

**EVOLUCIÓN:
ORIGEN, ADAPTACIÓN
Y DIVERGENCIA DE LAS ESPECIES**

PROYECTO EDITORIAL
CIENCIAS BIOLÓGICAS

Directores:
Benjamín Fernández
Juan-Ramón Lacadena



Queda prohibida, salvo excepción prevista en la ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con autorización de los titulares de la propiedad intelectual. La infracción de los

derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (arts. 270 y sigs. Código Penal). El Centro Español de Derechos Reprográficos (www.cedro.org) vela por el respeto de los citados derechos.

EVOLUCIÓN: ORIGEN, ADAPTACIÓN Y DIVERGENCIA DE LAS ESPECIES

Antonio Fontdevila
*Catedrático de Genética
de la Universidad Autónoma de Barcelona*

Andrés Moya
*Catedrático de Genética
de la Universidad de Valencia*



Consulte nuestra página web: www.sintesis.com
En ella encontrará el catálogo completo y comentado

Ilustración de cubierta: Reconstrucción científica del rostro
de un Neanderthal a partir de la información de restos fósiles,
realizada por Javier Hernández para el Planetario de Madrid.

© Antonio Fontdevila y Andrés Moya

© EDITORIAL SÍNTESIS, S. A.
Vallehermoso, 34 - 28015 Madrid
Tel.: 91 593 20 98
<http://www.sintesis.com>

Reservados todos los derechos. Está prohibido, bajo las sanciones penales y el resarcimiento civil previstos en las leyes, reproducir, registrar o transmitir esta publicación, íntegra o parcialmente, por cualquier sistema de recuperación y por cualquier medio, sea mecánico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o por cualquier otro, sin la autorización previa por escrito de Editorial Síntesis, S. A.

Depósito Legal: M-35.577-2003
ISBN: 84-9756-121-X

Impreso en España - Printed in Spain

ÍNDICE

Prólogo	11
----------------	-----------

Historia cronológica de la vida	16
--	-----------

PARTE I
¿QUÉ ES EVOLUCIÓN? CONCEPTOS BÁSICOS

1. El descubrimiento y el concepto de la Evolución	21
---	-----------

Conceptos clave	21
1.1. Fijismo frente a evolución	22
1.2. Las piedras del demonio	24
1.3. La escala natural	25
1.4. Los dioses de Darwin	26
1.5. El evolucionismo de Lamarck	30
1.6. La teoría de la selección natural: Darwin y Wallace	31
1.7. El origen de las especies de Darwin	37
1.8. El neodarwinismo: la controversia mutacionista	39
1.9. La nueva síntesis	43
1.10. La controversia posdarwinista: neutralistas frente a seleccionistas y gradualistas frente a puntuacionistas	46
1.11. La tesis del “conflicto”: ¿una superación del posdarwinismo?	47
1.12. ¿Cuántas dimensiones se necesitan para explicar la evolución?: el debate actual en torno a la teoría clásica extendida	49
1.13. Aproximaciones a la investigación evolutiva actual	52
1.13.1. La aproximación clásica	52
1.13.2. La aproximación computacional	53
1.13.3. La aproximación constructiva	54
1.13.4. La aproximación de las restricciones impuestas por el desarrollo	55
1.14. La evolución contingente	56
1.15. Conclusiones	58
Ejercicios	60

2. Las pruebas de la Evolución: descifrando el árbol de la vida	63
Conceptos clave	63
2.1. Introducción a la hipótesis evolutiva: las preguntas	64
2.2. El árbol de la vida	67
2.2.1. El registro fósil	71
2.3. La hipótesis evolutiva: las respuestas	75
2.3.1. La jerarquía de la vida: fósiles, sistemática y divergencia evolutiva	76
2.3.2. La homología: descendencia con modificaciones	78
2.3.3. Monofilia, parafilia y polifilia: significado evolutivo de la clasificación	86
2.3.4. La embriología: ¿recapitulación o no?	89
2.4. Las escuelas de clasificación: evolutiva, fenética y cladista	93
2.4.1. La escuela fenética	94
2.4.2. La escuela cladista: no a los grupos parafiléticos	97
2.4.3. La discriminación entre estados ancestrales y derivados: polaridad y parsimonia	99
2.4.4. Conflicto entre criterios	102
2.5. El diseño del relojero ciego: vestigios, convergencias y errores históricos	104
2.6. La unidad de la vida: células y moléculas	110
2.7. Conclusiones	112
Ejercicios	114

PARTE II

GENÉTICA, ECOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA DEL ORIGEN DE LAS ESPECIES

3. La especie: ¿mito o realidad?	119
Conceptos clave	119
3.1. La especie biológica: una introducción	120
3.2. La "idea" de especie	121
3.3. El concepto de especie biológica	123
3.3.1. El pensamiento poblacional como base de la especie biológica	124
3.3.2. Los problemas de la especie biológica	124
3.4. Otros conceptos de especie	126
3.4.1. La especie como un sistema de reconocimiento en el apareamiento	126
3.4.2. El concepto ecológico de especie	128
3.4.3. El concepto filogenético de especie	129
3.5. La ecogenética de la variabilidad específica	129
3.5.1. La variación clinal	135
3.5.2. ¿Existen las razas geográficas?	146
3.6. Los mecanismos de aislamiento	150
3.6.1. Mecanismos de aislamiento precigótico	151
3.6.2. Mecanismos de aislamiento poscigótico	157

3.7. Conclusiones	162
Ejercicios	163
4. La especiación: modelos y casos de estudio	165
<hr/>	
Conceptos clave	165
4.1. Introducción	166
4.2. Patrones biogeográficos en la especiación	169
4.3. La especiación alopátrida	170
4.3.1. Dos modelos de especiación alopátrida	176
4.3.2. El modelo de especiación por fundación-expansión (<i>founder-flush</i>): ¿una variante del modelo peripátrida?	185
4.4. La especiación no alopátrida	187
4.4.1. Especiación parapátrida	187
4.4.2. Especiación simpátrida	190
4.5. Especiación por hibridación	198
4.5.1. Especiación por hibridación diploide (homoploide)	199
4.5.2. Especiación aloploiploide (anfiploide)	205
4.5.3. El éxito colonizador de los taxones de origen híbrido	210
4.6. Especiación cromosómica	214
4.6.1. Algunos modelos y ejemplos	216
4.7. Conclusiones	220
Ejercicios	223
5. Genética y ecología de la especiación	225
<hr/>	
Conceptos clave	225
5.1. Genética de la especiación frente a divergencia genética interespecífica	225
5.2. Diferenciación genética a lo largo de la especiación	227
5.2.1. Genética del aislamiento precigótico	233
5.2.2. Genética del aislamiento poscigótico	247
5.2.3. La arquitectura cromosómica del aislamiento reproductivo	253
5.2.4. La arquitectura endosimbionte del aislamiento reproductivo	254
5.3. Tasas de especiación	255
5.4. Conclusiones	263
Ejercicios	265
<hr/>	
PARTE III	
EVOLUCIÓN A DISTINTOS NIVELES	
6. Evolución molecular: genes	269
<hr/>	
Conceptos clave	269
6.1. Introducción	270
6.2. La naturaleza de la variabilidad molecular: constancia de la tasa de sustitución y reloj molecular	270
6.2.1. La controversia actual en torno al reloj molecular: efectos de linaje	278
6.2.2. Diversidad del ADN dentro y entre especies	279

6.3. La estimación del número (K) de sustituciones nucleotídicas	282
6.3.1. Modelo de Jukes y Cantor	286
6.3.2. Modelo de Kimura de 2 parámetros	288
6.4. Estimación del número de sustituciones sinónimas y no sinónimas	290
6.4.1. Sesgo en el uso de codones	292
6.5. Prueba de tasas relativas	294
6.6. Fundamentos de inferencia filogenética	297
6.6.1. Tratamiento de caracteres: distancias frente a caracteres individuales	297
6.6.2. Métodos de reconstrucción: agrupamiento frente a optimización	299
6.6.3. Métodos basados en distancias moleculares: dos ejemplos	300
6.7. Parsimonia: un método de optimización con caracteres discretos	304
6.8. Árboles génicos frente a árboles de especies	307
6.9. Conclusiones	309
Ejercicios	311

7. Evolución molecular: genomas 313

Conceptos clave	313
7.1. El genoma como unidad de evolución	314
7.2. Tamaño del genoma y paradoja del valor C	314
7.3. La repetitividad del genoma	316
7.4. La evolución por multiplicación de secuencias codificantes	319
7.4.1. Diversificación adaptativa en familias de genes	320
7.4.2. Multiplicación sin diversificación: evolución concertada	327
7.5. La evolución de secuencias altamente repetitivas no codificantes en tándem: ADN satélite	330
7.5.1. Secuencias eucromáticas altamente repetitivas	331
7.5.2. Secuencias heterocromáticas altamente repetitivas	332
7.5.3. ADN satélite: ¿basura o no?	333
7.6. Significado evolutivo del ADN repetitivo disperso: elementos móviles o transponibles (ETs)	334
7.6.1. Distribución y clasificación	334
7.6.2. Los ETs como generadores de variabilidad genética	336
7.6.3. El papel reorganizativo de los ETs en el genoma	338
7.6.4. El egoísmo de los elementos transponibles	340
7.6.5. ¿Estabilidad o inestabilidad de los elementos transponibles?	341
7.7. Evolución por montaje de exones: ¿de dónde vienen los intrones?	347
7.7.1. ¿Cómo pueden insertarse y dispersarse los intrones en el genoma?	349
7.7.2. El montaje de exones por recombinación de intrones	352
7.7.3. Significado evolutivo del montaje de exones	352
7.8. Evolución por simbiosis	354
7.9. Evolución comparada de los genomas: ¿es útil el ADN en exceso?	355
7.10. Conclusiones	359
Ejercicios	361

8. Evolución de estrategias de vida 363

Conceptos clave	363
8.1. Introducción	364
8.2. Conflicto y niveles de selección	365
8.2.1. Conflicto genómico	367
8.2.2. Conflicto y selección de grupo	368
8.2.3. Transiciones evolutivas y conflicto genómico	370
8.3. Evolución del sexo	371
8.3.1. Las hipótesis de la variación: una consecuencia del sexo	374
8.3.2. ¿Por qué hay machos y hembras?: anisogamia frente a isogamia	377
8.3.3. Parasitismo y sexo	379
8.4. La selección sexual	380
8.4.1. La competencia por el apareamiento: un ejemplo de compromiso entre reproducción y supervivencia	385
8.4.2. La elección de pareja	387
8.4.3. La fuerza de la selección sexual	390
8.5. La evolución de los ciclos vitales	391
8.5.1. Los caracteres demográficos como síntesis del ciclo vital	392
8.6. La teoría del esfuerzo reproductivo óptimo	395
8.6.1. La evolución del tamaño corporal y la edad a la madurez	396
8.6.2. El número de descendencias y su tamaño	396
8.6.3. La evolución de la duración de la vida y de la senescencia	397
8.6.4. La evolución de la asignación del sexo	399
8.7. Evolución de la cooperación	401
8.7.1. Algunas teorías sobre la evolución de la cooperación	401
8.7.2. Selección de parentesco	404
8.7.3. La selección de grupo: ¿realidad o ficción?	407
8.8. Conclusiones	408
Ejercicios	410

PARTE IV MACROEVOLUCIÓN

9. Tempo y modo en evolución 415

Conceptos clave	415
9.1. Introducción: historia evolutiva y su explicación suficiente	416
9.2. La naturaleza del registro fósil y su integridad	417
9.2.1. La problemática de la especie en paleontología	420
9.3. Tasas de evolución	422
9.3.1. Análisis comparado de diferentes tasas de evolución	425
9.4. La hipótesis del equilibrio puntuado: la historia de una controversia	427
9.4.1. La controversia entre gradualismo filético y equilibrio puntuado	430
9.4.2. Variantes recientes de la hipótesis del equilibrio puntuado	431
9.4.3. Tendencias evolutivas y selección de especies	432
9.5. La necesidad y los límites del programa adaptacionista	436

9.6. El teatro evolutivo: extinciones y radiaciones	441
9.6.1. Las causas de las extinciones	446
9.6.2. Vulcanistas frente a impactistas: ¿qué causa una extinción masiva?	448
9.6.3. Las causas de las apariciones y los crecimientos en diversidad	454
9.7. Conclusiones	455
Ejercicios	457
10. La evolución de la forma	459
<hr/>	
Conceptos clave	459
10.1. El origen de los patrones corporales	460
10.2. La explosión cámbrica	463
10.3. Mutaciones homeóticas y genes <i>Hox</i>	468
10.3.1. Implicaciones evolutivas de la homología de los genes del desarrollo	470
10.3.2. La vindicación del zootipo: ¿constreñimiento o congelación histórica?	481
10.4. La dinámica del cambio morfológico: ¿heterocronía o recapitulación?	484
10.4.1. Alometría	485
10.4.2. Pedomorfosis y peramorfosis: ¿es todo heterocronía?	488
10.5. Conclusiones	493
Ejercicios	495
11. La historia de la vida	499
<hr/>	
Conceptos clave	499
11.1. Evolución de los taxones superiores	500
11.1.1. Los tres dominios de la vida	501
11.2. Origen de la vida y evolución precámbrica	505
11.2.1. El origen endosimbionte de la célula eucariótica	507
11.2.2. El origen de la multicelularidad	508
11.3. La invasión de la vida en el planeta	510
11.3.1. El árbol filogenético de la radiación metazoica	511
11.3.2. La vida paleozoica	517
11.3.3. El origen de los tetrápodos: ¡los fósiles dicen que sí!	519
11.3.4. La vida terrestre animal: el origen y la diversificación de los amniotas	527
11.3.5. La vida cenozoica: la era de los mamíferos	530
11.3.6. El camino de los primates hacia el origen de los humanos	538
11.3.7. La evolución homínida: de Jordi a Homo pasando por Lucy	542
11.4. Conclusiones	550
Ejercicios	553
Solucionario	555
<hr/>	
Bibliografía	569
<hr/>	
Índice temático y de autores	577
<hr/>	