

EVOLUCION BIOLOGICA

https://es.wikipedia.org/wiki/Evoluci%C3%B3n_biol%C3%B3gica

La **evolución biológica** es el conjunto de cambios en caracteres [fenotípicos](#) y [genéticos](#) de [poblaciones biológicas](#) a través de [generaciones](#).¹ Dicho proceso ha originado la diversidad de formas de vida que existen sobre la [Tierra](#) a partir de un [antepasado común](#).^{2 3} Los procesos evolutivos han producido la [biodiversidad](#) en cada nivel de la [organización biológica](#), incluyendo los de [especie](#), [población](#), [organismos](#) individuales y molecular ([evolución molecular](#)),⁴ moldeados por formaciones repetidas de nuevas especies ([especiación](#)), cambios dentro de las especies ([anagenesis](#)) y desaparición de especies ([extinción](#)).⁵ Los rasgos morfológicos y bioquímicos son más similares entre las especies que comparten un ancestro común más reciente y pueden usarse para reconstruir [árboles filogenéticos](#).⁶ El [registro fósil](#) muestra rápidos momentos de especiación intercalados con periodos relativamente largos de estasis mostrando pocos cambios evolutivos durante la mayor parte de su [historia geológica](#) ([equilibrio puntuado](#)).⁷ Toda la vida en la [Tierra](#) procede de un [último antepasado común universal](#) que existió hace aproximadamente 4350 millones de años.⁸⁹¹⁰

La palabra "evolución" se utiliza para describir los cambios y fue aplicada por primera vez en el [siglo xviii](#) por un biólogo suizo, [Charles Bonnet](#), en su obra *Consideration sur les corps organisés*.¹¹¹² No obstante, el concepto de que la vida en la Tierra evolucionó a partir de un ancestro común ya había sido formulado por varios filósofos griegos,¹³ y la [hipótesis](#) de que las [especies](#) se transforman continuamente fue postulada por numerosos científicos de los siglos XVIII y XIX, a los cuales [Charles Darwin](#) citó en el primer capítulo de su libro *El origen de las especies*.¹⁴ Algunos [filósofos griegos antiguos](#) contemplaron la posibilidad de cambios en los organismos a través del tiempo.

Los naturalistas Charles Darwin y [Alfred Russel Wallace](#) propusieron de forma independiente en 1858 que la [selección natural](#) era el mecanismo básico responsable del origen de nuevas variantes [genotípicas](#) y en última instancia, de nuevas especies.¹⁵¹⁶ Sin embargo, fue el propio Darwin en *El origen de las especies*,¹⁷ quien sintetizó un cuerpo coherente de observaciones y profundizó el mecanismo de cambio llamado [selección natural](#), lo que consolidó el concepto de la evolución biológica hasta convertirlo en una verdadera teoría científica.³ Anteriormente, el concepto de selección natural ya había sido aportado en el [siglo ix](#) por [Al-Jahiz](#) (776-868), en su *Libro de los animales*, con postulados claves sobre la lucha por la supervivencia de las especies, y la herencia de características exitosas mediante reproducción.¹⁸¹⁹

Desde la década de [1940](#) la teoría de la evolución combina las propuestas de Darwin y Wallace con las [leyes de Mendel](#) y otros avances posteriores en la [genética](#); por eso se la denomina [síntesis moderna](#) o «teoría sintética».³ Según esta teoría, la evolución se define como un cambio en la [frecuencia de los alelos](#) de una población a lo largo de las generaciones. Este cambio puede ser causado por diferentes mecanismos, tales como la [selección natural](#), la [deriva genética](#), la [mutación](#) y la migración o [flujo genético](#). La teoría sintética recibe en la actualidad una aceptación general de la comunidad científica, aunque también algunas críticas como el hecho de no incorporar el papel que tiene la [construcción de nicho](#) y la [herencia extragenética](#). Los avances de otras disciplinas relacionadas, como la [biología molecular](#), la [genética del desarrollo](#) o la [paleontología](#) han enriquecido la teoría sintética desde su formulación, en torno a 1940.²⁰

En el [siglo XIX](#), la idea de que la vida había evolucionado fue un tema de intenso debate académico centrado en las implicaciones [filosóficas](#), [sociales](#) y [religiosas](#) de la evolución. La evolución como propiedad inherente a los [seres vivos no es materia de debate](#) en la [comunidad científica](#) dedicada a su estudio;³ sin embargo, los mecanismos que explican la transformación y diversificación de las especies se hallan bajo intensa y continua investigación científica, surgiendo nuevas hipótesis sobre los mecanismos del cambio evolutivo basadas en datos empíricos tomados de organismos vivos.²¹²²

Los [biólogos evolutivos](#) han continuado estudiando varios aspectos de la evolución mediante la formulación de hipótesis, así como la construcción de teorías basadas en evidencia de campo o laboratorio y en datos generados por los métodos de la [biología matemática](#) y [teórica](#). Sus descubrimientos han influido no solo en el desarrollo de la biología, sino en muchos otros campos científicos e industriales, incluidos la [agricultura](#), la [medicina](#) y la [informática](#).²³²⁴

La evolución como un hecho probado

La evolución es tanto un "hecho" (una observación, medición u otra forma de evidencia) como una "[teoría](#)" (una explicación completa de algún aspecto de la naturaleza que está respaldada por una gran cantidad de evidencia). La *National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine* afirma que la teoría de la evolución es "una explicación científica que ha sido probada y confirmada tantas veces que ya no existe una razón de peso para seguir probándola o buscando ejemplos adicionales".²⁵

Evidencia del proceso evolutivo

La evidencia del proceso evolutivo surge del conjunto de pruebas que los científicos han reunido para demostrar que la evolución es un proceso característico de la [materia viva](#) y que todos los organismos que viven en la [Tierra](#) descienden de un [último antepasado común universal](#).²⁶ Las especies actuales son un estado en el proceso evolutivo y su riqueza relativa y niveles de [complejidad biológica](#) son el producto de una larga serie de eventos de [especiación](#) y de [extinción](#).²⁷

La existencia de un ancestro común puede deducirse a partir de unas características simples de los organismos. Primero, existe evidencia proveniente de la [biogeografía](#): tanto Charles Darwin como Alfred Russell Wallace se percataron de que la distribución geográfica de especies diferentes depende de la distancia y el aislamiento de las áreas que ocupan, y no de condiciones ecológicas y climatológicas similares, como sería de esperar si las especies hubieran aparecido al mismo tiempo ya adaptadas a su medio ambiente. Posteriormente, el descubrimiento de la [tectónica de placas](#) fue muy importante para la teoría de la evolución, al proporcionar una explicación para las similitudes entre muchos grupos de especies en continentes que se encontraban unidos en el pasado.²⁸ Segundo, la diversidad de la vida sobre la Tierra no se resuelve en un conjunto de organismos completamente únicos, sino que los mismos comparten una gran cantidad de similitudes morfológicas. Así, cuando se comparan los [órganos](#) de los distintos seres vivos, se encuentran semejanzas en su constitución que señalan el parentesco que existe entre [especies](#) diferentes. Estas semejanzas y su origen permiten clasificar a los órganos en [homólogos](#), si tienen un mismo origen [embrionario](#) y evolutivo, y [análogos](#), si tienen diferente origen embrionario y evolutivo, pero la misma función. Los [estudios anatómicos](#) han encontrado homología en muchas estructuras superficialmente tan diferentes como las espinas de los cactus y las trampas de varias [plantas insectívoras](#) que indican que son simplemente [hojas](#) que han experimentado modificaciones adaptativas.²⁹ Los procesos evolutivos explican asimismo la presencia de [órganos vestigiales](#), que están

reducidos y no tienen función aparente, pero que muestran claramente que derivan de órganos funcionales presentes en otras especies, tales como los huesos rudimentarios de las patas posteriores presentes en algunas [serpientes](#).³

La [embriología](#), a través de los estudios comparativos de las etapas embrionarias de distintas clases de [animales](#), ofrece otro conjunto de indicios del proceso evolutivo. Se ha encontrado que en estas primeras etapas del [desarrollo](#), muchos organismos muestran características comunes que sugieren la existencia de un patrón de desarrollo compartido entre ellas, lo que, a su vez, sugiere la existencia de un antepasado común. El hecho de que los embriones tempranos de vertebrados como los [mamíferos](#) y aves posean [hendiduras branquiales](#), que luego desaparecen conforme avanza el desarrollo, puede explicarse si se hallan emparentados con los [peces](#).³⁰

Otro grupo de pistas proviene del campo de la [sistemática](#). Los organismos pueden ser clasificados usando las similitudes mencionadas en grupos anidados jerárquicamente, muy similares a un [árbol genealógico](#).³¹¹⁷ Si bien las investigaciones modernas sugieren que, debido a la [transferencia horizontal de genes](#), este árbol de la vida puede ser más complicado que lo que se pensaba, ya que muchos genes se han distribuido independientemente entre especies distantemente relacionadas.³²³³

Las especies que han vivido en épocas remotas han dejado registros de su historia evolutiva. Los [fósiles](#), conjuntamente con la anatomía comparada de los organismos actuales, constituyen la evidencia [paleontológica](#) del proceso evolutivo. Mediante la comparación de las anatomías de las especies modernas con las ya extintas, los paleontólogos pueden inferir los linajes a los que unas y otras pertenecen. Sin embargo, la investigación paleontológica para buscar conexiones evolutivas tiene ciertas limitaciones. De hecho, es útil solo en aquellos organismos que presentan partes del cuerpo duras, tales como [caparazones](#), [dientes](#) o [huesos](#). Más aún, ciertos otros organismos, como los [procariotas](#) —las [bacterias](#) y [arqueas](#)— presentan una cantidad limitada de características comunes, por lo que sus fósiles no proveen información sobre sus ancestros.³⁴

Un método más reciente para probar el proceso evolutivo es el estudio de las similitudes bioquímicas entre los organismos. Por ejemplo, todas las [células](#) utilizan el mismo conjunto básico de [nucleótidos](#) y [aminoácidos](#).³⁵ El desarrollo de la [genética molecular](#) ha revelado que el registro evolutivo reside en el [genoma](#) de cada organismo y que es posible datar el momento de la divergencia de las especies a través del [reloj molecular](#) basado en las [mutaciones](#) acumuladas en el proceso de [evolución molecular](#).³⁶ Por ejemplo, la comparación entre las secuencias del [ADN](#) del humano y del [chimpancé](#) ha confirmado la estrecha similitud entre las dos especies y ha ayudado a elucidar cuándo existió el ancestro común de ambas.³⁷

El origen de la vida[\[editar\]](#)

Artículo principal: [Abiogénesis](#)

El [origen de la vida](#), aunque atañe al estudio de los seres vivos, es un tema que no es abordado por la teoría de la evolución; pues esta última solo se ocupa del cambio en los seres vivos, y no del origen, cambios e interacciones de las moléculas orgánicas de las que estos proceden.³⁸

No se sabe mucho sobre las etapas más tempranas y previas al desarrollo de la vida, y los intentos realizados para tratar de desvelar la historia más temprana del origen de la vida generalmente se enfocan en el comportamiento de las [macromoléculas](#), debido a que

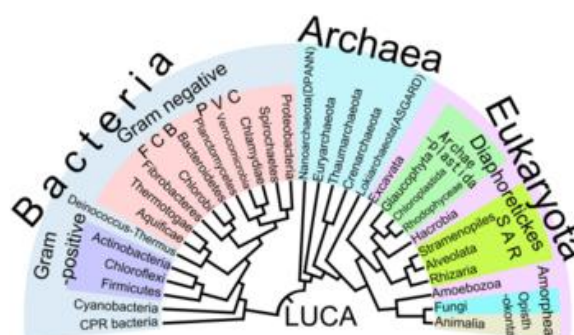
el [consenso científico](#) actual es que la compleja bioquímica que constituye la vida provino de reacciones químicas simples, si bien persisten las controversias acerca de cómo ocurrieron las mismas.³⁹ Sin embargo, los científicos están de acuerdo en que todos los organismos existentes comparten ciertas características —incluyendo la presencia de [estructura celular](#) y de [código genético](#)— que estarían relacionadas con el origen de la vida.⁴⁰

Tampoco está claro cuáles fueron los primeros desarrollos de la vida ([protobiontes](#)), la estructura de los primeros seres vivos o la identidad y la naturaleza del [último antepasado común universal](#).^{41,42} Las [bacterias](#) y [arqueas](#), los primeros organismos que dejaron una huella en el registro fósil, son demasiado complejas para haber surgido directamente de los materiales no vivos.⁴³ La falta de indicios geoquímicos o fósiles de organismos anteriores ha dejado un amplio campo libre para las hipótesis. Aunque no hay consenso científico sobre cómo comenzó la vida, se acepta la existencia del último antepasado común universal porque sería prácticamente imposible que dos o más linajes separados pudieran haber desarrollado de manera independiente los muchos complejos mecanismos bioquímicos comunes a todos los organismos vivos.^{35,44}

Se ha propuesto que el inicio de la vida pueden haber sido moléculas autorreplicantes como el [ARN](#),⁴⁵ o ensamblajes de células simples denominadas nanocélulas.⁴⁶ Los científicos han sugerido que la vida surgió en [respiraderos hidrotermales](#) en las profundidades del [mar](#), [géiseres](#) o [fumarolas](#) durante el [Hádico](#). Una hipótesis alternativa es la del comienzo de la vida en otras partes del Universo, desde donde habría llegado a la Tierra en cometas o meteoritos, en el proceso denominado [panspermia](#).⁴⁷

La evolución de la vida en la Tierra

[Árbol filogenético](#) mostrando la divergencia de las especies modernas de su ancestro común en el centro. Los tres [dominios](#) están coloreados de la siguiente forma; las bacterias en azul, las [arqueas](#) en celeste y los [eucariotas](#) de color verde.



Artículo principal: [Historia de la vida](#)

Detallados estudios químicos basados en [isótopos](#) de [carbono](#) de rocas del [eón Arcaico](#) sugieren que las primeras formas de vida emergieron en la Tierra probablemente hace más de 4350 millones de años, al final del eón [Hádico](#), y hay claros indicios [geoquímicos](#) —tales como la presencia en rocas antiguas de isótopos de azufre producidos por la reducción microbiana de sulfatos— que indican su presencia en la era [Paleoarcaica](#), hace tres mil cuatrocientos setenta millones de años.⁴⁸ Los [estromatolitos](#) —capas de roca producidas por comunidades de microorganismos— más antiguos se reconocen en estratos de 3700 millones de años,⁴⁹ mientras que los microfósiles filiformes más antiguos se encuentran en rocas sedimentarias de respiraderos hidrotermales de entre 3770-4280 millones de años hallados en [Canadá](#).⁵⁰

Asimismo, los fósiles moleculares derivados de los [lípidos](#) de la [membrana plasmática](#) y del resto de la [célula](#) —denominados «biomarcadores»— confirman que ciertos organismos similares a cianobacterias habitaron los océanos arcaicos hace más de 2700 millones de años. Estos microbios [fotoautótrofos](#) liberaban [oxígeno](#), que comenzó a acumularse en la [atmósfera](#) hace aproximadamente 2200 millones de años y transformó definitivamente la composición de esta.^{51,52} La aparición de una atmósfera rica

en [oxígeno](#) tras el surgimiento de organismos [fotosintéticos](#) puede también rastrearse por los depósitos laminares de [hierro](#) y las bandas rojas de los [óxidos de hierro](#) posteriores. La abundancia de oxígeno posibilitó el desarrollo de la [respiración celular aeróbica](#), que emergió hace aproximadamente 2000 millones de años.⁵³

Desde la formación de estas primeras formas de vida compleja, los [procariotas](#), hace 4250 millones de años,⁵⁴⁵⁵ pasaron miles de millones de años sin ningún cambio significativo en la morfología u organización celular en estos organismos,⁵⁶ hasta que surgieron los [eucariotas](#) a partir de la integración de una arquea del clado [Asgard](#) y una [alfaproteobacteria](#) formando una asociación cooperativa denominada [endosimbiosis](#).⁵⁷⁵⁸ Los eucariotas cladísticamente se consideran un clado más dentro de las arqueas.⁵⁹ Las bacterias incorporadas a las células hospedantes arqueanas, iniciaron un proceso de [coevolución](#), por el cual las bacterias originaron las [mitocondrias](#) o [hidrogenosomas](#) en los eucariotas.⁶⁰ También se postula que un [virus gigante](#) de [ADN](#) similar a los [poxvirus](#) originó el [núcleo](#) de las células eucariotas al haberse incorporado el virus dentro de la célula donde en lugar de replicarse y destruir la célula huésped, permanecería dentro de la célula originando posteriormente el núcleo y dando lugar a otras innovaciones genómicas. Esta teoría es conocida como la "[eucariogénesis viral](#)".⁶¹⁶² La evidencia tanto molecular como paleontológica indica que las primeras células eucarióticas surgieron hace unos 2500 millones.⁶³

Un segundo evento independiente de endosimbiosis se dio hace 2100-1900 millones de años⁶³ que llevó a la formación de los [cloroplastos](#) a partir de una [cianobacteria](#) y un [protozoo](#) los cuales darían origen a las [algas rojas](#) y [algas verdes](#), posteriormente de algas verdes que lograron salir del medio acuático evolucionaron las [plantas](#) durante el [Cámbrico](#). Por otra parte, las otras [algas](#) como las [diatomeas](#) o las [algas pardas](#) obtuvieron sus cloroplastos por endosimbiosis secundarias entre protozoos con algas rojas o verdes, pero evolutivamente no están emparentadas con las algas rojas o verdes.⁶⁴⁶⁵

La vida pluricelular surgió de la unión colonial de microorganismos al lograr formar [órganos](#), [tejidos](#) y [cuerpo fructíferos](#). De acuerdo con análisis moleculares y estructurales, los animales se originaron de una unión colonial de [protozoos](#) similares a los [coanoflegelados](#) formando coronas de [microvellosidades](#) y con una tendencia a la especialización celular, los coanoflagelados son protozoos similares a los [espermatozoides](#) animales y a las células de tipo [coanocito](#) que presentan algunos animales que genéticamente son los protistas más cercanos a los animales. Los hongos evolucionaron de protozoos parasitarios [ameboides](#) que por causa de su [parasitismo](#) perdieron la [fagocitosis](#), reemplazandola por la [osmosis](#) y que tuvieron la tendencia a formar colonias filamentosas. Los hongos y los animales son los reinos de la naturaleza genéticamente más cercanos entre sí y se los agrupa en el clado [Opisthokonta](#) junto con los protozoos más cercanos a ellos. Además sus células son uniflageladas y opistocontas similar a los espermatozoides. Aunque los hongos más evolucionados como las [setas](#) o los [mohos](#) carecen de flagelos en sus células, este se conserva en los hongos más primitivos como los [quitridios](#) o los [microsporidios](#), por lo que los hongos evolucionaron de ancestros similares a los de los animales.⁶⁶⁶⁷⁶⁸ Los [mohos mucilaginosos](#) podrían ser un mejor modelo de como se puede transitar de la vida unicelular a la pluricelular, ya que ciertas [amebas plasmodiales](#) pueden agruparse entre sí en colonias y forman un [cuerpo fructífero](#) capaz de deslizarse por el suelo. Por otro lado, las [mixobacterias](#) cuando se agrupan entre sí en colonias pueden formar pequeños cuerpos fructíferos como las amebas, por tanto esto demuestra que la pluricelularidad no solo se puede ganar en los eucariotas, sino también en los procariotas.

Los fósiles más antiguos que se considerarían eucariotas corresponden a la [biota francevillense](#) de 2100 millones de años que probablemente fueron [mohos mucilaginosos](#) que representarían los primeros indicios de vida pluricelular. Los organismos midieron alrededor de 12 cm y consistían en discos planos con una morfología característica e incluía individuos circulares y alargados. En ciertos aspectos son parecidos a algunos organismos de la [Biota Ediacara](#). Además según los estudios científicos podían tener un estado de vida pluricelular y uno unicelular, ya que se desarrollarían de agregados celulares capaces de formar [cuerpos fructíferos plasmodiales](#).⁶⁹⁷⁰⁵²⁷¹⁷²

La historia de la vida sobre la [Tierra](#) fue la de los eucariotas unicelulares, bacterias y arqueas hasta hace aproximadamente 580 millones de años, momento en el que los primeros organismos multicelulares aparecieron en los océanos en el período denominado [Ediacárico](#). Estos organismos son conocidos como la [Biota del periodo Ediacárico](#).⁵⁴⁷³⁷⁴

Es posible que algunos organismos ediacáricos estuvieran estrechamente relacionados con grupos que predominaron más adelante, como los [poríferos](#) o los [cnidarios](#).⁷⁵ No obstante, debido a la dificultad a la hora de deducir las relaciones evolutivas en estos organismos, algunos [paleontólogos](#) han sugerido que la [biota de Ediacara](#) representa una rama completamente [extinta](#), un «experimento fallido» de la vida multicelular, y que la vida multicelular posterior volvió a evolucionar más tarde a partir de organismos unicelulares no relacionados.⁷⁴ En cualquier caso, la evolución de los organismos pluricelulares ocurrió en múltiples eventos independientes, en organismos tan diversos como las [esponjas](#), [algas pardas](#), [cianobacterias](#), [hongos mucosos](#) y [mixobacterias](#).⁷⁶

Poco después de la aparición de los primeros organismos multicelulares, una gran diversidad de formas de vida apareció en un período de diez millones de años, en un evento denominado [explosión cámbrica](#), un lapso breve en términos geológicos, pero que implicó una diversificación animal sin paralelo documentada en los fósiles encontrados en los sedimentos de [Burgess Shale](#), [Canadá](#). Durante este período, la mayoría de los [filos animales](#) actuales aparecieron en los registros fósiles, como así también una gran cantidad de linajes únicos que posteriormente se extinguieron. La mayoría de los [planes corporales](#) de los animales modernos se originaron durante este período.⁷⁷

Entre los posibles desencadenantes de la [explosión cámbrica](#) se incluye la acumulación de oxígeno en la atmósfera debido a la [fotosíntesis](#).⁷⁸⁷⁹

Aproximadamente hace 500 millones de años, las plantas y los [hongos](#) colonizaron la tierra y les siguieron rápidamente los [artrópodos](#) y otros animales.⁸⁰

Los [anfibios](#) aparecieron en la [historia de la Tierra](#) hace alrededor de 300 millones de años, seguidos por los primeros [amniotas](#), y luego por los [mamíferos](#), hace unos 200 millones de años, y las [aves](#), hace 150 millones de años. Sin embargo, los organismos microscópicos, similares a aquellos que evolucionaron tempranamente, continúan siendo la forma de vida predominante en la Tierra, ya que la mayor parte de las especies y la [biomasa](#) terrestre está constituida por procariotas.⁸¹

Historia del pensamiento evolucionista

Artículo principal: [Historia del pensamiento evolucionista](#)

[Aristóteles](#), clasificó a los animales de acuerdo con una "[escala natural](#)".

Varios filósofos griegos de la antigüedad contemplaron la posibilidad de cambios en los organismos vivos a través del tiempo. [Anaximandro](#) (ca. 610-546 a. C.) sugirió que los

primeros animales vivían en el agua y que dieron origen a los animales terrestres.⁸³ [Empédocles](#) (ca. 490-430 a. C.) escribió que los primeros seres vivos provenían de la tierra y las especies surgieron mediante procesos naturales sin un organizador o una causa final.⁸⁴ Tales propuestas sobrevivieron hasta la [época romana](#). El poeta y filósofo [Lucrecio](#), siguió a Empédocles en su obra maestra [De rerum natura](#) (*Sobre la naturaleza de las cosas*) donde el universo funciona a través de mecanismos naturalistas, sin ninguna intervención [sobrenatural](#).⁸⁵⁸⁶⁸⁷⁸⁸ Si la visión [mecanicista](#) se encuentra en estos filósofos, la [teleológica](#) ocurre en [Heráclito](#), quien concibe el proceso como un desarrollo racional, de acuerdo con el [Logos](#). El desarrollo, así como el proceso de convertirse, en general, fue negado por los [filósofos eleáticos](#).⁸⁹

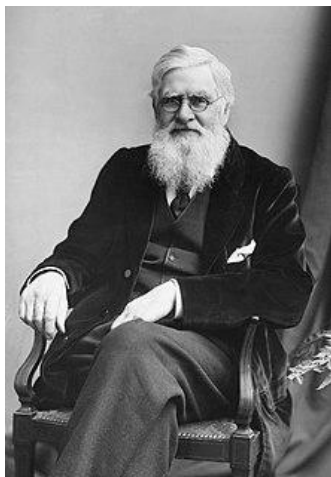


Las obras de [Aristóteles](#) (384-322 a. C.), el primer naturalista cuyo trabajo se ha conservado con detalle, contienen observaciones e interpretaciones muy sagaces, si bien mezcladas con mitos y errores diversos que reflejan el estado del conocimiento en su época;⁹⁰ es notable su esfuerzo en exponer las relaciones existentes entre los seres vivos como una [scala naturae](#) —tal como se describe en [Historia animalium](#)— en la que los organismos se clasifican de acuerdo con una estructura jerárquica, «escalera de la vida» o «cadena del Ser», ordenados según la complejidad de sus estructuras y funciones, con los organismos que muestran una mayor vitalidad y capacidad de movimiento descritos como «organismos superiores».⁹¹⁹² En contraste con estos puntos de vista [materialistas](#), el [aristotelismo](#) consideraba todas las cosas naturales como actualizaciones de posibilidades naturales fijas, conocidas como [formas](#).⁹³ Esto era parte de una comprensión [teleológica](#) de la naturaleza en la que todas las cosas tienen un papel destinado a jugar en un orden cósmico divino. Toda la transición de potencialidad a actualidad (*dedynamis* a *entelecheia*) no es más que una transición de lo inferior a lo superior, a lo perfecto, a lo Divino. Aristóteles criticó la teoría evolutiva materialista de Empédocles, en la que accidentes azarosos pudieran conducir a resultados ordenados,⁹⁴ sin embargo, no argumenta que las especies no puedan cambiar o extinguirse⁹⁵ y aceptó que nuevos tipos de animales pueden ocurrir en casos muy raros.⁹⁶⁹⁷

Los [estoicos](#) siguieron a Heráclito y Aristóteles en las líneas principales de su física. Con ellos, todo el proceso se lleva a cabo de acuerdo a los fines de la Divinidad.⁸⁹ Las variaciones de esta idea se convirtieron en la comprensión estándar de la [Edad Media](#) y se integraron al [cristianismo](#).⁹⁸ [San Agustín](#) toma una visión evolutiva como base para su [filosofía de la historia](#).⁹⁹ [Erigena](#) y algunos de sus seguidores parecen enseñar una especie de evolución.⁸⁹ [Tomás de Aquino](#) no detectó ningún conflicto en un universo divinamente creado y desarrollado con el tiempo a través de mecanismos naturales, argumentando que la autonomía de la naturaleza era signo de Dios ([Quinta vía](#)).¹⁰⁰

Algunos [antiguos pensadores chinos](#) expresaron igualmente la idea de que las especies biológicas cambian. [Zhuangzi](#), un filósofo taoísta que vivió alrededor del [siglo IV a. C.](#), mencionó que las formas de vida tienen una habilidad innata o el poder (*hua* 化) para transformarse y adaptarse a su entorno.¹⁰¹

Según [Joseph Needham](#), el [taoísmo](#) niega explícitamente la inmutabilidad de las especies biológicas y los filósofos taoístas especularon que las mismas desarrollaron diferentes atributos en respuesta a distintos entornos. De hecho, el taoísmo se refiere a los seres humanos, la naturaleza y el cielo como existentes en un estado de «constante transformación», en contraste con la visión más estática de la naturaleza típica del pensamiento occidental.¹⁰²



[Alfred Russel Wallace](#) en 1895



Retrato de [Jean-Baptiste Lamarck](#)

Si bien la idea de la evolución biológica ha existido desde épocas remotas y en diferentes culturas —por ejemplo, en la sociedad musulmana la esbozaron en el siglo IX [Al-Jahiz](#) y en el siglo XIII [Nasir al-Din al-Tusi](#) respectivamente—,¹⁰³ la teoría moderna no se estableció hasta llegados los siglos XVIII y XIX, con la contribución de científicos como [Christian Pander](#), [Jean-Baptiste Lamarck](#) y [Charles Darwin](#).¹⁰⁴

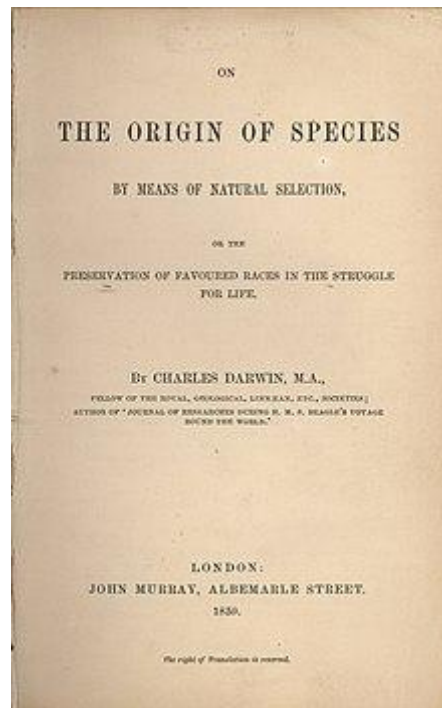
En el siglo XVII, el nuevo método de la ciencia moderna rechazó el enfoque aristotélico, la idea de las causas finales. Buscó explicaciones de los fenómenos naturales en términos de leyes físicas que eran las mismas para todas las cosas visibles y que no requerían la existencia de ninguna categoría natural fija u orden divino cósmico. En biología, sin embargo, persistió durante más tiempo la teleología, es decir, la visión según la cual existen fines en la naturaleza. Este nuevo enfoque tardó en arraigarse en las ciencias biológicas, el último bastión del concepto de tipos naturales fijos.¹⁰⁵ [John Ray](#) aplicó uno de los términos anteriormente más generales para los tipos naturales fijos, "[especies](#)", a los tipos de plantas y animales, pero identificó estrictamente cada tipo de ser vivo como especie y propuso que cada especie pudiera definirse por las características que perpetuaban ellos mismos generación tras generación.¹⁰⁶ La clasificación biológica introducida por [Carlos Linneo](#) en 1735 reconoció explícitamente la naturaleza jerárquica de las relaciones entre especies, pero aún consideraba a las especies como fijas según un plan divino.¹⁰⁷

En el siglo XVIII, la oposición entre [fijismo](#) y transformismo fue ambigua. Algunos autores, por ejemplo, admitieron la transformación de las especies a nivel de [géneros](#), pero negaban la posibilidad de que cambiaran de un género a otro. Otros naturalistas hablaban de «progresión» en la naturaleza orgánica, pero es muy difícil determinar si con ello hacían referencia a una transformación real de las especies o se trataba, simplemente, de una modulación de la clásica idea de la [scala naturae](#).¹⁰⁸ Entre los [filósofos alemanes](#), [Herder](#) estableció la doctrina de un desarrollo continuo en la unidad de la naturaleza, de lo inorgánico a lo orgánico, de la piedra a la planta, de la planta al animal y del animal al hombre. [Kant](#) también se menciona a menudo como uno de los primeros maestros de la [teoría moderna de la descendencia](#).⁸⁹

[Georges-Louis Leclerc de Buffon](#) (1707-1788) sugirió que las especies podrían degenerar en diferentes organismos, y [Erasmus Darwin](#) (1731-1802) propuso que todos los animales de sangre caliente podrían haber descendido de un solo microorganismo (o "filamento").¹⁰⁹

ha [Jean-Baptiste Lamarck](#) (1744-1829) formuló la [primera teoría de la evolución](#) o "[transmutación](#)"¹¹⁰ y propuso que los organismos, es toda su variedad, habían evolucionado desde formas simples creadas por Dios¹⁰⁵ y postuló que los responsables de esa evolución habían sido los propios organismos por su capacidad de adaptarse al ambiente: los cambios en ese ambiente generaban nuevas necesidades en los organismos y esas nuevas necesidades conllevarían una modificación de los mismos que sería heredable. Se apoyó para la formulación de su teoría en la existencia de restos de formas intermedias extintas.¹³ Con esta teoría Lamarck se enfrentó a la creencia general por la que todas las especies habían sido creadas y permanecían inmutables desde su creación y también se opuso al influyente [Georges Cuvier](#) (1769-1832) que justificaba la desaparición de las especies no porque fueran formas intermedias entre las primigenias y las actuales, sino porque se trataba de formas de vida diferentes, extinguidas en los diferentes cataclismos geológicos sufridos por la Tierra.¹¹¹¹¹² Mientras tanto, las ideas de John Ray y de [diseño benevolente](#) habían sido desarrolladas por [William Paley](#) en la [Teología Natural](#) (1802), que propuso adaptaciones complejas como evidencia del diseño divino y quien fue admirado por Charles Darwin.¹¹³¹¹⁴

No fue sino hasta la publicación de [El origen de las especies](#) de Charles Darwin cuando el hecho de la evolución comenzó a ser ampliamente aceptado. Una carta de [Alfred Russel Wallace](#), en la cual revelaba su propio descubrimiento de la selección natural, impulsó a Darwin a publicar su trabajo en evolución. Por lo tanto, a veces se les concede a ambos el crédito por la teoría de la evolución, llamándola también *teoría de Darwin-Wallace*.⁹²



Portada de [El origen de las especies](#)

Un debate particularmente interesante en el campo evolutivo fue el que sostuvieron los naturalistas franceses [Georges Cuvier](#) y [Étienne Geoffroy Saint-Hilaire](#) en el año 1830. Ambos discrepaban en los criterios fundamentales para describir las relaciones entre los seres vivos; mientras Cuvier se basaba en [características anatómicas funcionales](#), Geoffroy daba más importancia a la [morfología](#). La distinción entre función y forma trajo consigo el desarrollo de dos campos de investigación, conocidos respectivamente como anatomía funcional y anatomía trascendental. Gracias al trabajo del anatomista británico [Richard Owen](#), los dos puntos de vista empezaron a reconciliarse, proceso completado en la teoría de la evolución de Darwin.¹¹⁵¹¹⁶

A pesar de que la teoría de Darwin sacudió profundamente la opinión científica con respecto al desarrollo de la vida, llegando incluso tener influencias sociales, no pudo explicar la fuente de variación existente entre las especies, y además la propuesta de Darwin de la existencia de un mecanismo [hereditario](#) ([pangénesis](#)) no satisfizo a la mayoría de los biólogos. No fue recién hasta fines del siglo XIX y comienzos del XX, que estos mecanismos pudieron establecerse.¹¹⁷

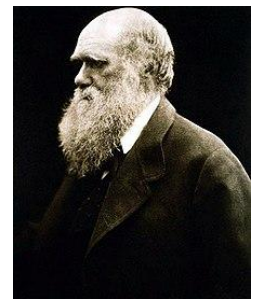
Cuando alrededor del 1900 se «redescubrió» el trabajo que [Gregor Mendel](#) llevó a cabo a fines del siglo XIX sobre la naturaleza de la herencia, se estableció una discusión entre los mendelianos ([Charles Benedict Davenport](#)) y los biométricos ([Walter Frank Raphael Weldon](#) y [Karl Pearson](#)), quienes insistían en que la mayoría de los caminos importantes para la evolución debían mostrar una variación continua que no era explicable a través del análisis mendeliano. Finalmente, los dos modelos fueron conciliados y fusionados, principalmente a través del trabajo del biólogo y estadístico [Ronald Fisher](#).¹¹¹ Este enfoque combinado, que aplica un modelo estadístico riguroso a las teorías de Mendel de la herencia vía [genes](#), se dio a conocer en los años 1930 y 1940 y se conoce como la [teoría sintética de la evolución](#).¹¹⁸

En los años de la década de 1940, siguiendo el [experimento de Griffith](#), [Avery](#), [MacLeod](#) y [McCarty](#) lograron identificar de forma definitiva al [ácido desoxirribonucleico \(ADN\)](#) como el «principio transformador» responsable de la transmisión de la información genética.¹¹⁹ En 1953, [Francis Crick](#) y [James Watson](#) publicaron su famoso trabajo sobre la estructura del ADN, basado en la investigación de [Rosalind Franklin](#) y [Maurice Wilkins](#). Estos avances iniciaron la era de la [biología molecular](#) y condujeron a la interpretación de la evolución como un [proceso molecular](#).

A mediados de la década de 1970, [Motoo Kimura](#) formuló la [teoría neutralista de la evolución molecular](#), estableciendo de manera firme la importancia de la [deriva génica](#) como el principal mecanismo de la evolución. Hasta la fecha continúan los debates en esta área de investigación. Uno de los más importantes es acerca de la teoría del [equilibrio puntuado](#), una teoría propuesta por [Niles Eldredge](#) y [Stephen Jay Gould](#) para explicar la escasez de formas transicionales entre [especies](#).¹²⁰

Darwinismo

Esta etapa del pensamiento evolutivo se inicia con la publicación en agosto de 1858 de un trabajo conjunto de Darwin y Wallace,¹⁵ al que siguió en 1859 el libro de Darwin [El origen de las especies](#), en el que designa el principio de la [selección natural](#) como el principal motor del proceso evolutivo y acepta la tesis lamarckiana de [la herencia de los caracteres adquiridos](#) como una fuente de variabilidad biológica; por este motivo, aunque Wallace rechazaba el lamarckismo, se acepta la denominación de «Lamarck-Darwin-Wallace» para referirse a este estadio.³



Darwin usó la expresión "descendencia con modificación" en lugar de "evolución". En parte influenciado por [Ensayo sobre el principio de la población](#) (1798) de [Thomas Malthus](#), Darwin señaló que el crecimiento de la población conduciría a una "lucha por la existencia" en la que prevalecían variaciones favorables mientras otros perecían.¹²¹ En cada generación, muchos descendientes no logran sobrevivir a una edad de reproducción debido a los recursos limitados. Esto podría explicar la diversidad de plantas y animales de un ancestro común a través del funcionamiento de las leyes naturales de la misma manera para todos los tipos de organismos.¹²²

El origen de las especies contenía «una muy ingeniosa teoría para explicar la aparición y perpetuación de las variedades y de las formas específicas en nuestro planeta» según palabras del [prólogo](#) escrito por [Charles Lyell](#) (1797-1895) y [William Jackson Hooker](#) (1785-1865). De hecho, este trabajo presentó por primera vez la [hipótesis](#) de la selección natural. Esta hipótesis contenía cinco afirmaciones fundamentales:

todos los organismos producen más descendencia de la que el ambiente puede sostener; [Charles Darwin](#), padre de la teoría de la evolución por [selección natural](#). Existe una abundante variabilidad intraespecífica para la mayoría de los caracteres;

1. La competencia por los recursos limitados lleva a la lucha «por la vida» (según Darwin) o «por la existencia» (según Wallace);
2. Se produce descendencia con modificaciones heredables
3. y como resultado, se originan nuevas especies.¹²³

Darwin desarrolló su teoría de la "selección natural" a partir de 1838 y estaba escribiendo su "gran libro" sobre el tema cuando Alfred Russel Wallace le envió una versión de prácticamente la misma teoría en 1858. Sus documentos separados se presentaron juntos en una reunión de 1858 del Sociedad Linneana de Londres.¹²⁴ Lyell y Hooker reconocieron a Darwin como el primero en formular las ideas presentadas en el trabajo conjunto, adjuntando como prueba un ensayo de Darwin de 1844 y una carta que envió a [Asa Gray](#) en 1857, ambos publicados junto con un artículo de Wallace. Un análisis comparativo detallado de las publicaciones de Darwin y Wallace revela que las contribuciones de este último fueron más importantes de lo que usualmente se suele reconocer,¹²⁵¹²⁶ [Thomas Henry Huxley](#) aplicó las ideas de Darwin a los [humanos](#), utilizando la [paleontología](#) y la anatomía comparada para proporcionar pruebas sólidas de que los humanos y los simios compartían un ancestro común.¹²⁷

Treinta años más tarde, el codescubridor de la selección natural publicó una serie de conferencias bajo el título de «Darwinism» que tratan los mismos temas que ya había tratado Darwin, pero a la luz de los hechos y de los datos que eran desconocidos en tiempos de Darwin, quien falleció en 1882.¹²⁸ Sin embargo, en su *Origen de las especies*, Darwin fue el primero en resumir un conjunto coherente de observaciones que solidificó el concepto de la evolución de la vida en una verdadera teoría científica —es decir, en un sistema de hipótesis—.¹²⁹

La lista de las propuestas de Darwin presentadas en esta obra se expone a continuación:³

1. Los actos sobrenaturales del Creador son incompatibles con los hechos empíricos de la naturaleza.
2. Toda la vida evolucionó a partir de una o de pocas formas simples de organismos.
3. Las especies evolucionan a partir de variedades preexistentes por medio de la selección natural.
4. El nacimiento de una especie es gradual y de larga duración.
5. Los taxones superiores (géneros, familias, etc.) evolucionan a través de los mismos mecanismos que los responsables del origen de las especies.
6. Cuanto mayor es la similitud entre los taxones, más estrechamente relacionados se hallan entre sí y más corto es el tiempo de su divergencia desde el último ancestro común.
7. La extinción es principalmente el resultado de la competencia interespecífica.
8. El registro geológico es incompleto: la ausencia de formas de transición entre las especies y taxones de mayor rango se debe a las lagunas en el conocimiento actual.

El gran logro de Darwin fue demostrar que es posible explicar teleología aparente en términos no-teleológicos o términos causales corrientes. La vida no es direccional, no está encaminada de antemano.¹⁰⁵

Neodarwinismo

[Neodarwinismo](#) es un término acuñado en 1895 por el naturalista y psicólogo inglés [George John Romanes](#) (1848-1894) en su obra *Darwin and after Darwin*.¹³⁰ El

término describe un estado en el desarrollo de la teoría evolutiva que se remonta al citólogo y zoólogo germano [August Weismann](#) (1834-1914), quien en 1892 aportó evidencia experimental en contra de la herencia lamarckiana y postuló que el desarrollo del organismo no influye en el material hereditario y que la [reproducción sexual](#) en cada generación introduce nuevas variaciones en la población de individuos. La selección natural, entonces, puede actuar sobre la variabilidad de la población y determina el curso del cambio evolutivo.¹³¹ El neodarwinismo enriqueció el concepto original de Darwin, al destacar el origen de las variaciones entre individuos y excluir la herencia lamarckiana como una explicación viable del mecanismo de herencia. Wallace, quien popularizó

Síntesis evolutiva moderna

[Julian Huxley](#) dio su nombre en 1942 a la [teoría sintética de la evolución](#), que hoy es [ampliamente aceptada](#) en la [comunidad científica](#).

Este sistema de hipótesis del proceso evolutivo se originó entre 1937 y 1950.¹³² En contraste con el neodarwinismo de Weismann y Wallace, que daba primacía a la selección natural y postulaba la [genética mendeliana](#) como el mecanismo de transmisión de caracteres entre generaciones, la teoría sintética incorporó datos de campos diversos de la biología, como la [genética molecular](#), la [sistemática](#) y la [paleontología](#) e introdujo nuevos mecanismos para la evolución. Por estas razones, se trata de diferentes teorías aunque a veces se usen los términos indistintamente.¹³³¹³⁴¹³⁵



De acuerdo a la gran mayoría de los historiadores de la Biología, los conceptos básicos de la teoría sintética están basados esencialmente en el contenido de seis libros, cuyos autores fueron: el naturalista y genetista ruso americano [Theodosius Dobzhansky](#) (1900-1975); el naturalista y taxónomo alemán americano [Ernst Mayr](#) (1904-2005); el zoólogo británico [Julian Huxley](#) (1887-1975); el paleontólogo americano [George G. Simpson](#) (1902-1984); el zoólogo germano [Bernhard Rensch](#) (1900-1990) y el botánico estadounidense [George Ledyard Stebbins](#) (1906-2000).¹³⁴

Los términos «síntesis evolutiva» y «teoría sintética» fueron acuñados por [Julian Huxley](#) en su libro [Evolución: la síntesis moderna](#) (1942), en el que también introdujo el término [Biología evolutiva](#) en vez de la frase «estudio de la evolución».¹³⁶¹³⁷ De hecho Huxley fue el primero en señalar que la evolución «debía ser considerada el problema más central y el más importante de la biología y cuya explicación debía ser abordada mediante hechos y métodos de cada rama de la ciencia, desde la [ecología](#), la [genética](#), la [paleontología](#), la [embriología](#), la [sistemática](#) hasta la [anatomía comparada](#) y la distribución geográfica, sin olvidar los de otras disciplinas como la [geología](#), la [geografía](#) y las [matemáticas](#)».¹³⁸

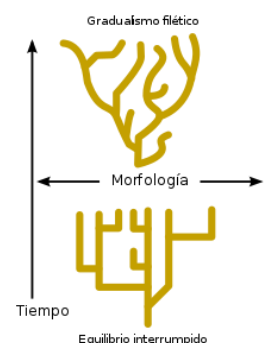
La llamada «síntesis evolutiva moderna» es una robusta teoría que actualmente proporciona explicaciones y modelos matemáticos de los mecanismos generales de la evolución o los fenómenos evolutivos, como la [adaptación](#) o la [especiación](#). Como cualquier teoría científica, sus hipótesis están sujetas a constante crítica y comprobación experimental.

- Los entes dónde actúa la evolución son las poblaciones de organismos y no los individuos. [Theodosius Dobzhansky](#), uno de los fundadores de la síntesis moderna, lo expresó la evolución del siguiente modo: «La evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones. El estudio de los mecanismos evolutivos

corresponde a la genética poblacional». ¹³⁹ Esta idea llevó al «concepto biológico de especie» desarrollado por Mayr en 1942: una comunidad de poblaciones que se entrecruzan y que está reproductivamente aislada de otras comunidades. ¹⁴⁰¹⁴¹

- La variabilidad fenotípica y genética en las poblaciones de plantas y de animales se produce por la [recombinación genética](#) — reorganización de segmentos de [cromosomas](#) durante la reproducción sexual— y por las mutaciones aleatorias. La cantidad de variación genética que una población de organismos con reproducción sexual puede producir es enorme. Considérese la posibilidad de un solo individuo con un número «N» de [genes](#), cada uno con solo dos [alelos](#). Este individuo puede producir 2^N [espermatozoides](#) u [óvulos](#) genéticamente diferentes. Debido a que la reproducción sexual implica dos progenitores, cada descendiente puede, por tanto, poseer una de las 4^N combinaciones diferentes de genotipos. Así, si cada progenitor tiene 150 genes con dos alelos cada uno —una subestimación del genoma humano—, cada uno de los padres puede dar lugar a más de 10^{45} [gametos](#) genéticamente diferentes y más de 10^{90} descendientes genéticamente diferentes.
- La selección natural es la fuerza más importante que modela el curso de la evolución fenotípica. En ambientes cambiantes, la selección direccional es de especial importancia, porque produce un cambio en la media de la población hacia un [fenotipo](#) nuevo que se adapta mejor a las condiciones ambientales alteradas. Además, en las poblaciones pequeñas, la [deriva génica](#) aleatoria —la pérdida de genes del [acervo genético](#)— puede ser significativa.¹
- La [especiación](#) puede definirse como «un paso en el proceso evolutivo (en el que) las formas... se vuelven incapaces de hibridarse». ¹⁴² Se han descubierto y estudiado en profundidad diversos [mecanismos de aislamiento reproductivo](#). Se cree que el aislamiento geográfico de la población fundadora es responsable del origen de las nuevas especies en las islas y otros hábitats aislados y es probable que la [especiación alopátrica](#) —evolución divergente de poblaciones que están geográficamente aisladas unas de otras— sea el mecanismo de especiación predominante en el origen de muchas especies de animales. ¹⁴³ Sin embargo, la [especiación simpátrica](#) —la aparición de nuevas especies sin aislamiento geográfico— también está documentada en muchos taxones, sobre todo en las [plantas vasculares](#), los [insectos](#), los [peces](#) y las [aves](#).¹⁴⁴
- Las transiciones evolutivas en estas poblaciones suelen ser graduales, es decir, las nuevas especies evolucionan a partir de las variedades preexistentes por medio de procesos lentos y en cada etapa se mantiene su adaptación específica.
- La [macroevolución](#) —la evolución filogenética por encima del nivel de especie o la aparición de taxones superiores— es un proceso gradual, paso a paso, que no es más que la extrapolación de la [microevolución](#) —el origen de las razas y variedades, y de las especies—.

Equilibrio puntuado



En [biología evolutiva](#), la [teoría del equilibrio puntuado](#),¹⁴⁵ también denominado equilibrio interrumpido, es una [teoría](#) que propone que una vez que una [especie](#) aparece en el [registro fósil](#), la población se estabiliza, mostrando pocos cambios evolutivos durante la mayor parte de su historia geológica.¹⁴⁶ Este estado de cambio morfológico mínimo o nulo se llama estasis. Según la teoría, los cambios evolutivos significativos son eventos raros y [geológicamente rápidos](#) de especiación ramificada llamados [cladogénesis](#). La cladogénesis es el proceso por el cual una especie se divide en dos especies distintas, en lugar de transformarse gradualmente en otra.¹⁴⁷

El equilibrio puntuado se contrasta comúnmente con el [gradualismo filético](#), la idea de que la evolución ocurre generalmente de manera uniforme y por la transformación constante y gradual de linajes completos (llamada [anagenesis](#)). Desde este punto de vista, la evolución se considera generalmente gradual y continua.¹⁴⁸¹⁴⁹

En 1972, los paleontólogos [Niles Eldredge](#) y [Stephen Jay Gould](#) desarrollaron esta teoría en un histórico artículo titulado «Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism» («Equilibrios puntuados: una alternativa al gradualismo filético»)¹⁵⁰ El artículo se basó en el modelo de [especiación geográfica](#) de [Ernst Mayr](#),¹⁵¹ las teorías de la homeostasis genética y del desarrollo de [Michael Lerner](#),¹⁵² y su propia [investigación empírica](#).¹⁵³¹⁵⁴ Eldredge y Gould propusieron que el grado de gradualismo comúnmente atribuido a [Charles Darwin](#)¹⁵⁵ es prácticamente inexistente en el registro fósil, y que la [estasis](#) domina la historia de la mayoría de las especies fósiles. La [hipótesis del pulso de cambio](#) de [Elisabeth Vrba](#) apoya la teoría de Eldredge y Gould.

Teoría neutralista de la evolución molecular[[editar](#)]

Esta sección es un extracto de [Teoría neutralista de la evolución molecular](#).

La [teoría neutralista de la evolución molecular](#) establece que la gran mayoría de los cambios [evolutivos](#) a nivel molecular son causados por la [deriva genética](#) de [mutantes](#) neutros en cuanto a la [selección natural](#).¹⁵⁶ La teoría fue propuesta por [Motoo Kimura](#) en 1968 y descrita en detalle en 1983 en su libro *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, y aunque fue recibida por algunos como un argumento contra la teoría de [Darwin](#) de la [evolución](#) por medio de la [selección natural](#), Kimura mantuvo (con el acuerdo de la mayoría de quienes trabajan en [biología evolutiva](#)) que las dos teorías son compatibles: "La teoría no niega el papel de la selección natural en la determinación del curso de la evolución adaptativa". En cualquier caso, la teoría atribuye un gran papel a la deriva genética.

Biología evolutiva del desarrollo

Dibujos de embriones de [Ernst Haeckel](#)

La [biología evolutiva del desarrollo](#) (o informalmente evo-devo, del inglés *evolutionary developmental biology*) es un campo de la [biología](#) que compara el proceso de [desarrollo](#) de diferentes [organismos](#) con el fin de determinar sus [relaciones filogenéticas](#).¹⁵⁷

De igual forma, evo-devo, busca identificar los mecanismos del desarrollo que dan origen a cambios evolutivos en los Fenotipos de los individuos (Hall, 2003). El interés principal de esta nueva aproximación evolutiva es entender cómo la forma orgánica (estructuras novedosas y nuevos patrones morfológicos)



evoluciona. De este modo, la evolución se define como el cambio en los procesos de desarrollo.

El enfoque adoptado por la evo-devo es multidisciplinar, confluyendo disciplinas como la [biología del desarrollo](#) (incluyendo la [genética del desarrollo](#)), la [genética](#) evolutiva, la [sistemática](#), la [morfología](#), la [anatomía comparada](#), la [paleontología](#) y la [ecología](#).¹⁵⁸

Síntesis evolutiva moderna

Artículo principal: [Síntesis evolutiva moderna](#)

En la época de Darwin los científicos no conocían cómo se heredaban las características. Posteriormente se descubrió la relación de la mayoría de las características hereditarias con entidades persistentes llamadas [genes](#), fragmentos de las moléculas lineales de [ácido desoxirribonucleico](#) (ADN) del [núcleo de las células](#). El ADN varía entre los miembros de una misma especie y también sufre cambios, [mutaciones](#), o reorganizaciones por [recombinación genética](#).

Variabilidad^[editar]

Artículos principales: [Variabilidad genética](#) y [Genética de poblaciones](#).

El [fenotipo](#) de un organismo individual es el resultado de su [genotipo](#) y la influencia del ambiente en el que vive y ha vivido. Una parte sustancial de la variación entre fenotipos dentro de una población está causada por las diferencias entre sus genotipos.¹⁵⁹ La síntesis evolutiva moderna define la evolución como el cambio de esa variación genética a través del tiempo. La [frecuencia de cada alelo](#) fluctúa, siendo más o menos prevalente en relación con otras formas alternativas del mismo [gen](#). Las fuerzas evolutivas actúan mediante la dirección de esos cambios en las frecuencias alélicas en uno u otro sentido. La variación de una población para un gen dado desaparece cuando se produce la [fijación de un alelo](#) que ha reemplazado enteramente a todas las otras formas alternativas de ese mismo gen.¹⁶⁰

La variabilidad surge en las poblaciones naturales por [mutaciones](#) en el material genético, [migraciones](#) entre poblaciones ([flujo genético](#)) y por la reorganización de los genes a través de la [reproducción sexual](#). La variabilidad también puede provenir del intercambio de genes entre diferentes especies, por ejemplo a través de la [transferencia horizontal de genes](#) en las bacterias o la [hibridación interespecífica](#) en las plantas.¹⁶¹ A pesar de la constante introducción de variantes nuevas a través de estos procesos, la mayor parte del genoma de una especie es idéntica en todos los individuos que pertenecen a la misma.¹⁶² Sin embargo, aun pequeños cambios en el genotipo pueden llevar a modificaciones sustanciales del fenotipo. Así, los [chimpancés](#) y los seres humanos, por ejemplo, solo difieren en aproximadamente el 5 % de sus genomas.¹⁶³

Mutación^[editar]

Artículo principal: [Mutación](#)

Darwin no conocía la fuente de las variaciones en los organismos individuales, pero observó que parecían ocurrir aleatoriamente. En trabajos posteriores se atribuyó la mayor parte de estas variaciones a las mutaciones. La mutación es un cambio permanente y transmisible en el [material genético](#) —usualmente el [ADN](#) o el [ARN](#)— de una [célula](#), producido por «errores de copia» en el material genético durante la [división celular](#) o por la exposición a [radiación](#), sustancias químicas o la acción de [virus](#). Las mutaciones aleatorias ocurren constantemente en el genoma de todos los organismos, creando nueva

variabilidad genética.¹⁶⁴¹⁶⁵¹⁶⁶ Las mutaciones pueden no tener efecto alguno sobre el fenotipo del organismo, o ser perjudiciales o beneficiosas. A modo de ejemplo, los estudios realizados sobre la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), sugieren que, si una mutación determina un cambio en la proteína producida por un gen, ese cambio será perjudicial en el 70 % de los casos y neutro o levemente beneficioso en los restantes.¹⁶⁷

La frecuencia de nuevas mutaciones en un gen o secuencia de ADN en cada generación se denomina tasa de mutación. En escenarios de rápido cambio ambiental, una tasa de mutación alta aumenta la probabilidad de que algunos individuos tengan una variante genética adecuada para adaptarse y sobrevivir; por otro lado, también aumenta el número de mutaciones perjudiciales o deletéreas que disminuyen la adaptación de los individuos y eleva la probabilidad de extinción de la especie.¹⁶⁸ Debido a los efectos contrapuestos que las mutaciones pueden tener sobre los organismos,¹⁶⁴ la tasa de mutación óptima para una población es una compensación entre costos y beneficios,¹⁶⁹ que depende de la especie y refleja la historia evolutiva como respuesta a los retos impuestos por el ambiente.¹⁶⁸ Los virus, por ejemplo, presentan una alta tasa de mutación,¹⁷⁰ lo que supone una ventaja adaptativa ya que deben evolucionar rápida y constantemente para sortear a los sistemas inmunes de los organismos que afectan.¹⁷¹

La duplicación génica introduce en el genoma copias extras de un gen y, de ese modo, proporciona el material de base para que las nuevas copias inicien su propio camino evolutivo.¹⁷²¹⁷³¹⁷⁴ Si el gen inicial sigue funcionando normalmente, sus copias pueden adquirir nuevas mutaciones sin perjuicio para el organismo que los alberga y llegar con el tiempo a adoptar nuevas funciones.¹⁷⁵¹⁷⁶ Por ejemplo, en los seres humanos son necesarios cuatro genes para construir las estructuras necesarias para detectar la luz: tres para la visión de los colores y uno para la visión nocturna. Los cuatro genes han evolucionado a partir de un solo gen ancestral por duplicación y posterior divergencia.¹⁷⁷ Otros tipos de mutación pueden ocasionalmente crear nuevos genes a partir del denominado ADN no codificante.¹⁷⁸¹⁷⁹ También pueden surgir nuevos genes con diferentes funciones a partir de fragmentos de genes duplicados que se recombinan para formar nuevas secuencias de ADN.¹⁸⁰¹⁸¹¹⁸²

Las mutaciones cromosómicas —también denominadas, aberraciones cromosómicas— son una fuente adicional de variabilidad hereditaria. Así, las translocaciones, inversiones, deleciones, translocaciones robertsonianas y duplicaciones, usualmente ocasionan variantes fenotípicas que se transmiten a la descendencia. Por ejemplo, en el género *Homo* tuvo lugar una fusión cromosómica que dio lugar al cromosoma 2 de los seres humanos, mientras que otros simios conservan 24 pares de cromosomas.¹⁸³ No obstante las consecuencias fenotípicas que pueden tener tales mutaciones cromosómicas, su mayor importancia evolutiva reside en acelerar la divergencia de las poblaciones que presentan diferentes configuraciones cromosómicas: el flujo genético entre ellas se reduce severamente debido a la esterilidad o semiesterilidad de los individuos heterocigóticos. De este modo, las mutaciones cromosómicas actúan como mecanismos de aislamiento reproductivo que conducen a que las diferentes poblaciones mantengan su identidad como especies a través del tiempo.¹⁸⁴

Los fragmentos de ADN que pueden cambiar de posición en los cromosomas, tales como los transposones, constituyen una importante fracción del material genético de plantas y animales y pueden haber desempeñado un papel destacado en su evolución.¹⁸⁵ Al insertarse en o escindirse de otras partes del genoma estas secuencias pueden activar, inhibir, eliminar o mutar otros genes y, por ende, crear nueva variabilidad genética.¹⁶⁵ Asimismo, ciertas de estas secuencias se repiten miles o millones de veces en el genoma

y muchas de ellas han adoptado funciones importantes, como por ejemplo, la regulación de la [expresión genética](#).¹⁸⁶

Recombinación genética[\[editar\]](#)

Artículo principal: [Recombinación genética](#)

Véase también: [Evolución del sexo](#)

La recombinación genética es el proceso mediante el cual la información genética se redistribuye por transposición de fragmentos de ADN entre dos cromosomas durante la [meiosis](#) —y más raramente en la [mitosis](#)—. Los efectos son similares a los de las mutaciones, es decir, si los cambios no son deletéreos se transmiten a la descendencia y contribuyen a incrementar la diversidad dentro de cada [especie](#).^{[[cita requerida](#)]}

En los organismos asexuales, los genes se heredan en conjunto, o [ligados](#), ya que no se mezclan con los de otros organismos durante los ciclos de recombinación que usualmente se producen durante la reproducción sexual. En contraste, los descendientes de los organismos que se reproducen sexualmente contienen una mezcla aleatoria de los cromosomas de sus progenitores, la cual se produce durante la [recombinación meiótica](#) y la posterior [fecundación](#).¹⁸⁷ La recombinación no altera las frecuencias alélicas sino que modifica la asociación existente entre alelos pertenecientes a genes diferentes, produciendo descendientes con combinaciones únicas de genes.¹⁸⁸ La recombinación generalmente incrementa la variabilidad genética y puede aumentar también las tasas de evolución.¹⁸⁹¹⁹⁰¹⁹¹ No obstante, la existencia de la reproducción asexual, tal como ocurre en las plantas [apomícticas](#) o en los animales [partenogenéticos](#), indica que este modo de reproducción puede también ser ventajoso en ciertos ambientes.¹⁹² [Jens Christian Clausen](#) fue uno de los primeros en reconocer formalmente que la apomixis, particularmente la apomixis facultativa, no necesariamente conduce a una pérdida de variabilidad genética y de potencial evolutivo. Utilizando una analogía entre el proceso adaptativo y la producción a gran escala de automóviles, Clausen arguyó que la combinación de sexualidad (que permite la producción de nuevos genotipos) y de apomixis (que permite la producción ilimitada de los genotipos más adaptados) potencia la capacidad de una especie para el cambio adaptativo.¹⁹³

Aunque el proceso de recombinación posibilita que los genes agrupados en un cromosoma puedan heredarse independientemente, la tasa de recombinación es baja —aproximadamente dos eventos por cromosoma y por generación—. Como resultado, los genes adyacentes tienden a heredarse conjuntamente, en un fenómeno que se denomina [ligamiento](#).¹⁹⁴ Un grupo de alelos que usualmente se heredan conjuntamente por hallarse ligados se denomina [haplotipo](#). Cuando uno de los alelos en haplotipo es altamente beneficioso, la selección natural puede conducir a un [barrido selectivo](#) que aumenta la proporción dentro de la población del resto de los alelos en el haplotipo; este efecto se denomina [arrastre por ligamiento](#) o «efecto autostop» (en inglés, *genetic hitchhiking*).¹⁹⁵

Cuando los alelos no se recombinan, como es el caso en el [cromosoma Y](#) de los mamíferos o en los organismos asexuales, los genes con mutaciones deletéreas se acumulan, lo que se denomina [trinquete de Muller](#) (*Muller ratchet* en inglés).¹⁹⁶¹⁹⁷ De este modo, al romper los conjuntos de genes ligados, la reproducción sexual facilita la eliminación de las mutaciones perjudiciales y la retención de las beneficiosas,¹⁹⁸ además de la aparición de individuos con combinaciones genéticas nuevas y favorables. Estos beneficios deben contrarrestar otros efectos perjudiciales de la reproducción sexual, como

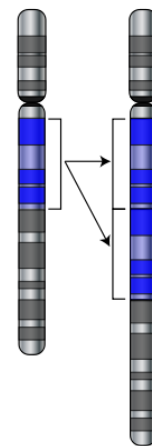
la menor tasa reproductiva de las poblaciones de organismos sexuales y la separación de combinaciones favorables de genes. En todas las especies sexuales, y con la excepción de los organismos [hermafroditas](#), cada población está constituida por individuos de dos sexos, de los cuales solo uno es capaz de engendrar la prole. En una especie asexual, en cambio, todos los miembros de la población tienen esa capacidad, lo que implica un crecimiento más rápido de la población asexual en cada generación. Otro costo del sexo es que los machos y las hembras deben buscarse entre ellos para aparearse y la [selección sexual](#) suele favorecer caracteres que reducen la aptitud de los individuos. Este [costo del sexo](#) fue expresado por primera vez en términos matemáticos por [John Maynard Smith](#).¹⁹⁹

¹⁹⁸ Las razones de la [evolución de la reproducción sexual](#) son todavía poco claras y es un interrogante que constituye un área activa de investigación en [Biología evolutiva](#),²⁰⁰²⁰¹ que ha inspirado ideas tales como la [hipótesis de la Reina Roja](#).²⁰² El escritor científico [Matt Ridley](#), que popularizó el término en su libro [The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature](#), sostiene que existe una carrera armamentista cíclica entre los organismos y sus parásitos y especula que el sexo sirve para preservar los genes circunstancialmente desfavorables, pero potencialmente beneficiosos ante futuros cambios en las poblaciones de parásitos.^{[cita requerida](#)}

Genética de poblaciones

Duplicación de parte de un [cromosoma](#).

Darwin no conocía la fuente de las variaciones en los organismos individuales, pero observó que parecían ocurrir aleatoriamente. En trabajos posteriores se atribuyó la mayor parte de estas variaciones a las mutaciones. La mutación es un cambio permanente y transmisible en el [material genético](#) —usualmente el [ADN](#) o el [ARN](#)— de una [célula](#), producido por «errores de copia» en el material genético durante la [división celular](#) o por la exposición a [radiación](#), sustancias químicas o la acción de [virus](#). Las mutaciones aleatorias ocurren constantemente en el genoma de todos los organismos, creando nueva variabilidad genética.¹⁶⁴¹⁶⁵¹⁶⁶ Las mutaciones pueden no tener efecto alguno sobre el fenotipo del organismo, o ser perjudiciales o beneficiosas. A modo de ejemplo, los estudios realizados sobre la mosca de la fruta ([Drosophila melanogaster](#)), sugieren que, si una mutación determina un cambio en la proteína producida por un gen, ese cambio será perjudicial en el 70 % de los casos y neutro o levemente beneficioso en los restantes.¹⁶⁷



La frecuencia de nuevas mutaciones en un gen o secuencia de ADN en cada generación se denomina tasa de mutación. En escenarios de rápido cambio ambiental, una tasa de mutación alta aumenta la probabilidad de que algunos individuos tengan una variante genética adecuada para adaptarse y sobrevivir; por otro lado, también aumenta el número de mutaciones perjudiciales o deletéreas que disminuyen la adaptación de los individuos y eleva la probabilidad de extinción de la especie.¹⁶⁸ Debido a los efectos contrapuestos que las mutaciones pueden tener sobre los organismos,¹⁶⁴ la tasa de mutación óptima para una población es una compensación entre costos y beneficios,¹⁶⁹ que depende de la especie y refleja la historia evolutiva como respuesta a los retos impuestos por el ambiente.¹⁶⁸ Los [virus](#), por ejemplo, presentan una alta tasa de mutación,¹⁷⁰ lo que supone una ventaja adaptativa ya que deben evolucionar rápida y constantemente para sortear a los [sistemas inmunes](#) de los organismos que afectan.¹⁷¹

La duplicación génica introduce en el genoma copias extras de un gen y, de ese modo, proporciona el material de base para que las nuevas copias inicien su propio camino

evolutivo.¹⁷²¹⁷³¹⁷⁴ Si el gen inicial sigue funcionando normalmente, sus copias pueden adquirir nuevas mutaciones sin perjuicio para el organismo que los alberga y llegar con el tiempo a adoptar nuevas funciones.¹⁷⁵¹⁷⁶ Por ejemplo, en los seres humanos son necesarios cuatro genes para construir las estructuras necesarias para detectar la luz: tres para la visión de los colores y uno para la visión nocturna. Los cuatro genes han evolucionado a partir de un solo gen ancestral por [duplicación](#) y posterior divergencia.¹⁷⁷ Otros tipos de mutación pueden ocasionalmente crear nuevos genes a partir del denominado [ADN no codificante](#).¹⁷⁸¹⁷⁹ También pueden surgir nuevos genes con diferentes funciones a partir de fragmentos de genes duplicados que se recombinan para formar nuevas secuencias de ADN.¹⁸⁰¹⁸¹¹⁸²

Las [mutaciones cromosómicas](#) —también denominadas, aberraciones cromosómicas— son una fuente adicional de variabilidad hereditaria. Así, las [translocaciones](#), [inversiones](#), [deleciones](#), [translocaciones robertsonianas](#) y [duplicaciones](#), usualmente ocasionan variantes fenotípicas que se transmiten a la descendencia. Por ejemplo, en el género *Homo* tuvo lugar una fusión cromosómica que dio lugar al [cromosoma 2](#) de los seres humanos, mientras que otros simios conservan 24 pares de cromosomas.¹⁸³ No obstante las consecuencias fenotípicas que pueden tener tales mutaciones cromosómicas, su mayor importancia evolutiva reside en acelerar la divergencia de las poblaciones que presentan diferentes configuraciones cromosómicas: el flujo genético entre ellas se reduce severamente debido a la esterilidad o semiesterilidad de los individuos heterocigóticos. De este modo, las mutaciones cromosómicas actúan como [mecanismos de aislamiento reproductivo](#) que conducen a que las diferentes poblaciones mantengan su identidad como especies a través del tiempo.¹⁸⁴

Los fragmentos de ADN que pueden cambiar de posición en los cromosomas, tales como los [transposones](#), constituyen una importante fracción del material genético de plantas y animales y pueden haber desempeñado un papel destacado en su evolución.¹⁸⁵ Al insertarse en o escindirse de otras partes del genoma estas secuencias pueden activar, inhibir, eliminar o mutar otros genes y, por ende, crear nueva variabilidad genética

Como se ha descrito previamente, desde un punto de vista genético la evolución es un cambio intergeneracional en la frecuencia de los alelos dentro de una población que comparte un mismo patrimonio genético.²⁰³ Una [población](#) es un grupo de individuos de la misma especie que comparten un ámbito geográfico. Por ejemplo, todas las polillas de una misma especie que viven en un bosque aislado forman una población. Un gen determinado dentro de la población puede presentar diversas formas alternativas, que son las responsables de la variación entre los diferentes [fenotipos](#) de los organismos. Un ejemplo puede ser un gen de la coloración en las polillas que tenga dos alelos: uno para color blanco y otro para color negro. El patrimonio o [acervo genético](#) es el conjunto completo de los alelos de una población, de forma que cada alelo aparece un número determinado de veces en un acervo génico. La fracción de genes del patrimonio genético que están representadas por un alelo determinado recibe el nombre de [frecuencia alélica](#), por ejemplo, la fracción de polillas en la población que presentan el alelo para color negro. La evolución tiene lugar cuando hay cambios en la frecuencia alélica en una población de organismos que se reproducen entre ellos, por ejemplo, si el alelo para color negro se hace más común en una población de polillas.²⁰⁴

Para comprender los mecanismos que hacen que evolucione una población, es útil conocer las condiciones necesarias para que la población no evolucione. El [principio de Hardy-Weinberg](#) determina que la frecuencia de los alelos de una población suficientemente grande permanecerá constante solo si la única fuerza que actúa es la

recombinación aleatoria de alelos durante la formación de los [gametos](#) y la posterior combinación de los mismos durante la [fertilización](#).²⁰⁵ En ese caso, la población se encuentra en *equilibrio de Hardy-Weinberg* y, por lo tanto, no evoluciona.²⁰⁴

Flujo genético

Cuando los [leones](#) machos alcanzan la madurez sexual, abandonan el grupo en el que nacieron y se establecen en otra manada para aparearse, lo que asegura el [flujo génico](#) entre manadas.²⁰⁶



El [flujo genético](#) es el intercambio de genes entre poblaciones, usualmente de la misma especie. Como ejemplos de flujo génico se pueden mencionar el cruzamiento de individuos tras la inmigración de una población en el territorio de otra, o, en el caso de las plantas, el intercambio de [polen](#) entre poblaciones diferentes. La transferencia de genes entre especies conlleva la formación de [híbridos](#) o la [transferencia horizontal de genes](#).²⁰⁷

La inmigración y la emigración de individuos en las poblaciones naturales pueden causar cambios en las frecuencias alélicas, como así también la introducción —o desaparición— de variantes alélicas dentro de un acervo genético ya establecido. Las separaciones físicas en el tiempo, espacio o nichos ecológicos específicos que puede existir entre las poblaciones naturales restringen o imposibilitan el flujo génico. Además de estas restricciones al intercambio de genes entre poblaciones existen otros [mecanismos de aislamiento reproductivo](#) conformados por características, [comportamientos](#) y [procesos fisiológicos](#) que impiden que los miembros de dos [especies](#) diferentes puedan cruzarse o aparearse entre sí, producir [descendencia](#) o que esta sea viable o fértil. Estas barreras constituyen una fase indispensable en la [formación de nuevas especies](#) ya que mantienen las características propias de las mismas a través del tiempo al restringir o eliminar el flujo genético entre los individuos de diferentes poblaciones.²⁰⁸²⁰⁹²¹⁰²¹¹

Las especies distintas pueden ser interfértiles, dependiendo de cuánto han divergido desde su [ancestro común](#); por ejemplo, la [yegua](#) y el [asno](#) pueden aparearse y producir la [mula](#).²¹² Tales [híbridos](#) son generalmente estériles debido a las diferencias cromosómicas entre las especies parentales, que impiden el emparejamiento correcto de los cromosomas durante la [meiosis](#). En este caso, las especies estrechamente relacionadas pueden cruzarse con regularidad, pero la selección natural actúa contra los híbridos. Sin embargo, de vez en cuando se forman híbridos viables y fértiles que pueden presentar propiedades intermedias entre sus especies paternas o poseer un fenotipo totalmente nuevo.²¹³

La importancia de la hibridación en la creación de nuevas especies de animales no está clara, aunque existen ejemplos bien documentados como el de la [rana *Hyla versicolor*](#).²¹⁴²¹⁵ La hibridación es, sin embargo, un mecanismo importante de formación de nuevas especies en las plantas, ya que estas toleran la [poliploidía](#) —la duplicación de todos los cromosomas de un organismo— más fácilmente que los animales;²¹⁶²¹⁷ la poliploidía restaura la fertilidad en los híbridos interespecíficos debido a que cada cromosoma es capaz de aparearse con un compañero idéntico durante la meiosis.²¹⁸²¹⁹

Hay dos mecanismos básicos de cambio evolutivo: la [selección natural](#) y la [deriva genética](#). La selección natural favorece a los genes que mejoran la capacidad de

supervivencia y reproducción del organismo. La deriva genética es el cambio en la frecuencia de los [alelos](#), provocado por [transmisión aleatoria](#) de los genes de una generación a la siguiente. La importancia relativa de la selección natural y de la deriva genética en una población varía dependiendo de la fuerza de la selección y del tamaño poblacional efectivo, que es el número de ejemplares de esa población capaces de reproducirse.²²⁰ La selección natural suele predominar en las poblaciones grandes, mientras que la deriva genética predomina en las pequeñas. El predominio de la deriva genética en poblaciones pequeñas puede llevar incluso a la fijación de mutaciones ligeramente deletéreas.²²¹ Como resultado de ello, los cambios en el tamaño de una población pueden influir significativamente en el curso de la evolución. Los denominados «[cuellos de botella](#)», o descensos drásticos temporarios del tamaño efectivo de la población, suponen una pérdida o erosión de la variabilidad genética y conllevan la formación de poblaciones genéticamente más uniformes. Los cuellos de botella pueden ser el resultado de catástrofes, variaciones en el medio ambiente o alteraciones en el flujo genético causadas por una migración reducida, la expansión a nuevos hábitats, o una subdivisión de la población.²²⁰

Selección natural

La [selección natural](#) es el proceso por el cual las mutaciones genéticas que mejoran la capacidad reproductiva se vuelven, y permanecen, cada vez más frecuentes en las sucesivas generaciones de una población. Se la califica a menudo de «mecanismo autoevidente», pues es la consecuencia necesaria de tres hechos simples: (a) dentro de las poblaciones de organismos hay variación heredable (b) los organismos producen más descendientes de los que pueden sobrevivir, y (c) tales descendientes tienen diferentes capacidades para sobrevivir y reproducirse.²²²

El concepto central de la selección natural es la [aptitud biológica](#) de un organismo.²²³ La aptitud, ajuste o adecuación influye en la medida de la contribución genética de un organismo a la generación siguiente.²²³ Sin embargo, la aptitud no es simplemente igual al número total de descendientes de un determinado organismo, ya que también cuantifica la proporción de generaciones posteriores que llevan los genes de ese organismo.²²⁴ Por ejemplo, si un organismo puede sobrevivir y reproducirse, pero sus descendientes son demasiado pequeños o enfermizos como para llegar a la edad reproductiva, la contribución genética de ese organismo a las futuras generaciones será muy baja y, por ende, su aptitud también lo es.²²³

Por consiguiente, si un alelo aumenta la aptitud más que otros, con cada generación el alelo será más común dentro de la población. Se dice que tales rasgos son «seleccionados favorablemente». Una mejora de la supervivencia o una mayor [fecundidad](#) son ejemplos de rasgos que pueden aumentar la aptitud. En cambio, la menor aptitud causada por un alelo menos beneficioso o deletéreo hace que este sea cada vez más raro en la población y sufra una «selección negativa».²²⁵ Hay que subrayar que la aptitud de un alelo no es una característica fija: si el ambiente cambia, los rasgos que antes eran neutros o nocivos pueden ser beneficiosos y viceversa.²²⁶ Por ejemplo, la polilla [Biston betularia](#) presenta dos colores, uno claro denominado forma *typica* y otro oscuro llamado forma *carbonaria*. La forma *typica*, como su nombre indica, es la más frecuente en esta especie. No obstante, durante la [revolución industrial](#) en el [Reino Unido](#) los troncos de muchos árboles sobre los que se posaban las polillas se ennegrecieron por el hollín, lo que les daba las polillas de color oscuro una mayor oportunidad de sobrevivir y producir más descendientes al pasar más fácilmente desapercibidas para los depredadores. Sólo cincuenta años después de que se descubriera la primera polilla melánica, casi la totalidad de las polillas del área

industrial de [Mánchester](#) eran oscuras. Este proceso se revirtió a causa de la «Ley del aire limpio» (*Clean Air Act*) de 1956, que redujo la polución industrial. Al aclararse el color de los troncos, las polillas oscuras volvieron a ser más fácilmente visibles por los depredadores y su número disminuyó.²²⁷ Sin embargo, aunque la dirección de la selección cambie, los rasgos que se hubiesen perdido en el pasado no pueden volver a obtenerse de forma idéntica —situación que describe la [Ley de Dollo](#) o «Ley de la irreversibilidad evolutiva»—.²²⁸ De acuerdo con esta hipótesis, una estructura u órgano que se ha perdido o descartado durante el transcurso de la evolución no volverá a aparecer en ese mismo linaje de organismos.²²⁹²³⁰

Según [Richard Dawkins](#), esta hipótesis es «una declaración sobre la improbabilidad estadística de seguir exactamente la misma trayectoria evolutiva dos veces o, de hecho, una misma trayectoria particular en ambas direcciones».²³¹

Dentro de una población, la selección natural para un determinado rasgo que varía en forma continua, como la altura, se puede categorizar en tres tipos diferentes. El primero es la «selección direccional», que es un cambio en el valor medio de un rasgo a lo largo del tiempo; por ejemplo, cuando los organismos cada vez son más altos.²³² En segundo lugar se halla la «selección disruptiva» que es la selección de los valores extremos de un determinado rasgo, lo que a menudo determina que los valores extremos sean más comunes y que la selección actúe en contra del valor medio; esto implica, en el ejemplo anterior, que los organismos bajos y altos tienen una ventaja, pero los de altura media no. Finalmente, en la «selección estabilizadora», la selección actúa en contra de los valores extremos, lo que determina una disminución de la [varianza](#) alrededor del promedio y una menor variabilidad de la población para ese carácter en particular;²²²²³³ si se diera este tipo de selección, todos los organismos de una población adquirirían paulatinamente una altura similar.

Un tipo especial de selección natural es la [selección sexual](#), que actúa a favor de cualquier rasgo que aumente el éxito reproductivo por aumentar el atractivo de un organismo para sus parejas potenciales.²³⁴ Ciertos rasgos adquiridos por los machos por [selección sexual](#) —tales como los cuernos voluminosos, cantos de apareamiento o colores brillantes— pueden reducir las posibilidades de supervivencia, por ejemplo, por atraer a los depredadores.²³⁵ No obstante, esta desventaja reproductiva se compensa por un mayor éxito reproductivo de los machos que presentan estos rasgos.²³⁶

Un área de estudio activo es la denominada «unidad de selección»; se ha dicho que la selección natural actúa a nivel de genes, células, organismos individuales, grupos de organismos e incluso especies.²³⁷²³⁸ Ninguno de estos modelos es mutuamente exclusivo, y la selección puede actuar en múltiples niveles a la vez.²³⁹ Por ejemplo, debajo del nivel del individuo, hay genes denominados transposones que intentan replicarse en todo el genoma.²⁴⁰ La selección por encima del nivel del individuo, como la selección de grupo, puede permitir la evolución de la cooperación.²⁴

Deriva genética

La deriva genética es el cambio en la [frecuencia de los alelos](#) entre una generación y la siguiente, y tiene lugar porque los alelos de la descendencia son una muestra aleatoria de los padres, y por el papel que juega el azar en la hora de determinar si un ejemplar determinado sobrevivirá y se reproducirá.¹⁶⁰ En términos matemáticos, los alelos están sujetos a errores de [muestreo](#). Como resultado de ello, cuando las fuerzas selectivas están ausentes o son relativamente débiles, la frecuencia de los alelos tiende a «derivar» hacia arriba o hacia abajo aleatoriamente (en un paseo aleatorio). Esta deriva se detiene cuando

un alelo se convierte finalmente fijado, es decir, o bien desaparece de la población, o bien sustituye totalmente el resto de genes. Así pues, la deriva genética puede eliminar algunos alelos de una población simplemente debido al azar. Incluso en la ausencia de fuerzas selectivas, la deriva genética puede hacer que dos poblaciones separadas que empiezan con la misma estructura genética se separen en dos poblaciones divergentes con un conjunto de alelos diferentes.²⁴²

El tiempo necesario para que un alelo quede fijado por la deriva genética depende del tamaño de la población; la fijación tiene lugar más rápido en poblaciones más pequeñas.²⁴³ La medida precisa de las poblaciones que es importante en este caso recibe el nombre de tamaño poblacional efectivo, que fue definida por Sewall Wright como el número teórico de ejemplares reproductivos que presenten el mismo grado observado de consanguinidad.

Aunque la selección natural es responsable de la adaptación, la importancia relativa de las dos fuerzas, selección natural y deriva genética, como impulsoras del cambio evolutivo en general es actualmente un campo de investigación en la biología evolutiva.²⁴⁴ Estas investigaciones fueron inspiradas por la [teoría neutralista de la evolución molecular](#), que postula que la mayoría de cambios evolutivos son el resultado de la fijación de mutaciones neutras, que no tienen ningún efecto inmediato sobre la aptitud de un organismo.²⁴⁵ Por tanto, en este modelo, la mayoría de los cambios genéticos en una población son el resultado de una presión de mutación constante y de deriva genética.²⁴

Las consecuencias de la evolución

Adaptación

La adaptación es el proceso mediante el cual una población se adecua mejor a su [hábitat](#) y también el cambio en la estructura o en el funcionamiento de un organismo que lo hace más adecuado a su entorno.²⁴⁷²⁴⁸ Este proceso se produce por [selección natural](#)²⁴⁹ durante muchas generaciones²⁵⁰ y es uno de los fenómenos básicos de la biología.²⁵¹

Las especies tienden a adaptarse a diferentes nichos ecológicos para reducir al mínimo la competencia entre ellas.²⁵³ Esto se conoce como [principio de exclusión competitiva](#) en [ecología](#): dos especies no pueden ocupar el mismo [nicho](#) en el mismo ambiente por un largo tiempo.²⁵⁴

La adaptación no implica necesariamente cambios importantes en parte física de un cuerpo. Como ejemplo puede mencionarse a los [trematodos](#) —[parásitos](#) internos con estructuras corporales muy simples, pero con un [ciclo de vida](#) muy complejo— en los que sus adaptaciones a un [medio ambiente](#) tan inusual no son el producto de caracteres observables a simple vista sino en aspectos críticos de su ciclo vital.²⁵⁵ En general, el concepto de adaptación incluye, además del proceso adaptativo mismo, todos los aspectos de los organismos, de las poblaciones o de las especies que son su resultado. Mediante la utilización del término «adaptación» para el *proceso* evolutivo y «rasgo o carácter adaptativo» para el *producto* del mismo, los dos sentidos del concepto se distinguen perfectamente. Según [Theodosius Dobzhansky](#) la «adaptación» es el proceso evolutivo por el cual un organismo se vuelve más capaz de vivir en su [hábitat](#) o hábitats,²⁵⁶ mientras que la «adaptabilidad» es el estado de estar adaptado, o sea, el grado en que un organismo es capaz de vivir y reproducirse en un determinado conjunto de hábitats.²⁵⁷ Finalmente, un «carácter adaptativo» es uno de los aspectos del desarrollo de un organismo que aumenta su probabilidad de sobrevivir y reproducirse.²⁵⁸

La adaptación a veces implica la ganancia de una nueva característica; ejemplos notables son la evolución en laboratorio de las bacterias [Escherichia coli](#) para que puedan ser

capaces de utilizar el [ácido cítrico](#) como un nutriente, cuando las bacterias de tipo silvestre no lo pueden hacer;²⁵⁹ la evolución de una nueva enzima en [Flavobacterium](#) que permite que estas bacterias puedan crecer en los subproductos de la fabricación del [nailon](#);²⁶⁰²⁶¹ y la evolución de una [vía metabólica](#) completamente nueva en la bacteria del suelo [Sphingobium](#) que le permite degradar el [pesticida](#) sintético [pentaclorofenol](#).²⁶²²⁶³ En ocasiones, también puede darse la pérdida de una función ancestral. Un ejemplo que muestra los dos tipos de cambio es la adaptación de la bacteria [Pseudomonas aeruginosa](#) a la [fluoroquinolona](#) con cambios genéticos que modifican la molécula sobre la que actúa y por el aumento de la actividad de los [transportadores](#) que bombean el antibiótico fuera de la célula.²⁶⁴ Una idea todavía controvertida, es que algunas adaptaciones pueden aumentar la capacidad de los organismos para generar diversidad genética y para adaptarse por selección natural —o sea, aumentarían la capacidad de evolución—.²⁶⁵²⁶⁶

Una consecuencia de la adaptación es la existencia de estructuras con organización interna similar y diferentes funciones en organismos relacionados. Este es el resultado de la modificación de una estructura ancestral para adaptarla a diferentes ambientes y nichos ecológicos. Los huesos de las alas de los [murciélagos](#), por ejemplo, son muy similares a los de los pies del [ratón](#) y los de las manos de los [primates](#), debido a que todas estas estructuras estaban presentes en un ancestro común de los mamíferos.²⁶⁸ Dado que todos los organismos vivos están relacionados en cierta medida, incluso las estructuras que presentan diferencias profundas, como los ojos de los [artrópodos](#), del [calamar](#) y de los vertebrados, o las extremidades y las alas de artrópodos y vertebrados, dependen de un conjunto común de genes homólogos que controlan su desarrollo y funcionamiento, lo que se denomina [homología profunda](#).²⁶⁹²⁷⁰

Durante la adaptación pueden aparecer [estructuras vestigiales](#),²⁷¹ carentes de funcionalidad en una especie; sin embargo, la misma estructura es funcional en la especie ancestral o en otras especies relacionadas. Los ejemplos incluyen los [pseudogenes](#),²⁷² los ojos de los peces cavernícolas ciegos,²⁷³ las alas en las especies de aves que no vuelan²⁷⁴ y los huesos de la cadera presentes en las [ballenas](#) y en las [serpientes](#).²⁶⁷ En los seres humanos también existen ejemplos de estructuras vestigiales, como las [muelas de juicio](#),²⁷⁵ el [coxis](#),²⁷¹ el [apéndice vermiforme](#),²⁷¹ y reacciones involuntarias como la [piel de gallina](#)²⁷⁶ y otros [reflejos primitivos](#).²⁷⁷²⁷⁸²⁷⁹²⁸⁰

Algunos rasgos que parecen ser simples adaptaciones son, de hecho, [exaptaciones](#): estructuras originalmente adaptadas para una función, pero que coincidentalmente se hicieron útiles para otro propósito.²⁸¹ Un ejemplo es el lagarto africano [Holaspis guentheri](#) que desarrolló una cabeza y tronco muy aplastados para esconderse en las grietas, como puede observarse en otros lagartos del mismo género. Sin embargo, en esta especie, el cuerpo achatado le permite planear de árbol en árbol.²⁸¹ Los [pulmones](#) de los peces pulmonados ancestrales son una exaptación de las [vejigas natatorias](#) de los peces [teleósteos](#) empleadas como regulador de la flotación.²⁸²

Una rama de la [biología evolutiva](#) estudia el [desarrollo](#) de las adaptaciones y de las exaptaciones.²⁸³ Esta área de investigación aborda el origen y la evolución del [desarrollo embrionario](#) y cómo surgen nuevas características a partir de modificaciones del desarrollo.²⁸⁴ Estos estudios han demostrado, por ejemplo, que las mismas estructuras óseas de los embriones que forman parte de la mandíbula en algunos animales, en cambio forman parte del oído medio en los mamíferos.²⁸⁵ Cambios en los genes que controlan el desarrollo también pueden causar que reaparezcan estructuras perdidas durante la evolución, como por ejemplo, los dientes de embriones de [pollos](#) mutantes, similares a los

de los [cocodrilos](#).²⁸⁶ De hecho, cada vez es más claro que la mayoría de las alteraciones en la forma de los organismos se deben a cambios en un pequeño conjunto de [genes conservados](#).²⁸⁷

Coevolución

La interacción entre organismos puede producir conflicto o cooperación. Cuando interactúan dos especies diferentes, como un [patógeno](#) y un [hospedador](#), o un [depredador](#) y su presa, la evolución de una de ellas causa adaptaciones en la otra; estos cambios en la segunda especie causan, a su vez, nuevas adaptaciones en la primera. Este ciclo de selección y respuesta recibe el nombre de [coevolución](#).²⁸⁸ Un ejemplo es la producción de [tetradotoxina](#) por parte del [tritón de Oregón](#) y la evolución de la resistencia a esta toxina en su predador, la [serpiente de jarretera](#). En esta pareja predador-presa, la carrera armamentista evolutiva ([Hipótesis de la Reina Roja](#)) ha tenido como resultado una elevada producción de toxina en el tritón, y un aumento correspondiente de resistencia a ella en la serpiente.²⁸⁹ Un ejemplo de coevolución que no involucra competencia ([Hipótesis del Rey Rojo](#)) son las interacciones simbióticas y mutualistas entre las micorrizas y las raíces de las plantas o las abejas y las plantas que polinizan. Otro ejemplo de entidad que coevoluciona con su huésped son los [virus](#) con las [células](#). Las células suelen desarrollar defensas en su [sistema inmune](#) para evitar infecciones virales, sin embargo los virus deben mutar rápidamente para poder evitar dichas defensas celulares o el sistema inmune del huésped. Por tanto, los virus son las únicas entidades que evolucionan más rápidamente que cualquier otra para su existencia. Los virus son entidades que solamente pueden evolucionar y sobrevivir en las células. Según estudios recientes han venido coevolucionando con las células desde sus orígenes ([protobionte](#)) y por ello su origen es anterior al del [último antepasado común universal](#). Los virus pudieron surgir en esos protobiontes o antes, para luego servir como un medio de [transferencia horizontal de genes](#) (elemento genético móvil) y regular la población de determinados organismos celulares. De hecho nuevos tipos de virus también pudieron ir surgiendo durante diferentes etapas de la evolución, mediante diversos mecanismos moleculares como [recombinaciones](#) entre elementos genéticos móviles con otros virus. Incluso pueden saltar entre diversos organismos celulares y adquirir nuevos huéspedes.²⁹⁰

Especiación

La [especiación](#) (o [cladogénesis](#)) es el proceso por el cual una especie diverge en dos o más especies descendientes.²⁹³ Los biólogos evolutivos ven las especies como fenómenos estadísticos y no como categorías o tipos. Este planteamiento es contrario al aún muy arraigado concepto clásico de especie como una clase de organismos ejemplificados por un «[espécimen tipo](#)» que posee todas las características comunes a dicha especie. En su lugar, una especie se concibe ahora como un linaje que comparte un único [acervo genético](#) y evoluciona independientemente. Según esta descripción, los límites entre especies son difusos, a pesar de que se utilizan propiedades tanto genéticas como morfológicas para ayudar a diferenciar entre linajes estrechamente relacionados.²⁹⁴ De hecho, la definición exacta del término «especie» está todavía en discusión, particularmente para organismos basados en [células procariotas](#),²⁹⁵ es lo que se denomina

«problema de las especies».²⁹⁶ Diversos autores han propuesto [una serie de definiciones](#) basadas en criterios diferentes, pero la aplicación de una u otra es finalmente una cuestión práctica, dependiendo en cada caso concreto de las particularidades del grupo de organismos en estudio.²⁹⁶ Actualmente, la unidad de análisis principal en biología es la [población](#), un conjunto observable de individuos *que interactúan*, en lugar de la especie, un conjunto observable de individuos *que se parecen entre sí*.^[cita requerida]

La especiación ha sido observada en múltiples ocasiones tanto en condiciones de laboratorio controladas como en la naturaleza.²⁹⁷ En los organismos que se reproducen sexualmente, la especiación es el resultado de un aislamiento reproductivo seguido de una divergencia genealógica. Hay cuatro modalidades de especiación. La más habitual en los animales es la [especiación alopátrica](#), que tiene lugar en poblaciones que quedan geográficamente aisladas, como en el caso de la [fragmentación de hábitat](#) o las migraciones. En estas condiciones, la selección puede causar cambios muy rápidos en la apariencia y el comportamiento de los organismos.²⁹⁸²⁹⁹ Debido a los procesos de selección y deriva genética, la separación de poblaciones puede tener como resultado la aparición de descendientes que no se pueden reproducir entre ellos.³⁰⁰

La segunda modalidad de especiación es la [especiación peripátrica](#), que tiene lugar cuando poblaciones pequeñas quedan aisladas en un nuevo medio. Se diferencia de la especiación alopátrica en que las poblaciones aisladas son numéricamente mucho menores que la población madre. Esto causa una especiación rápida por medio de la aceleración de la deriva genética y la selección en un acervo génico pequeño, proceso conocido como el [efecto fundador](#).³⁰¹

La tercera modalidad de especiación es la [especiación parapátrica](#). Se parece a la especiación peripátrica en que una pequeña población coloniza un nuevo hábitat, pero se diferencia en que no hay ninguna separación física entre las dos poblaciones. En cambio, la especiación es el resultado de la evolución de mecanismos que reducen el flujo génico entre ambas poblaciones.²⁹³ Generalmente, esto ocurre cuando ha habido un cambio drástico en el medio dentro del hábitat de la especie madre. Un ejemplo es la hierba [Anthoxanthum odoratum](#), que puede sufrir una especiación parapátrica en respuesta a contaminación metálica localizada proveniente de minas.³⁰² En este caso, evolucionan plantas con una resistencia a niveles altos de metales en el suelo; el aislamiento reproductivo ocurre porque la selección favorece una época de floración distinta a la de la especie madre para las nuevas plantas, que no pueden perder entonces por hibridación los genes que les otorgan la resistencia. La selección en contra de los híbridos puede reforzarse por la diferenciación de los rasgos que promueven la reproducción entre miembros de la misma especie, así como por el aumento de las diferencias de apariencia en el área geográfica en la que la se solapan.³⁰³

Finalmente, en la [especiación simpátrica](#), las especies divergen sin que haya aislamiento geográfico o cambios en el hábitat. Esta modalidad es rara, pues incluso una pequeña cantidad de flujo génico puede eliminar las diferencias genéticas entre partes de una población.³⁰⁴ En general, en los animales, la especiación simpátrica requiere la evolución de diferencias genéticas y un apareamiento no aleatorio, para que se pueda desarrollar un aislamiento reproductivo.³⁰⁵

Un tipo de especiación simpátrica es el cruce de dos especies relacionadas para producir una nueva especie híbrida. Esto no es habitual en los animales, porque los cromosomas homólogos de progenitores de especies diferentes no pueden aparearse con éxito durante la meiosis. Es más habitual en las plantas, que duplican a menudo su número de cromosomas para formar poliploides.³⁰⁶ Esto permite a los cromosomas de cada especie parental formar una pareja complementaria durante la meiosis, ya que los cromosomas de cada padre ya son representados por una pareja.³⁰⁷ Un ejemplo de este tipo de especiación tuvo lugar cuando las especies vegetales [Arabidopsis thaliana](#) y [Arabidopsis arenosa](#) se cruzaron para producir la nueva especie [Arabidopsis suecica](#).³⁰⁸ Esto tuvo lugar hace aproximadamente 20 000 años,³⁰⁹ y el proceso de especiación ha sido reproducido en el laboratorio, lo que ha permitido estudiar los

mecanismos genéticos implicados en este proceso.³¹⁰ De hecho, la duplicación de cromosomas dentro de una especie puede ser una causa habitual de aislamiento reproductivo, pues la mitad de los cromosomas duplicados quedarán sin pareja cuando se aparean con los de organismos no duplicados.²⁹⁶

Los episodios de especiación son importantes en la teoría del [equilibrio puntuado](#), que explica la presencia en el registro fósil de rápidos momentos de especiación intercalados con periodos relativamente largos de estasis, durante los que las especies permanecen prácticamente sin modificar.⁷ En esta la teoría, la especiación está relacionada con la evolución rápida, y la selección natural y la deriva genética actúan de forma particularmente intensa sobre los organismos que sufren una especiación en hábitats nuevos o pequeñas poblaciones. Como resultado de ello, los periodos de estasis del registro fósil corresponden a la población madre, y los organismos que sufren especiación y evolución rápida se encuentran en poblaciones pequeñas o hábitats geográficamente restringidos, por lo que raramente quedan preservados en forma de fósiles.³¹¹

Extinción

La extinción es la desaparición de una especie entera. No es un acontecimiento inusual,³¹² y, de hecho, la práctica totalidad de especies animales y vegetales que han vivido en la Tierra están actualmente extinguidas,³¹³ por lo que parece que la extinción es el destino final de todas las especies.³¹⁴ Las extinciones tienen lugar continuamente durante la historia de la vida, aunque el ritmo de extinción aumenta drásticamente en los ocasionales [eventos de extinción](#).³¹⁵ La [extinción del Cretácico-Terciario](#), durante la cual se extinguieron los dinosaurios, es la más conocida, pero la anterior [extinción Permo-Triásica](#) fue aún más severa, causando la extinción de casi el 96 % de las especies.³¹⁵ La [extinción del Holoceno](#) todavía dura y está asociada con la expansión de la humanidad por el globo terrestre en los últimos milenios. El ritmo de extinción actual es de 100 a 1000 veces mayor que el ritmo medio, y hasta un 30 % de las especies pueden desaparecer a mediados del siglo XXI.³¹⁶ Las actividades humanas son actualmente la causa principal de la extinción;³¹⁷ es posible que el [calentamiento global](#) la acelere aún más en el futuro.³¹⁸

Las causas de la extinción determinan su impacto en la evolución.³¹⁵ Las mayoría de las extinciones, que tienen lugar continuamente, podrían ser el resultado de la competencia entre especies por recursos limitados ([exclusión competitiva](#)).³ Si la competencia entre especies altera la probabilidad de extinción, se podría considerar la [selección de especies](#) como un nivel de la selección natural.²³⁷ Las extinciones masivas intermitentes también son importantes, pero en lugar de actuar como fuerza selectiva, reducen drásticamente la diversidad de manera indiscriminada y promueven explosiones de [rápida evolución y especiación](#) en los supervivientes.³¹⁹

Microevolución y macroevolución

[Microevolución](#) es un término usado para referirse a cambios en pequeña escala de las frecuencias génicas en una población durante el transcurso de varias generaciones. La adaptación de los insectos al uso de [plaguicidas](#) o la variación del color de piel de los humanos son ejemplos de microevolución.³²⁰³²¹ Estos cambios pueden deberse a varios procesos: mutación, flujo génico, deriva génica o selección natural.³²⁰ La [genética de poblaciones](#) es una rama de la biología evolutiva aplica métodos [bioestadísticos](#) al estudio de los procesos de la microevolución, como el color de la piel en la población mundial.

Los cambios a mayor escala, desde la [especiación](#) hasta las grandes transformaciones evolutivas ocurridas en largos periodos, son comúnmente denominados [macroevolución](#).

La evolución de los anfibios a partir de un grupo de peces óseos es un ejemplo de macroevolución. Los biólogos no acostumbran hacer una separación absoluta entre macroevolución y microevolución, pues consideran que macroevolución es simplemente microevolución acumulada durante escalas de tiempo grandes.³²² Una minoría de teóricos, sin embargo, considera que los mecanismos de la teoría sintética para la microevolución no bastan para hacer esa extrapolación y que se necesitan otros mecanismos. La teoría de los equilibrios puntuados, propuesta por Gould y Eldredge, intenta explicar ciertas tendencias macroevolutivas que se observan en el registro fósil.³²³

Filogenia

La **filogenia** es la relación de parentesco entre **especies** o **taxones** en general.³²⁴ Aunque el término también aparece en **lingüística histórica** para referirse a la clasificación de las lenguas humanas según su origen común, el término se utiliza principalmente en su sentido biológico. La **filogenética** es una disciplina de la **biología evolutiva** que se ocupa de comprender las relaciones históricas entre diferentes grupos de organismos a partir de la distribución en un árbol o **cladograma** dicotómico de los caracteres derivados (**sinapomorfias**) de un antecesor común a dos o más taxones que contiene aquellos caracteres **plesiomórficos** en común.^[cita requerida]

Monofilia, parafilia y polifilia

Un grupo formado por un ancestro y todos sus descendientes se denomina **monofilético**, también llamado **clado**. Al grupo al que se le ha excluido alguno de sus descendientes se lo llama **parafilético**. Los grupos formados por los descendientes de más de un ancestro se denominan **polifiléticos**. Por ejemplo, se cree que las **aves** y los **reptiles** descienden de un único ancestro común, luego este grupo taxonómico (amarillo en el diagrama) es considerado **monofilético**. Los reptiles actuales como grupo también tienen un ancestro común a todos ellos, pero ese grupo (reptiles modernos) no incluye a todos los descendientes de tal ancestro porque se está dejando a las aves fuera (solo incluye los de color **cian** en el diagrama), un grupo así decimos que es **parafilético**. Un grupo que incluyera a los vertebrados de **sangre caliente** contendría solo a los mamíferos y las aves (rojo/naranja en el diagrama) y sería **polifilético**, porque entre los miembros de este agrupamiento no está el más reciente ancestro común de ellos. Los animales de sangre caliente son todos descendientes de un ancestro de sangre fría. La condición endotérmica ("sangre caliente") ha aparecido dos veces, independientemente, en el ancestro de los mamíferos, por un lado, y en el de las aves (y quizá algunos o todos los dinosaurios), por otro.

Algunos autores sostienen que la diferencia entre grupos parafiléticos y polifiléticos es sutil, y prefieren llamar a estos dos tipos de ensamblajes como "no monofiléticos". Muchos **taxones** largamente reconocidos de plantas y animales resultaron ser no monofiléticos según los análisis de filogenia hechos en las últimas décadas, por lo que muchos científicos recomendaron abandonar su uso, ejemplos de estos taxones son **Prokaryota**, **Protista**, **Pisces**, **Reptilia**, **Pteridophyta**, **Dicotyledoneae**, y varios otros más. Como su uso está muy extendido por haber sido tradicionalmente reconocidos, y porque muchos científicos consideran a los taxones parafiléticos válidos (discusión que

aún no está terminada en el ambiente científico, el ejemplo más claro de un taxón que muchos desean conservar quizás sean los [reptiles](#)), a veces se indica el nombre del taxón, con la salvedad de que su nombre se pone entre comillas, para indicar que el taxón no se corresponde con un clado.

Ampliación de la síntesis moderna

En las últimas décadas se ha hecho evidente que los patrones y los mecanismos evolutivos son mucho más variados que los que fueran postulados por los pioneros de la Biología evolutiva (Darwin, Wallace o Weismann) y los arquitectos de la teoría sintética (Dobzhansky, Mayr y Huxley, entre otros). Los nuevos conceptos e información en la biología molecular del desarrollo, la sistemática, la geología y el registro fósil de todos los grupos de organismos necesitan ser integrados en lo que se ha denominado «síntesis evolutiva ampliada». Los campos de estudio mencionados muestran que los fenómenos evolutivos no pueden ser comprendidos solamente a través de la extrapolación de los procesos observados a nivel de las poblaciones y especies modernas.^{[325326327328111](#)} En las próximas secciones se presentan los aspectos considerados como la ampliación de la síntesis moderna.

Paleobiología y tasas de evolución

En el momento en que Darwin propuso su teoría de evolución, caracterizada por modificaciones pequeñas y sucesivas, el registro fósil disponible era todavía muy fragmentario y no se habían hallado fósiles previos al período [Cámbrico](#). El dilema de Darwin, o sea, la inexistencia aparente de registros fósiles del [Precámbrico](#), fue utilizado como el principal argumento en contra de su propuesta de que todos los organismos de la Tierra provienen de un antepasado común.^{[3](#)}

Además de la ausencia de fósiles antiguos, a Darwin también le preocupaba la carencia de formas intermedias o enlaces conectores en el registro fósil, lo cual desafiaba su visión gradualística de la especiación y de la evolución. De hecho en tiempos de Darwin, con la excepción de [Archaeopteryx](#), que muestra una mezcla de características de ave y de reptil, virtualmente no se conocían otros ejemplos de formas intermedias o [eslabones perdidos](#), como se los denominó coloquialmente.^{[3](#)}

Incluso en 1944, cuando se publicó el libro de Simpson *Tempo and mode in evolution*, no se conocían todavía fósiles del Precámbrico y solo se disponía de unos pocos ejemplos de formas intermedias en el registro fósil que enlazaran las formas antiguas con las modernas. Desde entonces los científicos han explorado el período Precámbrico con detalle y se sabe que la vida es mucho más antigua de lo que se creía en los tiempos de Darwin. También se sabe que esas antiguas formas de vida fueron los ancestros de todos los organismos aparecidos posteriormente en el planeta. Asimismo desde finales del siglo xx se han descubierto, descrito y analizado una gran cantidad de ejemplos representativos de formas fósiles intermedias que enlazan a los principales grupos de vertebrados e, incluso, fósiles de las primeras [plantas con flor](#).^{[8152](#)} Como resultado de estos y otros avances científicos, ha surgido una nueva disciplina de la [Paleontología](#), denominada [Paleobiología](#).^{[81325332333334335336](#)}

Un ejemplo de [forma transicional](#) entre los peces y los anfibios es el género extinto [Panderichthys](#), que habitó la tierra hace unos 370 millones de años y es el enlace intermedio entre [Eustenopteron](#) (género de peces de 380 millones de años) y [Acanthostega](#) (anfibios de hace 363 millones de años).^{[337](#)} Entre los animales terrestres surgió el género [Pederpes](#) hace 350 millones de años, que conecta a los principales

anfibios acuáticos del [Devónico superior](#) con los [tetrapodos](#) tempranos.³³⁸ Asimismo, la historia evolutiva de varios grupos de organismos extintos, tales como los dinosaurios, ha sido reconstruida con notable detalle.³³⁹ Un ejemplo de eslabón entre los sinápsidos no mamíferos y los mamíferos es el [Thrinaxodon](#), un sinápsido con características de mamífero que habitó el planeta hace 230 millones de años.³⁴⁰ El [Microraptor](#), un [dromeosáurido](#) con cuatro alas que podía planear y que vivió hace 126 millones de años, representa un estado intermedio entre los [terópodos](#) y las primitivas aves voladoras como *Archaeopteryx*.³⁴¹ Una forma transicional entre los mamíferos terrestres y la [vaca marina](#) es [Pezosiren](#), un [sirénido](#) cuadrúpedo primitivo con adaptaciones terrestres y acuáticas que vivió hace 50 millones de años.³⁴² Los mamíferos terrestres con [pezuñas](#) y las [ballenas](#) se hallan conectados a través de los géneros extintos [Ambulocetus](#) y [Rodhocetus](#) que habitaron el planeta hace 48 a 47 millones de años.³⁴³ Para finalizar esta enumeración de ejemplos de formas transicionales, el ancestro común de los [chimpancés](#) y de los seres humanos es el género [Sahelanthropus](#), un [homínido](#) con aspecto de mono que exhibía un mosaico de caracteres de chimpancé y de [hominino](#) y que habitó África hace 7 a 5 millones de años.³⁴⁴

En su libro *Variation and evolution in plants* (1950), Stebbins también se lamentaba por la ausencia de un registro fósil que permitiera comprender el origen de las primeras plantas con flores, las [angiospermas](#). De hecho, el propio Darwin caracterizó al origen de las angiospermas como un «abominable misterio». No obstante, este vacío de conocimiento está siendo rápidamente completado con los descubrimientos realizados desde fines del siglo xx y hasta la actualidad. En 1998 se descubrió en [China](#), en los estratos provenientes del [Jurásico Superior](#) (de más de 125 millones de años de antigüedad), un [fósil](#) de un eje con frutos, que se ha denominado [Archaeofructus](#).³⁴⁵ Este descubrimiento, que permite establecer la edad de las angiospermas más antiguas, hizo mundialmente famosa a la [Formación Yixian](#), donde fue hallado este fósil. En la misma formación se encontraron el fósil de otra angiosperma, [Sinocarpus](#),³⁴⁶ y, en 2007, una flor que presenta la organización típica de las angiospermas, con la presencia de [tépalos](#), [estambres](#) y [gineceo](#). Esta especie ha sido bautizada como [Euanthus](#) (del griego, «flor verdadera») por sus descubridores, y demuestra que en el [Cretácico inferior](#) ya existían flores como las de las angiospermas actuales.³⁴⁷

Causas ambientales de las extinciones masivas

Darwin no solo consideró el origen, sino también la disminución y la desaparición de las especies; propuso que la competencia interespecífica por recursos limitados era una causa importante de la extinción de poblaciones y especies: durante el tiempo evolutivo, las especies superiores surgirían para reemplazar a especies menos adaptadas. Esta perspectiva ha cambiado en los últimos años, con una mejor comprensión de las causas de las [extinciones masivas](#), episodios de la historia de la Tierra, donde parecen no cumplirse las «reglas» de la selección natural.³¹⁵³ Mayr planteó la nueva perspectiva en su libro *Animal species and evolution*, en el que señaló que la extinción debe considerarse como uno de los fenómenos evolutivos más conspicuos. Mayr discutió las causas de los eventos de extinción y especuló que la aparición de nuevas enfermedades, la invasión de un ecosistema por otras especies o los cambios en el ambiente biótico pueden ser los responsables:

Esta hipótesis, no sustentada por hechos probados cuando fue propuesta, ha adquirido desde entonces un considerable apoyo. El término «extinción masiva», mencionado por Mayr³⁴⁹ sin una definición asociada, se utiliza cuando una gran cantidad de especies se extinguen en un plazo geológicamente breve; los eventos pueden estar relacionados con

una causa única o con una combinación de causas, y las especies extintas son plantas y animales de todo tamaño, tanto marinos como terrestres.³³³ Al menos han ocurrido cinco extinciones masivas: la [extinción masiva del Cámbrico-Ordovícico](#), las [extinciones masivas del Ordovícico-Silúrico](#), la [extinción masiva del Devónico](#), la [extinción masiva del Pérmico-Triásico](#) y la [extinción masiva del Cretácico-Terciario](#).³⁵⁰

La extinción biológica que se produjo en el Pérmico-Triásico hace unos 250 millones de años representa el más grave evento de extinción en los últimos 550 millones de años. Se estima que en este evento se extinguieron alrededor del 70 % de las familias de vertebrados terrestres, muchas gimnospermas leñosas y más del 90 % de las especies oceánicas. Se han propuesto varias causas para explicar este evento, como el vulcanismo, el impacto de un asteroide o un cometa, la anoxia oceánica y el cambio ambiental. No obstante, es aparente en la actualidad que las gigantescas erupciones volcánicas, que tuvieron lugar durante un intervalo de tiempo de sólo unos pocos cientos de miles de años, fueron la causa principal de la catástrofe de la biosfera durante el Pérmico tardío.³⁵¹ El límite Cretácico-Terciario registra el segundo mayor evento de extinción masivo. Esta catástrofe mundial acabó con el 70 % de todas las especies, entre las cuales los dinosaurios son el ejemplo más popularmente conocido. Los pequeños mamíferos sobrevivieron para heredar los nichos ecológicos vacantes, lo que permitió el ascenso y la radiación adaptativa de los linajes que en última instancia se convertirían en [Homo sapiens](#)³³⁴ y otras especies actuales. Los paleontólogos han propuesto numerosas hipótesis para explicar este evento; las más aceptadas en la actualidad son las del impacto de un asteroide³⁵² y la de fenómenos de vulcanismo.³³⁴

En resumen, la hipótesis de los trastornos ambientales como causas de las extinciones masivas ha sido confirmada, lo cual indica que si bien gran parte de historia de la evolución puede ser gradual, de vez en cuando ciertos acontecimientos catastróficos han marcado su ritmo de fondo. Es evidente que los pocos «afortunados sobrevivientes» determinan los subsecuentes patrones de evolución en la historia de la vida.³³¹⁵

«Las causas reales de la extinción de cualquier especie de fósil presumiblemente siempre seguirán siendo inciertas... Es cierto, sin embargo, que cualquier evento grave de extinción está siempre correlacionado con un trastorno ambiental importante» (Mayr, 1963).³⁴⁸

Referencias

1. ↑ [«Evolution Resources at the National Academies: Definitions»](#). *National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine*. Consultado el 28 de marzo de 2021.
2. ↑ Hall, B. K., Hallgrímsson, B. (2008). [Strickberger's Evolution](#) (4th edición). Jones & Bartlett. p. 762. ISBN 0763700665. Archivado desde [el original](#) el 28 de junio de 2012.
3. ↑ Saltar a: [a](#) [b](#) [c](#) [d](#) [e](#) [f](#) [g](#) [h](#) [i](#) [j](#) [k](#) [l](#) [m](#) [n](#) Kutschera, U., Karl J. Niklas (2004). [«The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis»](#). *Naturwissenschaften* (en inglés) **91** (6): 255-276. doi:10.1007/s00114-004-0515-y.
4. ↑ [Hall y Hallgrímsson, 2008](#)
5. ↑ Cracraft, Joel.; Donoghue, Michael J. (2004). [Assembling the tree of life](#). Oxford University Press. p. 33. ISBN 1-4237-2073-3. OCLC 61342697. Consultado el 10 de octubre de 2020.
6. ↑ [NAS 2008](#), p. 17 [Archivado](#) el 30 de junio de 2015 en [Wayback Machine](#).

7. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Eldredge, N. & S. J. Gould, 1972. «[Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism](#)» En: T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper. pp. 82-115.
8. ↑ Courtland, Rachel (2 de julio de 2008). «[Did newborn Earth harbour life?](#)». *New Scientist*. Consultado el 27 de septiembre de 2014.
9. ↑ [A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land](#). BMC.
10. ↑ [Phylogenomics of 10,575 genomes reveals evolutionary proximity between domains Bacteria and Archaea](#). Nature.
11. ↑ Bonnett, Charles (1762). *Consideration sur les corps organisés*. Amsterdam: Marc Michel-Rey.
12. ↑ Richards, R. (1993). [The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory](#). The University of Chicago Press. p. 10.
13. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Mayr, Ernst (1982). [The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance](#) (en inglés). Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 0-674-36445-7.
14. ↑ Darwin, C. (1872) *On the origin of species* (6.^a ed.). John Murray, Londres.
15. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Darwin, Charles; Wallace, Alfred Russel (1858). «[On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection](#)». *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 3: 45-62.
16. ↑ Córdón, Faustino (1982). [La evolución conjunta de los animales y su medio](#). Anthropos Editorial. p. 15. ISBN 9788485887064.
17. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Darwin, Charles (1859), [On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life](#) (1.^a edición), Londres: John Murray.
18. ↑ BBC Mundo (10 de marzo de 2019): [Al-Jahiz, el filósofo musulmán que tuvo la idea de la evolución 1.000 años antes que Darwin](#). BBC Mundo. Consultado el 10 de marzo de 2019. [En esta fuente hay una errata obvia en la fecha de nacimiento de Al-Jahiz, el año 77, el correcto es [ca.](#) 776]
19. ↑ Álvarez, Fernando (2007). «["El Libro de los Animales" de al-Jahiz, un esbozo evolucionista del siglo IX](#)». *eVOLUCIÓN* 2 (1): 25-29.
20. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Mayr, E. (1993) «What was the evolutionary synthesis?» *Trends Ecol Evol* 8:31-34.
21. ↑ Mayr, E. (2001) *What evolution is*. Basic Books, Nueva York. ISBN 0-465-04426-3
22. ↑ Mahner, M., Bunge, M. (1997) *Foundations of biophilosophy*. Springer, Berlín, Heidelberg, Nueva York. ISBN 3-540-61838-4
23. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Futuyma, Douglas J., ed. (1999). «[Evolution, Science, and Society: Evolutionary Biology and the National Research Agenda](#)» (Executive summary). New Brunswick, New Jersey: Office of University Publications, Rutgers, The State University of New Jersey. OCLC 43422991. Archivado desde [el original](#) el 31 de enero de 2012. Consultado el 24 de noviembre de 2014.
24. ↑ «[Evolution Resources at the National Academies: Evolution and Society](#)». *National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine*. Consultado el 28 de marzo de 2021.
25. ↑ [Saltar a:^a ^b ^c](#) «[Evolution Resources at the National Academies: Science and Religion](#)». *National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine*. Consultado el 28 de marzo de 2021.

26. ↑ Penny, D.; Poole, A. (1999). «The nature of the last universal common ancestor». *Curr. Opin. Genet. Dev.* **9** (6): 672-77. [PMID 10607605](#). [doi:10.1016/S0959-437X\(99\)00020-9](#).
27. ↑ Baptiste, E.; Walsh, D. A. (2005). «Does the 'Ring of Life' ring true?». *Trends Microbiol.* **13** (6): 256-61. [PMID 15936656](#). [doi:10.1016/j.tim.2005.03.012](#).
28. ↑ «Biogeography: Wallace and Wegener». *Understanding evolution* (en inglés). Universidad de Berkeley. Consultado el 12 de julio de 2018.
29. ↑ «Homologies». *Understanding evolution* (en inglés). Universidad de Berkeley. Consultado el 14 de julio de 2018.
30. ↑ «Learning about evolutionary history». *Understanding evolution* (en inglés). Universidad de Berkeley. Consultado el 17 de julio de 2018.
31. ↑ Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*, [Columbia University Press](#), New York.
32. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Doolittle, W. F.; Baptiste, E. (febrero de 2007). «Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (7): 2043-9. [PMC 1892968](#). [PMID 17261804](#). [doi:10.1073/pnas.0610699104](#).
33. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Kunin, V.; Goldovsky, L.; Darzentas, N.; Ouzounis, C. A. (2005). «The net of life: reconstructing the microbial phylogenetic network». *Genome Res.* **15** (7): 954-9. [PMC 1172039](#). [PMID 15965028](#). [doi:10.1101/gr.3666505](#).
34. ↑ Jablonski, D. (1999). «The future of the fossil record». *Science* **284** (5423): 2114-16. [PMID 10381868](#). [doi:10.1126/science.284.5423.2114](#).
35. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Mason, S. F. (1984). «Origins of biomolecular handedness». *Nature* **311** (5981): 19-23. [PMID 6472461](#). [doi:10.1038/311019a0](#).
36. ↑ Wolf, Y. I.; Rogozin, I. B.; Grishin, N. V.; Koonin, E. V. (2002). «Genome trees and the tree of life». *Trends Genet.* **18** (9): 472-79. [PMID 12175808](#). [doi:10.1016/S0168-9525\(02\)02744-0](#).
37. ↑ Varki, A.; Altheide, T. K. (2005). «Comparing the human and chimpanzee genomes: searching for needles in a haystack». *Genome Res.* **15** (12): 1746-58. [PMID 16339373](#). [doi:10.1101/gr.3737405](#).
38. ↑ Kover, Paula. «The five most common misunderstandings about evolution». *The Conversation* (en inglés). Consultado el 17 de julio de 2018.
39. ↑ Peretó, J. (2005). «Controversies on the origin of life». *Int. Microbiol.* **8** (1): 23-31. [PMID 15906258](#).
40. ↑ Alberts, J. y col. (2002). *Molecular Biology of the Cell*, 4.^a edición, Routledge, [ISBN 0-8153-3218-1](#).
41. ↑ Luisi, P. L., Ferri, F., Stano, P. (2006). «Approaches to semi-synthetic minimal cells: a review». *Naturwissenschaften* **93** (1): 1-13. [PMID 16292523](#). [doi:10.1007/s00114-005-0056-z](#).
42. ↑ Trevors, J. T., Abel, D. L. (2004). «Chance and necessity do not explain the origin of life». *Cell Biol. Int.* **28** (11): 729-39. [PMID 15563395](#). [doi:10.1016/j.cellbi.2004.06.006](#). Forterre, P., Benachenhou-Lahfa, N., Confalonieri, F., Duguet, M., Elie, C., Labedan, B. (1992). «The nature of the last universal ancestor and the root of the tree of life, still open questions». *BioSystems* **28** (1-3): 15-32. [PMID 1337989](#). [doi:10.1016/0303-2647\(92\)90004-I](#).
43. ↑ Cowen, R. (2000). *History of Life* (en inglés) (3rd edición). Blackwell Science. p. 6. [ISBN 0632044446](#).
44. ↑ Orgel, L. E. (octubre de 1994). «The origin of life on the earth» (PDF). *Scientific American* (en inglés) **271** (4): 76-

83. [PMID 7524147](#). [doi:10.1038/scientificamerican1094-76](#). Consultado el 30 de agosto de 2008.
45. [↑](#) Joyce, G. F. (2002). «The antiquity of RNA-based evolution». *Nature* **418** (6894): 214-21. [PMID 12110897](#). [doi:10.1038/418214a](#).
46. [↑](#) Trevors, J. T., Psenner, R. (2001). «From self-assembly of life to present-day bacteria: a possible role for nanocells». *FEMS Microbiol. Rev.* **25** (5): 573-82. [PMID 11742692](#). [doi:10.1111/j.1574-6976.2001.tb00592.x](#).
47. [↑](#) Beech, Martin (2016). *The Pillars of Creation: Giant Molecular Clouds, Star Formation, and Cosmic Recycling* (en inglés). Springer. pp. 239-241. [ISBN 9783319487755](#).
48. [↑](#) Shen, Y. y Buick, R. (2004). «[The antiquity of microbial sulfate reduction](#)». *Earth-Science Reviews* **64**: 243-272. Archivado desde [el original](#) el 11 de agosto de 2011. Consultado el 16 de mayo de 2010.
49. [↑](#) Allen P. Nutman, Vickie C. Bennett, Clark R. L. Friend, Martin J. Van Kranendonk & Allan R. Chivas, Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures, *Nature* (2016).
50. [↑](#) Dodd, Matthew S.; Papineau, Dominic; Grenne, Tor; Slack, John F.; Rittner, Martin; Pirajno, Franco; O'Neil, Jonathan; Little, Crispin T. S. (2 de marzo de 2017). «[Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates](#)». *Nature* (en inglés) **543** (7643): 60-64. [ISSN 0028-0836](#). [doi:10.1038/nature21377](#). Consultado el 13 de junio de 2017.
51. [↑](#) Shen, Y., Buick, R., Canfield, D. E. (2001) Isotopic evidence for microbial sulphate reduction in the early Archean era. *Nature* 410:77-81.
52. [↑](#) [Saltar a:](#) [a](#) [b](#) [c](#) Knoll, A. H. (2003) *Life on a young planet: the first three billion years of evolution on earth*. Princeton University Press, Princeton, N.J. [ISBN 0-691-12029-3](#)
53. [↑](#) Lang, B., Gray, M., Burger, G. (1999). «Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes». *Annu Rev Genet* **33**: 351-97. [PMID 10690412](#). [doi:10.1146/annurev.genet.33.1.351](#).
McFadden, G (1999). «Endosymbiosis and evolution of the plant cell». *Curr Opin Plant Biol* **2** (6): 513-19. [PMID 10607659](#). [doi:10.1016/S1369-5266\(99\)00025-4](#).
54. [↑](#) [Saltar a:](#) [a](#) [b](#) Cavalier-Smith, T. (2006). «[Cell evolution and Earth history: stasis and revolution](#)». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **361** (1470): 969-1006. [PMC 1578732](#). [PMID 16754610](#). [doi:10.1098/rstb.2006.1842](#).
55. [↑](#) Schopf, J. (2006). «[Fossil evidence of Archaean life](#)». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **361** (1470): 869-85. [PMC 1578735](#). [PMID 16754604](#). [doi:10.1098/rstb.2006.1834](#).
Altermann, W., Kazmierczak, J. (2003). «Archean microfossils: a reappraisal of early life on Earth». *Res Microbiol* **154** (9): 611-17. [PMID 14596897](#). [doi:10.1016/j.resmic.2003.08.006](#).
56. [↑](#) Schopf, J. W. (1994). «[Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic](#)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **91** (15): 6735-42. [PMC 44277](#). [PMID 8041691](#). [doi:10.1073/pnas.91.15.6735](#).
57. [↑](#) Imachi, Hiroyuki, et al. [Isolation of an archaeon at the prokaryote-eukaryote interface](#). bioRxiv (2019): 726976.
58. [↑](#) Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka et al. 2016-2017, [Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity](#). *Nature* 541, 353–358 (19 January 2017) [doi:10.1038/nature21031](#)

59. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Williams, Tom & Cox, Cymon & Foster, Peter & Szollosi, Gergely & Embley, T.. (2020). [Phylogenomics provides robust support for a two-domains tree of life](#). *Nature Ecology & Evolution*. 4. 1-10. 10.1038/s41559-019-1040-x.
60. ↑ Martin, W. (2005). «The missing link between hydrogenosomes and mitochondria». *Trends Microbiol.* **13** (10): 457-59. [PMID 16109488](#). [doi:10.1016/j.tim.2005.08.005](#).
61. ↑ Bell PJ (September 2001). «Viral eukaryogenesis: was the ancestor of the nucleus a complex DNA virus?». *Journal of Molecular Evolution* **53** (3): 251-6. [Bibcode:2001JMolE..53..251L](#). [PMID 11523012](#). [doi:10.1007/s002390010215](#).
62. ↑ Takemura M (May 2001). «Poxviruses and the origin of the eukaryotic nucleus». *Journal of Molecular Evolution* **52** (5): 419-25. [Bibcode:2001JMolE..52..419T](#). [PMID 11443345](#). [doi:10.1007/s002390010171](#).
63. ↑ [Saltar a:^a ^b ^c](#) Jürgen F. H. Strassert, Iker Irisarri, Tom A. Williams & Fabien Burki (2021). [A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids](#).
64. ↑ Olivier De Clerck et al. 2012 [Diversity and Evolution of Algae Primary Endosymbiosis](#). Advances in Botanical Research, Volume 64, Elsevier Ltd. ISSN 0065-2296, <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-391499-6.00002-5>
65. ↑ Taylor, F.J.R. 1974, [Implications and extensions of the Serial Endosymbiosis Theory of the origin of eukaryotes](#) *Taxon* 23 (2/3): 229-258.
66. ↑ Emma T. Steenkamp y otros. (2006). The Protistan Origins of Animals and Fungi. *Molecular Biology and Evolution* 23(1):93-106
67. ↑ [A Phylogenomic Investigation into the Origin of Metazoa](#) Oxford Academic.
68. ↑ Elisabeth Hehenberger et al. [Novel Predators Reshape Holozoan Phylogeny and Reveal the Presence of a Two-Component Signaling System in the Ancestor of Animals](#). Science Direct.
69. ↑ [Organism motility in an oxygenated shallow-marine environment 2.1 billion years ago](#). PNAS.
70. ↑ Knoll, A. H. (1999). «A new molecular window on early life.» *Science* 285:1025-1026.
71. ↑ Martin, W., Russell, M. J. (2003). «On the origins of cells: a hypothesis for the evolutionary transitions from abiotic geochemistry to chemoautotrophic prokaryotes, and from prokaryotes to nucleated cells.» *Philos Trans R Soc Lond B* 358:59-85.
72. ↑ El Albani, Abderrazak (2014). [«The 2.1 Ga Old Francevillian Biota: Biogenicity, Taphonomy and Biodiversity»](#). *PLoS ONE* **9** (6). [doi:10.1371/journal.pone.0099438](#).
73. ↑ DeLong, E., Pace, N. (2001). «Environmental diversity of bacteria and archaea». *Syst Biol* **50** (4): 470-8. [PMID 12116647](#). [doi:10.1080/106351501750435040](#).
74. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Narbonne, Guy (junio de 2006). [«The Origin and Early Evolution of Animals»](#). Department of Geological Sciences and Geological Engineering, Queen's University. Archivado desde [el original](#) el 24 de julio de 2015. Consultado el 10 de marzo de 2007.
75. ↑ Droser y Gehling 2008. «Synchronous Aggregate Growth in an Abundant New Ediacaran Tubular Organism.» *Science* 319: 1660-1662.
76. ↑ Kaiser, D. (2001). «Building a multicellular organism». *Annu. Rev. Genet.* **35**: 103-23. [PMID 11700279](#). [doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.090145](#).
77. ↑ Valentine, J. W., Jablonski, D., Erwin, D. H. (1 de marzo de 1999). [«Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion»](#). *Development* **126** (5): 851-9. [PMID 9927587](#).

78. ↑ Ohno, S. (1997). «The reason for as well as the consequence of the Cambrian explosion in animal evolution». *J. Mol. Evol.* 44 supl. 1: S23-7. [PMID 9071008](#). [doi:10.1007/PL000000055](#).
79. ↑ Valentine, J., Jablonski, D. (2003). «[Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective](#)». *Int. J. Dev. Biol.* 47 (7-8): 517-22. [PMID 14756327](#).
80. ↑ Waters, E. R. (2003). «Molecular adaptation and the origin of land plants». *Mol. Phylogenet. Evol.* 29 (3): 456-63. [PMID 14615186](#). [doi:10.1016/j.ympev.2003.07.018](#).
81. ↑ Saltar a:^a ^b Schloss, P., Handelsman, J. (2004). «[Status of the microbial census](#)». *Microbiol Mol Biol Rev* 68 (4): 686-91. [PMC 539005](#). [PMID 15590780](#). [doi:10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004](#).
82. ↑ [Gayo Marcio Censorino De Die Natali](#), IV, 7. Versión en latín, traducción al francés. Consultada el 10 de julio de 2011.
83. ↑ Couprie, Dirk L. «[Anaximander](#)». Internet Encyclopedia of Philosophy. Consultado el 9 de julio de 2011..
84. ↑ Campbell, Gordon. «[Empedocles](#)». Internet Encyclopedia of Philosophy. Consultado el 9 de julio de 2011.
85. ↑ «[Lucretius and the New Empedocles DAVID SEDLEY \(CAMBRIDGE\) ISSN 1477-3643](#)». [web.archive.org](#). 23 de agosto de 2014. Consultado el 15 de agosto de 2019.
86. ↑ «[Lucretius, De Rerum Natura, BOOK V, line 855](#)». [www.perseus.tufts.edu](#). Consultado el 15 de agosto de 2019.
87. ↑ Sedley, David (2018). Zalta, Edward N., ed. [Lucretius](#) (Winter 2018 edición). Metaphysics Research Lab, Stanford University. p. The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Consultado el 18 de septiembre de 2019.
88. ↑ Campbell, Reader in English Gordon; Campbell, Gordon Lindsay; Lucrèce; Oxford, University of (2003). [Lucretius on Creation and Evolution: A Commentary on De Rerum Natura, Book Five, Lines 772-1104](#) (en inglés). Oxford University Press. [ISBN 978-0-19-926396-7](#). Consultado el 4 de octubre de 2021.
89. ↑ Saltar a:^a ^b ^c ^d «[History of Evolution](#)». Internet Encyclopedia of Philosophy. Archivado desde [el original](#) el 28 de junio de 2019. Consultado el 17 de septiembre de 2019.
90. ↑ Saltar a:^a ^b Singer, Charles (1931). *A Short History of Biology*. Clarendon Press.
91. ↑ Johnston, Ian (1999). «[Section Three: The Origins of Evolutionary Theory](#)». ... *And Still We Evolve: A Handbook on the History of Modern Science*. Liberal Studies Department, Malaspina University College. Archivado desde [el original](#) el 7 de enero de 2017. Consultado el 11 de agosto de 2007.
92. ↑ Saltar a:^a ^b Lovejoy, Arthur (1936). [The Great Chain of Being: A Study of the History of an Idea](#) (en inglés). Harvard University Press. [ISBN 0-674-36153-9](#).
93. ↑ Torrey, Harry Beal; Felin, Frances (1 de marzo de 1937). «[Was Aristotle an Evolutionist?](#)». *The Quarterly Review of Biology* 12 (1): 1-18. [ISSN 0033-5770](#). [doi:10.1086/394520](#). Consultado el 15 de agosto de 2019.
94. ↑ Sedley, David (16 de enero de 2008). [Creationism and Its Critics in Antiquity](#) (en inglés). University of California Press. [ISBN 9780520934368](#). Consultado el 18 de septiembre de 2019.
95. ↑ Edelstein, Ludwig (1944). «[Aristotle and the Concept of Evolution](#)». *The Classical Weekly* 37 (13): 148-150. [ISSN 1940-641X](#). [doi:10.2307/4341872](#). Consultado el 18 de septiembre de 2019.

96. ↑ [Generación de los animales](#), Libro IV.
97. ↑ Ariew, André (2002). «[Platonic and Aristotelian Roots of Teleological Arguments](#)». En Ariew, André; Cummins, Robert; Perlman, Mark, eds. *Functions: New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*. Oxford; New York: [Oxford University Press](#). ISBN 978-0-19-824103-4. LCCN 2002020184. OCLC 48965141.
98. ↑ Mason, Stephen Finney (1962). *A history of the sciences*. Collier books. Science library (New rev. ed edición). Collier Books. Consultado el 15 de agosto de 2019.
99. ↑ [De civitate dei](#), XV, 1
100. ↑ WILLIAM E. CARROLL. «[Creation, Evolution, and Thomas Aquinas](#)». [catholiceducation.org](#).
101. ↑ Chan, Wing-Tsit (1963). *A Source Book In Chinese Philosophy*. Princeton University Press. p. 204. ISBN 0-691-01964-9.
102. ↑ [Needham, Joseph](#); Ronan, Colin Alistair (1995). *The Shorter Science and Civilisation in China: An Abridgement of Joseph Needham's Original Text, Vol. 1*. [Cambridge University Press](#). ISBN 0-521-29286-7.
103. ↑ «[The first theory of evolution is 600 years older than Darwin](#)». *The Vintage News*. 27 de agosto de 2016.
104. ↑ Sapp, Jan (2003). *Genesis: The Evolution of Biology* (en inglés). [Oxford University Press](#). ISBN 0-19-515618-8.
105. ↑ [Saltar a:](#)^a^b^c López Corredoira, M. (2009): “Las implicaciones materialistas de la teoría de Darwin”, *Revista de Medicina y Humanidades*, Nº 2, p. 6 <https://studylib.es/doc/5402190/las-implicaciones-materialistas-de-la-teor%C3%ADa-de-darwin>
106. ↑ Mayr, Ernst (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press. pp. 256–257. ISBN 9780674364455. Consultado el 17 de agosto de 2019.
107. ↑ «[Carl Linnaeus \(1707-1778\)](#)». <https://ucmp.berkeley.edu>.
108. ↑ Province, W. B.; Ernst, Mayr, ed. (1998). *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology* (en inglés). Harvard University Press. ISBN 0-674-27225-0.
109. ↑ «[Erasmus Darwin \(1731-1802\)](#)». *Evolution* (Online exhibit). Berkeley, California: University of California Museum of Paleontology. 4 de octubre de 1995. Archivado desde [el original](#) el 19 de enero de 2012. Consultado el 11 de febrero de 2012.
110. ↑ [Lamarck, 1809](#)
111. ↑ [Saltar a:](#)^a^b^c Gould, Stephen Jay (2002). *The Structure of Evolutionary Theory* (en inglés). Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 0-674-00613-5.
112. ↑ Moya, A. (1989): *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*. Editorial Anthropos, S. A. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco. *Nueva ciencia*, 5. 174 págs. ISBN 84-7658-154-8
113. ↑ Sulloway, Frank J. (June 2009). «Why Darwin rejected intelligent design». *Journal of Biosciences* 34 (2): 173-183. ISSN 0250-5991. PMID 19550032. doi:10.1007/s12038-009-0020-8.
114. ↑ «[Darwin, C. R. to Lubbock, John](#)». *Darwin Correspondence Project*. Cambridge: [University of Cambridge](#). Archivado desde [el original](#) el 15 de diciembre de 2014. Consultado el 1 de diciembre de 2014. Letter 2532, November 22, 1859.

115. ↑ Racine, Valerie, "Essay: The Cuvier-Geoffroy Debate". Embryo Project Encyclopedia (2013-10-07). [Essay: The Cuvier-Geoffroy Debate](#) ISSN 1940-5030 [Essay: The Cuvier-Geoffroy Debate](#)
116. ↑ Étienne Geoffroy Saint Hilaire Collection 1811-1844 Archivado el 7 de enero de 2014 en [Wayback Machine](#).
117. ↑ Browne, E. Janet (2002). *Charles Darwin: Vol. 2 The Power of Place*. Londres: Jonathan Cape. ISBN 0-7126-6837-3.
118. ↑ Larson, Edward J. (2004). [Evolution: The Remarkable History of a Scientific Theory](#) (en inglés). Modern Library. ISBN 0-679-64288-9.
119. ↑ Desmond, Adrian; Moore, James (1994). [Darwin: The Life of a Tormented Evolutionist](#) (en inglés). W. W. Norton & Company. ISBN 0393311503.
120. ↑ Bowler, Peter J. (2003). [Evolution: The History of an Idea](#) (en inglés) (3.^a edición). University of California Press. ISBN 0-52023693-9.
121. ↑ C.V, DEMOS, Desarrollo de Medios, S. A. de (7 de junio de 2009). «[La Jornada: Malthus y Darwin](#)». [www.jornada.com.mx](#). Consultado el 10 de julio de 2020.
122. ↑ Sober, Elliott (16 de junio de 2009). «[Did Darwin write the Origin backwards?](#)». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106** (Suppl 1): 10048-10055. ISSN 0027-8424. PMC 2702806. PMID 19528655. doi:10.1073/pnas.0901109106. Consultado el 31 de diciembre de 2020.
123. ↑ Cowan, Ian (11 de julio de 2008). «[A Trumpy Affair How Wallace stimulated Darwin to publish and be damned](#)». *Proceedings of the Symposium: Wallace and Darwin's Theory of Natural Selection 150 years on - current views*.
124. ↑ Darwin, Charles; Wallace, Alfred (20 de agosto de 1858). «[On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection](#)». *Zoological Journal of the Linnean Society*|*Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*. Zoology **3** (9): 45-62. ISSN 1096-3642. doi:10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x. Archivado desde [el original](#) el 14 de julio de 2007. Consultado el 13 de mayo de 2007.
125. ↑ [Saltar a:](#)^a^b Dawkins, R. (2002) «The reading of the Darwin-Wallace papers commemorated – in the Royal Academy of Arts». *Linnean*, **18**:17-24.
126. ↑ Kutschera, U. (2003) «[A comparative analysis of the Darwin–Wallace papers and the development of the concept of natural selection.](#)» *Theory Biosci.*, **122**:343-359.
127. ↑ «[Thomas Henry Huxley | Biography & Facts](#)». *Encyclopedia Britannica* (en inglés). Consultado el 31 de diciembre de 2020.
128. ↑ [Saltar a:](#)^a^b Wallace, A. R. (1889) *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. MacMillan, London.
129. ↑ [Saltar a:](#)^a^b Bowler, Peter J. (2003). [Evolution: The History of an Idea](#) (3.^a edición). University of California Press. ISBN 0-520-23693-9.
130. ↑ Romanes GJ (1895) [Darwin and after Darwin](#), vol 2. Open Court, Chicago.
131. ↑ Weismann, A. (1892) *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*. Fischer, Jena, Alemania.
132. ↑ Mayr, E. (1982) [The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance](#). Harvard University Press, Cambridge, Mass. ISBN 0-674-36446-5
133. ↑ Junker, T. (2004) *Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950*. Marburg: Basiliken-Presse. *Acta Biohistorica*, **8**. 635 págs. ISBN 3-925347-67-4

134. ↑ [Saltar a:](#)^a^b Reif, W.-E., Junker, T., Hoßfeld, U. (2000). «The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis.» *Theory Biosci.*, **119**:41-91.
135. ↑ [«Ask an expert»](#). *Nature Education* (en inglés). 11 de septiembre de 2012.
136. ↑ Huxley, J. S. (1942) *Evolution: the modern synthesis*. Londres: Allen and Unwin.
137. ↑ Ruse, M. (1996) *Monad to man: the concept of progress in evolutionary biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press [ISBN 0-674-03248-9](#)
138. ↑ Huxley, 1942. *Óp. cit.* p. 13.
139. ↑ «Evolution is a change in the genetic composition of populations. The study of the mechanisms of evolution falls within the province of population genetics» (Dobzhansky, 1951).
140. ↑ Mayr, E. (1992) «A local flora and the biological species concept». *Am. J. Bot.*, **79**:222-238.
141. ↑ Beurton, P. J. (2002) «Ernst Mayr through time on the biological species concept: a conceptual analysis». *Theory Biosci.*, **121**:81-98.
142. ↑ Dobzhansky, 1937, p. 312.
143. ↑ Mayr, E. y Diamond, J. (2001) *The birds of northern Melanesia. Speciation, Ecology and Biogeography*. New York: Oxford University Press. 548 págs. [ISBN 978-0-19-514170-2](#)
144. ↑ Howard, D. J. y Berlocher, S. H. (eds.) (1998) *Endless forms: species and speciation*. Nueva York: Oxford University Press
145. ↑ «Equilibrio puntuado» es la traducción literal de la expresión 'Punctuated Equilibrium' cuyo uso está más extendido en las traducciones. No obstante, expresiones más acordes al sentido de la expresión inglesa serían «equilibrio intermitente» o «equilibrio interrumpido».
146. ↑ Eldredge, Niles and S. J. Gould (1972). "[Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism](#)" In T.J.M. Schopf, ed., *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper. pp. 82-115. Reprinted in N. Eldredge *Time frames*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985, pp. 193-223. ([2nd draft](#), [3rd final draft](#), [Published draft](#))
147. ↑ Gould, Stephen Jay, & Eldredge, Niles (1977). "[Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered.](#)" [Archivado](#) el 8 de mayo de 2018 en [Wayback Machine](#). *Paleobiology* 3 (2): 115-151. (p.145)
148. ↑ Eldredge, N. y Gould, S.J. (1977): Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. *Paleobiology*, 3(2): 115-151.
149. ↑ Gould, S. J. (1982) "[Punctuated Equilibrium—A Different Way of Seeing.](#)" *New Scientist* 94 (Apr. 15): 137-139.
150. ↑ Eldredge, Niles and S. J. Gould (1972). "[Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism](#)" In T.J.M. Schopf, ed., *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper. pp. 82-115. Reprinted in N. Eldredge *Time frames*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1985, pp. 193-223. ([2nd draft](#), [3rd final draft](#), [Published draft](#))
151. ↑ Mayr, Ernst (1954). "[Change of genetic environment and evolution](#)" In J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford. *Evolution as a Process*. London: Allen and Unwin, pp. 157-180.
152. ↑ [Lerner, Israel Michael](#) (1954). *Genetic Homeostasis*. New York: John Wiley.

153. ↑ Eldredge, Niles (1971). «[The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates](#)». *Evolution* **25** (1): 156-167. [PMID 28562952](#). [doi:10.2307/2406508](#).
154. ↑ Gould, S. J. (1969). «An evolutionary microcosm: Pleistocene and Recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda». *Bull. Mus. Comp. Zool.* **138**: 407-532.
155. ↑ Rhodes, F. H. T. (1983). «[Gradualism, punctuated equilibrium and the Origin of Species](#)». *Nature* **305** (5932): 269-272. [Bibcode:1983Natur.305..269R](#). [PMID 6353241](#). [doi:10.1038/305269a0](#). Archivado desde [el original](#) el 30 de noviembre de 2020. Consultado el 23 de noviembre de 2020.
156. ↑ Kimura, M. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (en inglés). Cambridge: [Cambridge University Press](#). p. xi.
157. ↑ Entendiendo por desarrollo, en palabras de Hall, todo lo comprendido en la "caja negra" que media entre el [genotipo](#) y el [fenotipo](#) Hall, B.K. (2003). Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cells and Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units. *Biol. & Philos.*, 18: 219-247.
158. ↑ [Wagner, Chiu and Laubichler, 2000](#)
159. ↑ Wu, R., Lin, M. (2006). «Functional mapping: how to map and study the genetic architecture of dynamic complex traits». *Nat. Rev. Genet.* **7** (3): 229-37. [PMID 16485021](#). [doi:10.1038/nrg1804](#).
160. ↑ [Saltar a:^a^b](#) Harwood, A. J.; Harwood, J. (1998). «[Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations](#)». *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **353** (1366): 177-86. [PMC 1692205](#). [PMID 9533122](#). [doi:10.1098/rstb.1998.0200](#).
161. ↑ Draghi J, Turner P (2006). «DNA secretion and gene-level selection in bacteria». *Microbiology (Reading, Engl.)* **152** (Pt 9): 2683-8. [PMID 16946263](#). [doi:10.1099/mic.0.29013-0](#).
*Mallet, J. (2007). «Hybrid speciation». *Nature* **446** (7133): 279-83. [PMID 17361174](#). [doi:10.1038/nature05706](#).
162. ↑ Butlin, R. K., Tregenza, T. (1998). «[Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits](#)». *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **353** (1366): 187-98. [PMC 1692210](#). [PMID 9533123](#). [doi:10.1098/rstb.1998.0201](#).
163. ↑ Wetterbom, A., Sevov, M., Cavelier, L., Bergström, T. F. (2006). «[Comparative genomic analysis of human and chimpanzee indicates a key role for indels in primate evolution](#)». *J. Mol. Evol.* **63** (5): 682-90. [PMID 17075697](#). [doi:10.1007/s00239-006-0045-7](#).
164. ↑ [Saltar a:^a^b](#) Bertram, J. (2000). «The molecular biology of cancer». *Mol. Aspects Med.* **21** (6): 167-223. [PMID 11173079](#). [doi:10.1016/S0098-2997\(00\)00007-8](#).
165. ↑ [Saltar a:^a^b](#) Aminetzach, Y. T., Macpherson, J. M., Petrov, D. A. (2005). «Pesticide resistance via transposition-mediated adaptive gene truncation in *Drosophila*». *Science* **309** (5735): 764-7. [PMID 16051794](#). [doi:10.1126/science.1112699](#).
166. ↑ Burrus, V., Waldor, M. (2004). «Shaping bacterial genomes with integrative and conjugative elements». *Res. Microbiol.* **155** (5): 376-86. [PMID 15207870](#). [doi:10.1016/j.resmic.2004.01.012](#).
167. ↑ Sawyer, S. A., Parsch, J., Zhang, Z., Hartl, D. L. (2007). «[Prevalence of positive selection among nearly neutral amino acid replacements in *Drosophila*](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (16): 6504-10. [PMC 1871816](#). [PMID 17409186](#). [doi:10.1073/pnas.0701572104](#).

168. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Barbadilla, Antonio, [«La genética de poblaciones»](#), Universidad Autónoma de Barcelona.
169. ↑ Sniegowski, P., Gerrish, P., Johnson, T., Shaver, A. (2000). «The evolution of mutation rates: separating causes from consequences». *Bioessays* **22** (12): 1057-66. [PMID 11084621](#). [doi:10.1002/1521-1878\(200012\)22:12<1057::AID-BIES3>3.0.CO;2-W](#).
170. ↑ Drake, J. W., Holland, J. J. (1999). [«Mutation rates among RNA viruses»](#). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **96** (24): 13910-3. [PMC 24164](#). [PMID 10570172](#). [doi:10.1073/pnas.96.24.13910](#).
171. ↑ Holland, J., Spindler, K., Horodyski, F., Grabau, E., Nichol, S., VandePol, S. (1982). «Rapid evolution of RNA genomes». *Science* **215** (4540): 1577-85. [PMID 7041255](#). [doi:10.1126/science.7041255](#).
172. ↑ Hastings, P. J.; Lupski, J. R.; Rosenberg, S. M.; Ira, G. (2009). «Mechanisms of change in gene copy number». *Nature Reviews. Genetics* **10** (8): 551-564. [PMID 19597530](#). [doi:10.1038/nrg2593](#).
173. ↑ Carroll, Sean B.; Jennifer K. Grenier; Scott D. Weatherbee. (2005). *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design. Second Edition*. Oxford: Blackwell Publishing. [ISBN 1-4051-1950-0](#).
174. ↑ Harrison, P., Gerstein, M. (2002). «Studying genomes through the aeons: protein families, pseudogenes and proteome evolution». *J Mol Biol* **318** (5): 1155-74. [PMID 12083509](#). [doi:10.1016/S0022-2836\(02\)00109-2](#).
175. ↑ Gregory TR, Hebert PD (1999). [«The modulation of DNA content: proximate causes and ultimate consequences»](#). *Genome Res.* **9** (4): 317-24. [PMID 10207154](#). [doi:10.1101/gr.9.4.317](#) (inactivo 2009-11-14).
176. ↑ Hurler M (julio de 2004). [«Gene duplication: the genomic trade in spare parts»](#). *PLoS Biol.* **2** (7): E206. [PMC 449868](#). [PMID 15252449](#). [doi:10.1371/journal.pbio.0020206](#).
177. ↑ Bowmaker, J. K. (1998). «Evolution of colour vision in vertebrates». *Eye (London, En)* **12** (Pt 3b): 541-7. [PMID 9775215](#).
178. ↑ Liu, N., Okamura, K., Tyler, D. M. (2008). [«The evolution and functional diversification of animal microRNA genes»](#). *Cell Res.* **18** (10): 985-96. [PMC 2712117](#). [PMID 18711447](#). [doi:10.1038/cr.2008.278](#).
179. ↑ Siepel, A. (octubre de 2009). [«Darwinian alchemy: Human genes from noncoding DNA»](#). *Genome Res.* **19** (10): 1693-5. [PMC 2765273](#). [PMID 19797681](#). [doi:10.1101/gr.098376.109](#).
180. ↑ Orengo CA, Thornton, J. M. (2005). [«Protein families and their evolution-a structural perspective»](#). *Annu. Rev. Biochem.* **74**: 867-900. [PMID 15954844](#). [doi:10.1146/annurev.biochem.74.082803.133029](#).
181. ↑ Long, M., Betrán, E., Thornton, K., Wang, W. (noviembre de 2003). «The origin of new genes: glimpses from the young and old». *Nat. Rev. Genet.* **4** (11): 865-75. [PMID 14634634](#). [doi:10.1038/nrg1204](#).
182. ↑ Wang, M., Caetano-Anollés, G. (2009). «The evolutionary mechanics of domain organization in proteomes and the rise of modularity in the protein world». *Structure* **17** (1): 66-78. [PMID 19141283](#). [doi:10.1016/j.str.2008.11.008](#).
183. ↑ Zhang, J., Wang, X., Podlaha, O. (2004). [«Testing the chromosomal speciation hypothesis for humans and chimpanzees»](#). *Genome Res.* **14** (5): 845-51. [PMC 479111](#). [PMID 15123584](#). [doi:10.1101/gr.1891104](#).
184. ↑ Ayala, F. J., Coluzzi, M. (2005). [«Chromosome speciation: humans, Drosophila, and mosquitoes»](#). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102** (Supl 1): 6535-

42. [PMC 1131864](#). [PMID 15851677](#). [doi:10.1073/pnas.0501847102](#). Archivado desde [el original](#) el 17 de noviembre de 2011. Consultado el 21 de enero de 2010.
185. ↑ Hurst, G. D., Werren, J. H. (2001). «The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution». *Nat. Rev. Genet.* **2** (8): 597-606. [PMID 11483984](#). [doi:10.1038/35084545](#).
186. ↑ Häsler, J., Strub, K. (2006). «Alu elements as regulators of gene expression». *Nucleic Acids Res.* **34** (19): 5491-7. [PMC 1636486](#). [PMID 17020921](#). [doi:10.1093/nar/gkl706](#).
187. ↑ Radding, C. (1982). «Homologous pairing and strand exchange in genetic recombination». *Annu. Rev. Genet.* **16**: 405-37. [PMID 6297377](#). [doi:10.1146/annurev.ge.16.120182.002201](#).
188. ↑ Agrawal, A. F. (2006). «Evolution of sex: why do organisms shuffle their genotypes?». *Curr. Biol.* **16** (17): R696. [PMID 16950096](#). [doi:10.1016/j.cub.2006.07.063](#).
189. ↑ Peters, A. D., Otto, S. P. (2003). «Liberating genetic variance through sex». *Bioessays* **25** (6): 533-7. [PMID 12766942](#). [doi:10.1002/bies.10291](#).
190. ↑ Goddard, M. R., Godfray, H. C., Burt, A. (2005). «Sex increases the efficacy of natural selection in experimental yeast populations». *Nature* **434** (7033): 636-40. [PMID 15800622](#). [doi:10.1038/nature03405](#).
191. ↑ Crow, J. F., & Kimura, M. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. *Amer.Nat.*, 99, 439-450.
192. ↑ Fontaneto, D., Herniou, E. A., Boschetti, C. (abril de 2007). «Independently evolving species in asexual bdelloid rotifers». *PLoS Biol.* **5** (4): e87. [PMC 1828144](#). [PMID 17373857](#). [doi:10.1371/journal.pbio.0050087](#). [Resumen divulgativo](#).
193. ↑ Clausen, J. 1954. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution. *Caryologia Suppl.*, 6, 469-479.
194. ↑ Lien, S., Szyda, J., Schechinger, B., Rappold, G., Arnheim, N. (febrero de 2000). «Evidence for heterogeneity in recombination in the human pseudoautosomal region: high resolution analysis by sperm typing and radiation-hybrid mapping». *Am. J. Hum. Genet.* **66** (2): 557-66. [PMC 1288109](#). [PMID 10677316](#). [doi:10.1086/302754](#).
195. ↑ Barton, N. H. (2000). «Genetic hitchhiking». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **355** (1403): 1553-1562. [PMC 1692896](#). [PMID 11127900](#). [doi:10.1098/rstb.2000.0716](#). Consultado el 23 de septiembre de 2009.
196. ↑ Muller, H. (1964). «The relation of recombination to mutational advance». *Mutat. Res.* **106**: 2-9. [PMID 14195748](#).
197. ↑ Charlesworth, B., Charlesworth, D. (noviembre de 2000). «The degeneration of Y chromosomes». *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **355** (1403): 1563-72. [PMC 1692900](#). [PMID 11127901](#). [doi:10.1098/rstb.2000.0717](#).
198. ↑ ^a ^b Saltar a: Otto, S. (1 de julio de 2003). «The advantages of segregation and the evolution of sex». *Genetics* **164** (3): 1099-118. [PMC 1462613](#). [PMID 12871918](#).
199. ↑ Maynard Smith, J. (1978). *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press. [ISBN 0-521-29302-2](#).
200. ↑ Doncaster, C. P., Pound, G. E., Cox, S. J. (marzo de 2000). «The ecological cost of sex». *Nature* **404** (6775): 281-5. [PMID 10749210](#). [doi:10.1038/35005078](#).

201. ↑ Butlin, R. (abril de 2002). «Evolution of sex: The costs and benefits of sex: new insights from old asexual lineages». *Nat. Rev. Genet.* **3** (4): 311-7. [PMID 11967555](#). [doi:10.1038/nrg749](#).
202. ↑ Salathé, M., Kouyos, R. D., Bonhoeffer, S. (agosto de 2008). «The state of affairs in the kingdom of the Red Queen». *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* **23** (8): 439-45. [PMID 18597889](#). [doi:10.1016/j.tree.2008.04.010](#).
203. ↑ Stoltzfus, A. (2006). «Mutationism and the dual causation of evolutionary change». *Evol. Dev.* **8** (3): 304-17. [PMID 16686641](#). [doi:10.1111/j.1525-142X.2006.00101.x](#).
204. ↑ [Saltar a:^a ^b](#) Bright, Kerry (2006). «[Causes of evolution](#)». *Teach Evolution and Make It Relevant*. National Science Foundation. Archivado desde [el original](#) el 7 de octubre de 2010. Consultado el 30 de diciembre de 2007.
205. ↑ O'Neil, Dennis (2008). «[Hardy-Weinberg Equilibrium Model](#)». *The synthetic theory of evolution: An introduction to modern evolutionary concepts and theories*. Behavioral Sciences Department, Palomar College. Archivado desde [el original](#) el 19 de febrero de 2008. Consultado el 6 de enero de 2008.
206. ↑ Packer, C., Gilbert, D. A., Pusey, A. E. y O'Brien, S. J. (junio de 1991). «A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions». *Nature* **351**: 562-65. [doi:10.1038/351562a0](#).
207. ↑ Morjan, C. y Rieseberg, L. (2004). «[How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles](#)». *Mol. Ecol.* **13** (6): 1341-56. [PMC 2600545](#). [PMID 15140081](#). [doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02164.x](#).
208. ↑ Baker, H. G. (1959). «Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants». *Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol* **24**: 177-191.
209. ↑ Barton, N. y Bengtsson, B. O. (1986). «[The barrier to genetic exchange between hybridising populations](#)». *Heredity* **57**: 357-376.
210. ↑ Strickberger, M. (1978). *Genética*. Barcelona: Omega. pp. 874-879. [ISBN 84-282-0369-5](#).
211. ↑ Futuyma, D. (1998). *Evolutionary biology* (3.^a edición). Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
212. ↑ Short, R. V. (1975). «The contribution of the mule to scientific thought». *J. Reprod. Fertil. Suppl.* (23): 359-64. [PMID 1107543](#).
213. ↑ Gross, B., Rieseberg, L. (2005). «[The ecological genetics of homoploid hybrid speciation](#)». *J. Hered.* **96** (3): 241-52. [PMC 2517139](#). [PMID 15618301](#). [doi:10.1093/jhered/esi026](#).
214. ↑ Burke JM, Arnold ML (2001). «Genetics and the fitness of hybrids». *Annu. Rev. Genet.* **35**: 31-52. [PMID 11700276](#). [doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.085719](#).
215. ↑ Vrijenhoek RC (2006). «Polyploid hybrids: multiple origins of a treefrog species». *Curr. Biol.* **16** (7): R245. [PMID 16581499](#). [doi:10.1016/j.cub.2006.03.005](#).
216. ↑ Wendel J (2000). «[Genome evolution in polyploids](#)». *Plant Mol. Biol.* **42** (1): 225-49. [PMID 10688139](#). [doi:10.1023/A:1006392424384](#).
217. ↑ Sémon M, Wolfe KH (2007). «Consequences of genome duplication». *Curr Opin Genet Dev* **17** (6): 505-12. [PMID 18006297](#). [doi:10.1016/j.gde.2007.09.007](#).
218. ↑ Comai L (2005). «The advantages and disadvantages of being polyploid». *Nat. Rev. Genet.* **6** (11): 836-46. [PMID 16304599](#). [doi:10.1038/nrg1711](#).

219. ↑ Soltis, P., Soltis, D. (junio de 2000). «[The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97** (13): 7051-7. [PMC 34383](#). [PMID 10860970](#). [doi:10.1073/pnas.97.13.7051](#).
220. ↑ Saltar a:^a^b Whitlock, M. (1 de junio de 2003). «[Fixation probability and time in subdivided populations](#)». *Genetics* **164** (2): 767-79. [PMC 1462574](#). [PMID 12807795](#).
221. ↑ Ohta, T. (2002). «[Near-neutrality in evolution of genes and gene regulation](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **99** (25): 16134-7. [PMC 138577](#). [PMID 12461171](#). [doi:10.1073/pnas.252626899](#). Archivado desde [el original](#) el 8 de junio de 2008. Consultado el 4 de febrero de 2010.
222. ↑ Saltar a:^a^b Hurst, L. D. (febrero de 2009). «Fundamental concepts in genetics: genetics and the understanding of selection». *Nat. Rev. Genet.* **10** (2): 83-93. [PMID 19119264](#). [doi:10.1038/nrg2506](#).
223. ↑ Saltar a:^a^b^c Orr, H. A. (agosto de 2009). «[Fitness and its role in evolutionary genetics](#)». *Nat. Rev. Genet.* **10** (8): 531-9. [PMC 2753274](#). [PMID 19546856](#). [doi:10.1038/nrg2603](#).
224. ↑ Haldane, J. (1959). «The theory of natural selection today». *Nature* **183** (4663): 710-3. [PMID 13644170](#). [doi:10.1038/183710a0](#).
225. ↑ Lande, R. y Arnold, S. J. (1983). «[The measurement of selection on correlated characters](#)». *Evolution* **37** (6): 1210-26. [doi:10.2307/2408842](#).
226. ↑ Futuyma, Douglas J. (2005). *Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. [ISBN 0-87893-187-2](#).
227. ↑ [Miller, Ken](#) (agosto de 1999). «[The Peppered Moth](#)». Consultado el 13 de abril de 2011.
228. ↑ Dollo, L (1893). [Les lois de l'évolution](#). *Bull. Soc. Belge Geol. Pal. Hydr*, VII:164-166.
229. ↑ Goldberg, Emma E.; Boris Igić (2008). «On phylogenetic tests of irreversible evolution». *Evolution* **62** (11): 2727-2741. [PMID 18764918](#). [doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00505.x](#).
230. ↑ Collin, Rachel; Maria Pia Miglietta (2008). «Reversing opinions on Dollo's Law». *Trends in Ecology & Evolution* **23** (11): 602-609. [PMID 18814933](#). [doi:10.1016/j.tree.2008.06.013](#).
231. ↑ [Dawkins, Richard](#) (1996) [1986]. *The Blind Watchmaker*. Nueva York: W. W. Norton & Company, Inc. [ISBN 0-393-31570-3](#).
232. ↑ Hoekstra, H.; Hoekstra, J.; Berrigan, D.; Vignieri, S.; Hoang, A.; Hill, C.; Beerli, P. y Kingsolver, J. (julio de 2001). «[Strength and tempo of directional selection in the wild](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **98** (16): 9157-60. [PMC 55389](#). [PMID 11470913](#). [doi:10.1073/pnas.161281098](#).
233. ↑ Felsenstein (1 de noviembre de 1979). «[Excursions along the Interface between Disruptive and Stabilizing Selection](#)». *Genetics* **93** (3): 773-95. [PMC 1214112](#). [PMID 17248980](#).
234. ↑ Andersson, M. y Simmons, L. (2006). «Sexual selection and mate choice». *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* **21** (6): 296-302. [PMID 16769428](#). [doi:10.1016/j.tree.2006.03.015](#).
235. ↑ Kokko, H.; Brooks, R.; McNamara, J. y Houston, A. (2002). «[The sexual selection continuum](#)». *Proc. Biol. Sci.* **269** (1498): 1331-40. [PMC 1691039](#). [PMID 12079655](#). [doi:10.1098/rspb.2002.2020](#).

236. ↑ Hunt, J.; Brooks, R.; Jennions, M.; Smith, M.; Bentsen, C. y Bussière, L. (2004). «High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young». *Nature* **432** (7020): 1024-1027. [PMID 15616562](#). [doi:10.1038/nature03084](#).
237. ↑ [Saltar a:](#) ^a ^b Gould, S. J. (febrero de 1998). «[Gulliver's further travels: the necessity and difficulty of a hierarchical theory of selection](#)». *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **353** (1366): 307-314. [PMC 1692213](#). [PMID 9533127](#). [doi:10.1098/rstb.1998.0211](#).
238. ↑ Mayr, E. (1997). «[The objects of selection](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **94** (6): 2091-2094. [PMC 33654](#). [PMID 9122151](#). [doi:10.1073/pnas.94.6.2091](#).
239. ↑ Maynard Smith, J. (1998). «The units of selection». *Novartis Found. Symp.* **213**: 203-211; discusión 211-217. [PMID 9653725](#).
240. ↑ Hickey, D. A. (1992). «[Evolutionary dynamics of transposable elements in prokaryotes and eukaryotes](#)». *Genetica* **86** (1-3): 269-274. [PMID 1334911](#). [doi:10.1007/BF00133725](#).
241. ↑ Gould, S. J. y Lloyd, E. A. (1999). «[Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism?](#)». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **96** (21): 11904-9. [PMC 18385](#). [PMID 10518549](#). [doi:10.1073/pnas.96.21.11904](#).
242. ↑ Lande, R. «Fisherian and Wrightian theories of speciation». *Genome*, vol. 31, 1, pp. 221-27.
243. ↑ Otto, S., Whitlock, M. (1997). «[The probability of fixation in populations of changing size](#)». *Genetics* **146** (2): 723-33. [PMID 9178020](#).
244. ↑ Nei, M. (2005). «[Selectionism and neutralism in molecular evolution](#)». *Mol. Biol. Evol.* **22** (12): 2318-42. [PMID 16120807](#). [doi:10.1093/molbev/msi242](#).
245. ↑ Kimura, M. (1991). «[The neutral theory of molecular evolution: a review of recent evidence](#)». *Jpn. J. Genet.* **66** (4): 367-86. [PMID 1954033](#). [doi:10.1266/jjg.66.367](#). Archivado desde [el original](#) el 11 de diciembre de 2008.
246. ↑ Kimura, M. (1989). «[The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists](#)». *Genome* **31** (1): 24-31. [PMID 2687096](#).

Bibliografía

- Avise, J. C. (1994): *Molecular markers, natural history and evolution*. New York, Chapman and Hall. 511 págs. [ISBN 0-412-03771-8](#) [Relato de los descubrimientos evolutivos realizados gracias a los estudios moleculares, con especial atención a los aspectos conservacionistas].
- [Ayala, F.J.](#) (1994): *La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*. Ediciones Temas de Hoy, S.A. Colección Fin de Siglo / Serie Mayor, **60**. 237 págs. Madrid [ISBN 84-7880-457-9](#)
- [Ayala, F. J.](#) y Valentine, J. W. (1983 [1979]): *La evolución en acción. Teoría y procesos de la evolución orgánica*. Editorial Alhambra, S.A. Alhambra Universidad. 412 págs. Madrid [ISBN 84-205-0981-7](#)
- Buskes, Chris (2008 [2009]): *La herencia de Darwin. La evolución en nuestra visión del mundo*. Herder Editorial. 541 págs. Barcelona [ISBN 978-84-254-2621-6](#)
- Cabello, M. y Lope, S. (1987): *Evolución*. Editorial Alhambra, S.A. Biblioteca de Recursos Didácticos Alhambra, **12**. 114 págs. Madrid [ISBN 84-205-1535-3](#)

- Carter, G. S. (1958 [1959]): *Cien años de evolución*. Editorial Taurus, S.A. *Ser y Tiempo*, **5**. 223 págs. Madrid
- [Castrodeza, C.](#) (1988): *Teoría Histórica de la Selección Natural*. Editorial Alhambra, S.A. *Exedra*, **160**. 284 págs. Madrid [ISBN 84-205-1740-2](#)
- [Crusafont, M.](#), [Meléndez, B.](#) y [Aguirre, E.](#) (Eds.) (1966): *La evolución*. La Editorial Católica, S.A. *Biblioteca de Autores Cristianos* [B.A.C.]. Sección VI (Filosofía), **258**. 1014 págs. Madrid [ISBN 978-84-220-0676-3](#) (de la 4.ª ed., 1986).
- [Richard Dawkins](#). (2000): *El gen egoísta*. Barcelona: Salvat Editores, S.A., 2.ª edición, 407 páginas, [ISBN 84-345-0178-3](#)
- Devillers, C. y Chaline, J. (1989 [1993]): *La teoría de la evolución. Estado de la cuestión a la luz de los conocimientos científicos actuales*. Ediciones Akal, S.A. *Ciencia Hoy*, **5**. 383 págs. Madrid [ISBN 84-7600-989-5](#)
- [Dobzhansky, Th.](#), [Ayala, F. J.](#), Stebbins, G. L. y Valentine, J. W. (1977 [1979]): *Evolución*. Barcelona: Omega. 558 págs. [ISBN 84-282-0568-X](#)
- [Gould, S. J.](#) (2002 [2004]): *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Tusquets (Metatemas), **82**. 1426 págs. [ISBN 84-8310-950-6](#)
- [Lamarck, Jean-Baptiste](#) (1809). *Philosophie Zoologique*. Paris: Dentu et L'Auteur. [OCLC 2210044](#). *Evolución biológica* en [Internet Archive](#)
- Limoges, C. (1970 [1976]): *La selección natural. Ensayo sobre la primera constitución de un concepto (1837-1859)*. Siglo Veintiuno Editores, S.A. *Ciencia y Técnica*. 183 págs. México D.F.
- [Maynard Smith, J.](#) (1972 [1979]): *Acerca de la Evolución*. H. Blume Ediciones. 136 págs. Madrid [ISBN 84-7214-182-9](#)
- Milner, R. (1990 [1995]): *Diccionario de la evolución. La humanidad a la búsqueda de sus orígenes*. Barcelona: Biblograf (Vox). 684 págs. [ISBN 84-7153-871-7](#)
- Moya, A. (1989): *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*. Editorial Anthropos, S.A. - Servicio Editorial de la Univ. del País Vasco. *Nueva ciencia*, **5**. 174 págs. [ISBN 84-7658-154-8](#)
- Templado, J. (1974): *Historia de las teorías evolucionistas*. Editorial Alhambra, S.A. *Exedra*, **100**. 170 págs. Madrid [ISBN 84-205-0900-0](#)
- VV. AA. (1978 [1979]): *Evolución*. Barcelona: Labor (Libros de Investigación y Ciencia). 173 págs. [ISBN 84-335-5002-0](#)
- VV. AA. (1982): Charles R. Darwin: La evolución y el origen del hombre. *Revista de Occidente*, Extraordinario IV, **18-19**: 1-235 [ISSN 0034-8635](#)