *Nature*. 2001; 414(6859):122–8.
- ▶ Syvanen M. Horizontal gene transfer: evidence and possible consequences. *Annual review of genetics*. 1994;28:237–61.
- ▶ Tarlinton RE, Meers J, Young PR. Retroviral invasion of the koala genome. *Nature*. 2006;442 (7098):79–81.

- ▶ Taylor D, Bruenn J. The evolution of novel fungal genes from non-retroviral RNA viruses. *BMC biology*. 2009;7(1):88.
- ▶ Taylor D, Leach R. Filoviruses are ancient and integrated into mammalian genomes. *BMC Evolutionary Biology*. 2010;10(193).
- ▶ Tejedor JR, Valcárcel J. Gene regulation: Breaking the second genetic code. *Nature*. 2010;465: 45–6.
- ▶ Templado J. Historia de las teorías evolucionistas. Madrid: Alhambra; 1974.
- ▶ Templeton A. Out of Africa again and again. *Nature*. 2002;416(6876):45–51.
- ▶ Tenaillon O, Denamur E, Matic I. Evolutionary significance of stress-induced mutagenesis in bacteria. *Trends Microbiol*. 2004;12(6):264–70.
- ▶ Ten Tusscher KHWJ, Hogeweg P. The role of genome and gene regulatory network canalization in the evolution of multi-trait polymorphisms and sympatric speciation. *BMC evolutionary biology*. 2009;9:159.
- ▶ The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*. 2005;437(7055): 69–87.
- ▶ The ENCODE Project Consortium An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome. *Nature*. 2012;489(7414):57–74.
- ▶ The ENCODE Project Consortium. Identification and analysis of functional elements in 1 % of the human genome by the ENCODE pilot project. *Nature*. 2007;447(7146): 799–816.
- ▶ The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*. 2007;449(7161):463–7.
- ▶ The International Rice Genome Sequencing Project (2005). The map-based sequence of the rice genome. *Nature*. 2005;436(7052):793–800.
- ▶ Theißen G. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. *Theory in Biosciences*. 2009;128(1):43–51.
- ▶ The modENCODE Project Consortium et al. Identification of functional elements and regulatory circuits by *Drosophila* modENCODE. *Science*. 2010;330(6012): 1787–97.
- ▶ Thomas CM, Nielsen KM. Mechanisms of, and barriers to, horizontal gene transfer between bacteria. *Nat. Rev. Microbiol*. 2005;3(9):711–21.

- ▶ Thompson DW. Sobre el crecimiento y la forma. 1ª ed. en castellano. Madrid: Blume; 1980 (1ª ed. 1917).
- ▶ Thompson JN. Ecology. Mutualistic webs of species. *Science*. 2006;312(5772):372–3.
- ▶ Thompson JN. Mutualistic webs of species. *Science*. 2006;312(5772):372– 3.
- ▶ Thurman RE, Rynes E, Humbert R, Vierstra J, Maurano MT, Haugen E, et al. The accessible chromatin landscape of the human genome. *Nature*. 2012;489(7414):75–82.
- ▶ Tsukahara S, Kobayashi A, Kawabe A, Mathieu O, Miura A, Kakutani T. Bursts of retrotransposition reproduced in Arabidopsis. *Nature*. 2009;461(7262):423–6.
- ▶ Turner BM. Epigenetic responses to environmental change and their evolutionary implications. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 2009;364(1534):3403–18.
- ▶ Tyedmers J, Madariaga ML, Lindquist S. Prion switching in response to environmental stress. *PLoS Biol*. 2008;6(11):e294.
- ▶ Umesaki Y, Setoyama H, Matsumoto S, Imaoka A, Itoh K. Differential roles of segmented filamentous bacteria and clostridia in development of the intestinal immune system. *Infection and immunity*. 1999;67(7):3504.
- ▶ Valentine JW. On the origin of phyla. Chicago: The University of Chicago Press; 2004.
- ▶ Van der Woude MW. Re-examining the role and random nature of phase variation. *FEMS Microbiol. Lett*. 2006;254(2):190–7.
- ▶ Van der Woude MW. Some Types of Bacterial Phase Variation Are Epigenetic. *Microbe*. 2008;3(1):21–6.
- ▶ Van Veen FJF, Müller CB, Pell JK, Godfray HCJ. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *The Journal of animal ecology*. 2008;77(1):191–200.
- ▶ Vargas AO. Did Paul Kammerer discover epigenetic inheritance? A modern look at the controversial midwife toad experiments. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol*. 2009;312(7):666–78.
- ▶ Vargas AO, Kohlsdorf T, Fallon JF, Vandenbrooks J, Wagner GP. The evolution of HoxD-11 expression in the bird wing: insights from Alligator mississippiensis. *PloS one*. 2008;3(10):e3325.

- ▶ Vetsigian K, Woese C, Goldenfeld N. Collective evolution and the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006;103(28):10696–701.
- ▶ DeFilippis VR. A hypothesis for DNA viruses as the origin of eukaryotic replication proteins. *Journal of virology.* 2000;74(15):7079–84.
- ▶ Villarreal LP. *Origin of Group Identity: Viruses, Addiction and Cooperation.* Addiction. Springer; 2009. p. 614.
- ▶ Villarreal LP, Witzany G. Viruses are essential agents within the roots and stem of the tree of life. *J. Theor. Biol.* 2010;262(4):698–710.
- ▶ Visscher PK. Animal behaviour: How self-organization evolves. *Nature.* 2003;421(6925):799–800.
- ▶ Waddington CH. *The evolution of an evolutionist.* Nueva York: Cornell University Press; 1975.
- ▶ Wagensberg J, Margalef R, Thom R, Prigogine I, Landsberg P et al. *Proceso Al Azar.* Wagensberg J (Ed.). Barcelona: Tusquets; 1986.
- ▶ Wagner A, Fell DA. The small world inside large metabolic networks. *Proc. Biol. Sci.* 2001;268(1478):1803–10.
- ▶ Wagner A. The large-scale structure of metabolic networks: A glimpse at life's origin? *Complexity.* 2002;8(1):15–9.
- ▶ Wagner GP, Amemiya C, Ruddle F. Hox cluster duplications and the opportunity for evolutionary novelties. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2003;100(25):14603.
- ▶ Wainer GA. *Discrete-event modeling and simulation: a practitioner's approach.* Boca Ratón: CRC Press; 2009.
- ▶ Wang E, Sandberg R, Luo S, Khrebtkova I. Alternative isoform regulation in human tissue transcriptomes. *Nature.* 2008;456(7221):470–6.
- ▶ Wang Y, Badea T, Nathans J. Order from disorder: Self-organization in mammalian hair patterning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006;103(52):19800–5.
- ▶ Watanabe T, Takeda A, Tsukiyama T, Mise K, Okuno T, Sasaki H, et al. Identification and characterization of two novel classes of small RNAs in the mouse germline: retrotransposon-derived siRNAs in oocytes and germline small RNAs in testes. *Genes & development.* 2006;20(13):1732.
- ▶ Webb JS, Givskov M, Kjelleberg S. Bacterial biofilms: prokaryotic adventures in multicellularity. *Current Opinion in Microbiology.* 2003;6(6):578–85.

- ▶ Weinbauer MG. Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiol. Rev.* 2004;28(2): 127–81.
- ▶ Weiss RA. The discovery of endogenous retroviruses. *Retrovirology.* 2006;3:67.
- ▶ Weitz JS, Mileyko Y, Joh RI, Voit EO. Collective decision making in bacterial viruses. *Biophys. J.* 2008;95(6):2673–80.
- ▶ Wells GA. Goethe and evolution. *Journal of the History of Ideas. JSTOR;* 1967; 28(4):537–50.
- ▶ Wells J. Second thoughts about peppered moths. *The Scientist.* 1999;13(11):13.
- ▶ Wernegreen JJ. Endosymbiosis: lessons in conflict resolution. *PLoS biology.* 2004;2 (3):e68.
- ▶ Wesson R. *Beyond natural selection.* Cambridge: The MIT Press; 1991.
- ▶ Whitfield JB, Asgari S. Virus or not?: Phylogenetics of polydnviruses and their wasp carriers. *Journal of Insect Physiology.* 2003;49(5):397–405.
- ▶ Whitfield J. Fungal roles in soil ecology: underground networking. *Nature.* 2007; 449(7159):136–8.
- ▶ Whiting MF, Bradler S, Maxwell T, others. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature.* 2003; 421(6920):264–7.
- ▶ Williamson KE, Wommack KE, Radosevich M. Sampling natural viral communities from soil for culture-independent analyses. *Applied and Environmental Microbiology.* 2003;69(11):6628–33.
- ▶ Williams TN, Mwangi TW, Wambua S, Peto TEA, Weatherall DJ, Gupta S, et al. Negative epistasis between the malaria-protective effects of [alpha]+-thalassemia and the sickle cell trait. *Nat Genet.* 2005;37(11):1253–7.
- ▶ Winther RG. Systemic Darwinism. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2008;105(33): 11833–8.
- ▶ Witzany G. Serial Endosymbiotic Theory (set): the biosemiotic update. *Acta biot-heoretica.* 2006; 54(2):103–17.
- ▶ Woese C. The universal ancestor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998;95:6854–9.
- ▶ Wolpoff B, Arbur A. A New View Of the Birth of Homo sapiens. *Science.* 2011;331 (6016):392–4.

- ▶ Wong AHC, Gottesman II, Petronis A. Phenotypic differences in genetically identical organisms: the epigenetic perspective. *Hum. Mol. Genet.* 2005;14 N° Esp(1):R11–8.
- ▶ Won H, Renner SS. Horizontal gene transfer from flowering plants to Gnetum. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2003;100(19):10824–9.
- ▶ Wuensche A. Basins of Attraction in Network Dynamics: a Conceptual Framework for Biomolecular Networks. En *Modularity in Development and Evolution*. Schlosser G, Wagne GP, coord. Londres: The University of Chicago Press, 288-311; 2002.
- ▶ Wu P, Hou L, Plikus M, Hughes M, Scehnet J, Suksaweang S, et al. Evo-Devo of amniote integuments and appendages. *The International journal of developmental biology.* 2004;48(2-3):249–70.
- ▶ Xing J, Zhang Y, Han K, Salem AH, Sen SK, Huff CD, et al. Mobile elements create structural variation: analysis of a complete human genome. *Genome research.* 2009;19(9):1516–26.
- ▶ Xiong J, Bauer CE. Complex evolution of photosynthesis. *Annual review of plant biology.* 2002;53: 503–21.
- ▶ Xu J, Gordon JI. Inaugural Article: Honor thy symbionts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2003;100(18):10452–9.
- ▶ Yau S, Lauro FM, DeMaere MZ, Brown M V, Thomas T, Raftery MJ, et al. Virop-hage control of antarctic algal host-virus dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2011;108(15):6163–8.
- ▶ Zeh DW, Zeh J a, Ishida Y. Transposable elements and an epigenetic basis for punctuated equilibria. *BioEssays.* 2009;31(7):715–26.
- ▶ Zeigler BP, Praehofer H, Kim TG. *Theory of modeling and simulation: integrating discrete event and continuous complex dynamic systems.* 2ª ed. San Diego: Academic Press; 2000 (1ª ed. 1976).
- ▶ Zeilfelder U, Frank O, Sparacio S, Schön U, Bosch V, Seifarth W, et al. The potential of retroviral vectors to cotransfer human endogenous retroviruses (HERVs) from human packaging cell lines. *Gene.* 2007;390(1-2):175–9.
- ▶ Zemojtel, T., & Vingron, M. (2012). P53 binding sites in transposons. *Frontiers in genetics*, 3, 40.
- ▶ Zhang H, Lee JY. Biased alternative polyadenylation in human tissues. *Genome biology.* 2005; 6(12):R100.

- ▶ Zhang L, Hou D, Chen X, Li D, Zhu L, Zhang Y, et al. Exogenous plant MIR168a specifically targets mammalian LDLRAP1: evidence of cross-kingdom regulation by microRNA. *Cell research*. 2012;22(1):107–26.
- ▶ Zhang Z, Gerstein M. Large-scale analysis of pseudogenes in the human genome. *Curr. Opin. Genet. Dev.*. 2004;14(4):328–35.
- ▶ Zhang Z, Saier MH. A mechanism of transposon-mediated directed mutation. *Molecular microbiology*. 2009;74(1):29–43.
- ▶ Zhu Q, Halfon MS. Complex organizational structure of the genome revealed by genome-wide analysis of single and alternative promoters in *Drosophila melanogaster*. *BMC genomics*. 2009; 10(1):9.

GLOSARIO DE ACRÓNIMOS

- ▶ **AP:** Poliadenilación alternativa (*alternative polyadenylation*).
- ▶ **AS:** Splicing alternativo (*alternative splicing*).
- ▶ **BES:** Biología evolutiva de sistemas.
- ▶ **DCBM:** Dogma central de la biología molecular.
- ▶ **DNA:** Ácido desoxirribonucleico, ADN (*desoxiribonucleic acid*).
- ▶ **ERV:** Retrovirus endógenos (*endogenous retroviruses*).
- ▶ **GRN:** Red de regulación genética (*genetic regulation network*).
- ▶ **HGT:** Transferencia horizontal genética (*horizontal genetic transfer*).
- ▶ **HTT:** Transferencia horizontal de transposones (*horizontal transposon transfer*).
- ▶ **HW:** Equilibrio Hardy-Weinberg.
- ▶ **LINE:** Elementos nucleares dispersos largos (*long interspersed nuclear elements*). Tipo de TE.
- ▶ **LTR:** Repetición terminal larga (*long-terminal repeat*). Característica de retrovirus y TE afines.
- ▶ **ncRNA:** RNA no codificante (*no-coding RNA*). Incluye miRNA (*micro RNA*), siRNA (*small interference RNA*), etc.
- ▶ **RNA:** Ácido ribonucleico, ARN (*ribonucleic acid*). Incluye mRNA (mensajero), tRNA (transferente), rRNA (ribosómico), etc.
- ▶ **RNAi:** mecanismo de interferencia de RNA (*RNA interference*).

- ▶ **SF:** (Redes) libres de escala (*scale free*).
- ▶ **SINE:** Elementos nucleares dispersos cortos (*short interspersed nuclear elements*).
Tipo de TE.
- ▶ **SW:** (Redes) mundo pequeño (*small world*).
- ▶ **TE:** Elementos móviles o transponibles, transposones (*transposable elements*).
- ▶ **TISC:** Teoría de integración por sistemas complejos.

