

ENCUENTROS CON LA  
**CIENCIA**  
Del macrocosmos al microcosmos



Los contenidos de este libro se publican bajo la licencia  
**Reconocimiento-No comercial-Sin obras derivadas 3.0**  
de **Creative Commons**  
(<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>)

**[www.encuentrosconlaciencia.es](http://www.encuentrosconlaciencia.es)**

# Evolución y desarrollo embrionario: ¿hacia una nueva Síntesis?

Ramón Muñoz Chápuli. *Catedrático de Biología Animal. Universidad de Málaga*

«¿Cómo viene al mundo la novedad?  
¿Cómo nace? ¿De qué fusiones, traducciones,  
afiliaciones está hecha? ¿Cómo sobrevive,  
extrema y peligrosa como es?...»

Salman Rushdie

A sí, a primera vista, es difícil percibir que existan conexiones entre la evolución de los seres vivos y el desarrollo embrionario. La evolución es el proceso que ha generado la ingente diversidad de los seres vivos a partir del origen de la vida. El desarrollo embrionario es el proceso de construcción de un organismo pluricelular complejo a partir de una única célula. En ambos casos se trata de generar diversidad y complejidad a partir de lo que es aparentemente sencillo y homogéneo. Pero más allá de esta similitud superficial, no parece que podamos detectar más relaciones. Sí que resulta curioso que el término "evolución" ya fuera utilizado en el siglo XVIII... para referirse al desarrollo embrionario.

Sin embargo, en dos momentos históricos el estudio de la evolución y el del desarrollo embrionario han marchado en paralelo. Uno fue el último tercio del siglo XIX, como luego veremos. El otro lo estamos viviendo desde hace algunos años. Probablemente este momento actual sea recordado por los futuros historiadores de la ciencia como el del origen de una nueva disciplina en Biología Evolutiva. Esta segunda síntesis (la primera lo fue entre el concepto darwinista de la selección natural y la genética de Mendel) ha recibido el nombre de «Evo-Devo» (por *Evolution and Development*) y vamos a intentar resumir aquí las claves de su origen y sus fundamentos. Los interesados en la cuestión tienen a su disposición un excelente número especial de

la revista española *International Journal of Developmental Biology*<sup>1</sup>, coordinado por Jaume Baguñá y Jordi García-Fernández, que constituye la mejor puesta al día disponible actualmente sobre este tema.

La evolución consiste básicamente en la generación y el establecimiento de novedades a lo largo de los linajes de los seres vivos<sup>2</sup>. No siempre se ha reconocido que los mecanismos que llevan a la generación de novedades pueden ser independientes de los que garantizan su supervivencia en un nicho ecológico concreto. Soren Løvtrup señaló acertadamente que en el núcleo de la llamada «Teoría Evolutiva» residen en realidad cuatro teorías<sup>3</sup>:

- La teoría sobre la realidad de la evolución. Es decir, aceptar que la evolución es un fenómeno real. Para esta teoría existe un consenso absoluto, si excluimos a fundamentalistas de todo tipo que todavía niegan la evolución.

- La teoría sobre la historia de la evolución. Es decir, el estudio de las relaciones de parentesco entre los seres vivos.

- La teoría sobre el mecanismo de la evolución. Aquí puede haber mucho menos consenso, y de hecho ignoramos todavía muchos detalles. De forma muy perspicaz, Løvtrup distingue aquí dos teorías: la teoría sobre el origen de la novedad (¿cómo surgen las novedades a lo largo de los linajes?) y la teoría sobre la supervivencia de la novedad, es decir, que el individuo o los grupos de individuos que han adquirido esta novedad deben sobrevivir, reproducirse y transmitirla a las generaciones siguientes.

Origen y supervivencia de la novedad son precisamente las dos preguntas que poéticamente se plantea Salman Rushdie en la cita que encabeza este texto.

---

<sup>1</sup>Volumen 47, número 7/8, 2003.

<sup>2</sup>Entendemos por "linaje" el continuo que forman los seres vivos con sus ancestrales y sus descendientes. El conjunto de linajes forman un "árbol" cuya raíz es el origen de la vida y el extremo de las ramas son las especies actuales.

<sup>3</sup>Løvtrup: Darwinism: Refutation of a Myth. Croom Helm, N.Y. (1987)

## Encuentros y desencuentros entre evolución y desarrollo

Tratemos del origen de la novedad evolutiva. A principios del XIX, el naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck propuso por primera vez un mecanismo evolutivo. Según su idea, la novedad se adquiriría a lo largo de la vida por «impulsos» de los seres vivos, movimientos y esfuerzos en respuesta a necesidades o demandas ambientales. Lamarck observaba que determinados órganos o partes del cuerpo se desarrollaban más a causa de un uso más intenso, o se reducían en caso de no ser usadas. Por ejemplo, los brazos de los herreros están más desarrollados que los de otros trabajadores. Estas modificaciones, según Lamarck, se transmitirían a la descendencia. Aunque esta idea se haya atribuido al propio Lamarck, la mayoría de los naturalistas de aquella época aceptaban la pangénesis, es decir, la circulación por la sangre de pequeñas partículas que de alguna forma reproducían los caracteres corporales y eran transmitidas a la herencia. De esta forma las modificaciones adquiridas a lo largo de la vida serían heredables y, tras muchas generaciones, darían lugar a cambios morfológicos importantes. De esta forma, Lamarck explicaba el largo cuello de las jirafas por el esfuerzo realizado a lo largo de muchas generaciones para alcanzar las hojas más altas de los árboles.

Estas ideas fueron refutadas por un primo de Darwin, Francis Galton, mediante transfusiones de sangre entre conejos (que no cambiaban el color de los descendientes), y más tarde por Weissman, quien cortó la cola a dos decenas de generaciones de ratones, sin por ello conseguir ratones con colas más cortas. Lamarck, por tanto, tuvo el mérito indiscutible de aceptar la realidad de la evolución, aunque propuso un mecanismo evolutivo que no podía en modo alguno explicar la evolución.

Otro naturalista, miembro como Lamarck del Museo Francés de Historia Natural, Geoffroy St. Hilaire, propuso hacia 1824 que las condiciones ambientales podrían afectar al desarrollo embrionario causando morfologías nuevas. También señaló por primera vez las semejanzas entre los vertebrados y los gusanos si a estos se les da la vuelta. En efecto, sistema nervioso y corazón son dorsal y ventral, respectivamente, en vertebrados, y al revés en gusanos o insectos. Esta obser-

vación, que pasó desapercibida en su momento, adquirirá una gran trascendencia casi dos siglos después, como veremos más adelante.

Los naturalistas ingleses Charles Darwin y Alfred Russell Wallace en 1858, y luego Darwin en su obra de 1859 *El origen de las especies*, coincidieron en proponer un mecanismo evolutivo que hacía énfasis en la «supervivencia» de la novedad, pero pasaba de puntillas por su origen. La constatación de que la mayor parte de los descendientes no llegaba a la edad adulta, junto con la idea de la «supervivencia del más apto», llevaron a la propuesta de que en la «lucha por la vida» las variedades más ventajosas serían seleccionadas, implicando cambios morfológicos a lo largo de las generaciones. Por supuesto, no existían muchas ideas acerca de como se originaban las «variedades más ventajosas», sobre todo teniendo en cuenta que los trabajos de Mendel no eran conocidos en esa época.

A pesar de ello, las ideas darwinistas originaron un primer encuentro entre evolución y desarrollo embrionario. La «embriología comparada» quedaba constituida a partir de Darwin como «embriología evolutiva» desde el momento en que se constató que la inmensa mayoría de los animales se formaban a partir de tres capas de células (ecto, meso y endodermo) y conservaban una serie de estados de desarrollo (por ejemplo la gastrulación, que origina el tubo digestivo).

El gran intento de unir evolución y desarrollo fue protagonizado por Ernst Haeckel, el divulgador del darwinismo en Alemania a finales del XIX. Haeckel se propuso desde su cátedra de Jena la gran síntesis de todas las disciplinas biológicas utilizando la Teoría Evolutiva de Darwin como base. Con este propósito, Haeckel fundó una nueva disciplina, la Ecología. Fue mucho menos afortunada su tentativa de explicar el desarrollo embrionario a partir de la evolución. Según Haeckel, el éxito de una novedad evolutiva causa su incorporación al proceso de desarrollo del animal. Los descendientes de este animal incorporarían a su vez nuevas novedades y así, a lo largo del tiempo, se iría creando una sucesión de formas que serían recapituladas (repetidas) en el desarrollo embrionario (Figura 1). La evolución, por tanto, sería la causa del desarrollo embrionario. Haeckel calificó esta idea de «Ley Biogenética fundamental» y la enunció de esta forma lapidaria:

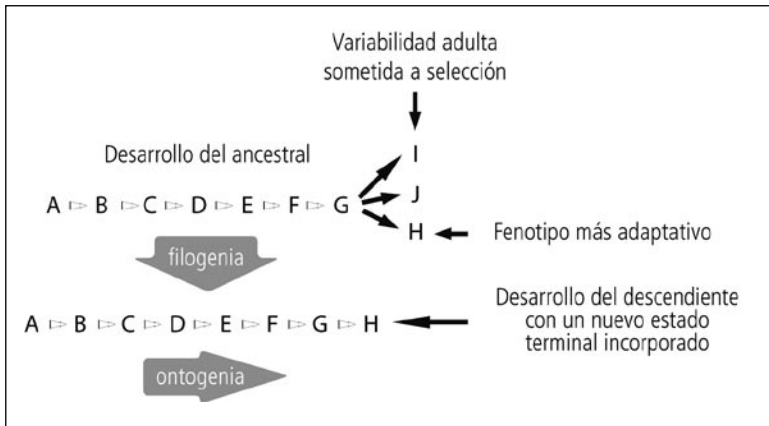


Figura 1. **Visión haeckeliana de las relaciones entre evolución y desarrollo.** Según Haeckel, las variantes morfológicas más ventajosas en el adulto (en este caso la variante H) serían incorporadas al desarrollo embrionario, causando así cambios a lo largo del tiempo, es decir, evolución. De acuerdo con esta idea, el desarrollo embrionario consistiría en una recapitulación de estados ancestrales, una repetición de la historia evolutiva o filogenia. Los críticos de Haeckel, como Garstang, señalaron que son los cambios en el desarrollo los que generan variabilidad y no al revés. Según Garstang, el desarrollo *crearía* la filogenia, en lugar de recapitularla.

«La ontogenia recapitula la filogenia» (es decir, el desarrollo embrionario repite la historia evolutiva del organismo).

La idea era original y atractiva, sobre todo porque explicaba fenómenos misteriosos. Por ejemplo, ¿por qué en el desarrollo de los mamíferos o las aves existe una etapa embrionaria pisciforme, con sus arcos branquiales y todo? ¿Por qué en el embrión de todos los vertebrados encontramos una notocorda, el eje esquelético de nuestros lejanos antepasados, que luego es sustituida por una columna vertebral?

Por esta capacidad explicativa, la Ley Biogenética gozó de un cierto éxito en el último tercio del siglo XIX. No obstante, no faltaron los críticos. Ilya Metchnikoff<sup>4</sup> consideraba el recapitulacionismo haeckeliano demasiado simplista y sugirió que la evolución consistía más en

<sup>4</sup>Uno de los fundadores de la Inmunología, descubridor de la fagocitosis y la persona que introdujo y popularizó el yogur en Europa.

cambios en la etapa embrionaria que en la adulta. Esta idea adelantada a su época quedaba fuera del pensamiento darwinista ortodoxo.

En 1900 se produjo un acontecimiento que cambió el rumbo no sólo de la Teoría Evolutiva, sino de toda la Biología del siglo XX. Fueron redescubiertas las leyes de Mendel, que se habían enunciado 35 años antes y habían pasado desapercibidas. Las leyes de Mendel implicaban la existencia de «factores» desconocidos que determinaban la herencia de los caracteres. Años después, estos factores se denominaron «genes». La evidencia de que existían genes llevaba a dos preguntas: ¿cuál es su naturaleza fisicoquímica? y ¿dónde se encuentran? Responder a estas preguntas llevó medio siglo, hasta el artículo de Watson y Crick sobre la estructura en doble hélice del ADN. Por otro lado, muy pronto se comprendió que si existían factores que determinaban la herencia de los caracteres... ¿no sería posible que cambios en dichos factores originasen cambios heredables en los caracteres, es decir, novedades evolutivas?

Así fue como, mucho antes de que se conociera la naturaleza de los genes, se formuló la «teoría de la mutación» (De Vries, 1903). Las mutaciones serían la «causa» de la evolución. En un sorprendente movimiento pendular, de una teoría darwinista que se ocupaba básicamente de la «supervivencia» de la novedad, se pasó en pocos años a una teoría mutacionista que trataba exclusivamente del origen de la novedad. Lo siguiente es historia, y no vamos a desarrollarla aquí. En los años 30 se produjo la síntesis entre la idea de selección natural de Darwin-Wallace y el concepto de mutación genética, dando lugar al marco en el que se ha movido la Teoría Evolutiva durante la mayor parte del siglo XX. Para Theodosius Dobzhanski, uno de los autores de esta síntesis, la evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones. El origen de la novedad, por tanto, consistiría en cambios en las distintas variedades genéticas en las poblaciones a lo largo del tiempo, debido sobre todo a la selección natural.

La Teoría Sintética de la evolución implica los siguientes principios:

- Gradualismo. La evolución debe ser un proceso lento y gradual.
- La macroevolución (esto es, la evolución a gran escala, el origen

de los grandes grupos de seres vivos) no sería básicamente diferente a la microevolución (evolución a pequeña escala).

- El fenotipo (la apariencia del animal) quedaría determinado por el genotipo (su composición genética). Por tanto el grado de diferencia morfológica debería ser proporcional al grado de diferencia genética.
- La Embriología no tendría nada que aportar al estudio de los mecanismos evolutivos.

Una de las consecuencias de todo esto fue el descrédito en el que cayó la Ley Biogenética de Haeckel, y el divorcio entre evolución y desarrollo embrionario. Ni los biólogos evolutivos precisaban del desarrollo, ni los embriólogos se sentían interesados por la evolución o por los genes. El embriólogo alemán Wilhelm Roux había fundado, a finales del XIX, la Embriología Experimental o Mecánica del Desarrollo, proponiendo un estudio experimental de los mecanismos del desarrollo y contribuyendo con ello a romper los lazos con la evolución. Hasta tal punto se produce un distanciamiento que los genes no se citan en libros de texto clásicos de Embriología, como el de Spemann *Desarrollo embrionario e inducción* (1938). Muchos embriólogos veían la genética como una «genética de caracteres», poco útil para explicar el desarrollo. Del otro lado, Bateson (autor del término «Genética») llegó a afirmar expresamente que el método embriológico había fracasado en su intento de determinar los mecanismos de la evolución<sup>5</sup>. El premio Nobel Thomas H. Morgan, a quien debemos la afortunada elección de la mosca del vinagre (*Drosophila*) como modelo experimental, afirmó que la Genética era la única aproximación científicamente válida para el estudio de la evolución<sup>6</sup>.

En cualquier caso se produjo una auténtica desbandada de embriólogos interesados en evolución, la mayor parte de los cuales se desviaron entre 1900 y 1920 hacia la Genética. Entre ellos Richard Hertwig, Bateson, Pearson, Correns y el propio Morgan.

---

<sup>5</sup> Fe evolutiva y dudas modernas (1922).

<sup>6</sup> Bases científicas para la evolución (1932).



No faltaron valientes heterodoxos que intentaron ir contra corriente. Garstang sugirió que el origen de los vertebrados podría deberse a un fenómeno de pedomorfosis o adquisición prematura de madurez sexual en larvas de ascidias. Garstang llegó a dar la vuelta al argumento de Haeckel, afirmando, en 1922, «La ontogenia no recapitula la filogenia; la crea». Dos décadas después, dos extraordinarios biólogos criticaron la ortodoxia neodarwinista. El alemán Richard Goldschmidt no creía que la acumulación gradual de pequeñas mutaciones pudiera explicar la ingente diversidad de los seres vivos. Para él, el motor de la evolución serían los «cambios heredables en el desarrollo», explicables por «macromutaciones», es decir, reordenaciones cromosómicas o mutaciones en genes fundamentales para la regulación del desarrollo<sup>7</sup>. Este último concepto fue desarrollado por Conrad H. Waddington. Según él, el desarrollo embrionario podría representarse por un «paisaje epigenético», un paisaje formado por valles y crestas por el que desciende una bolita (Figura 2). El desarrollo quedaría canalizado por

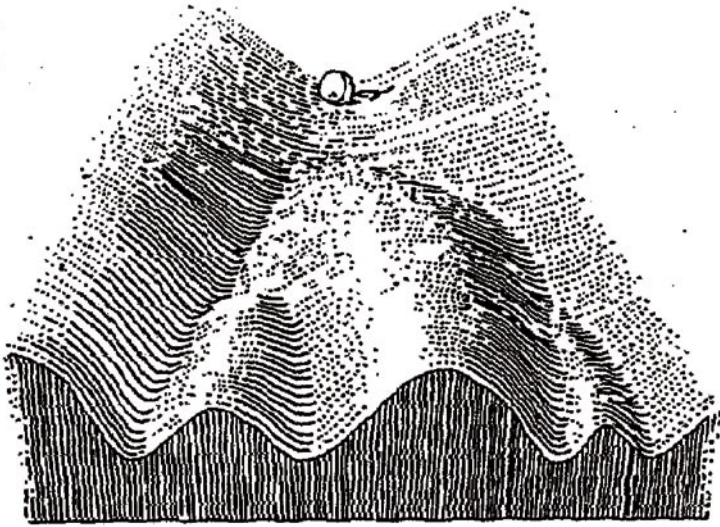


Figura 2. **Paisaje epigenético.** El desarrollo embrionario puede concebirse como la trayectoria de una bolita que desciende por uno de los valles. La mayoría de las variaciones en la trayectoria (es decir, las mutaciones en genes reguladores del desarrollo) no tendrían efecto, ya que la bolita sería canalizada de nuevo hacia el fondo del valle. Sin embargo si esas variaciones ocurren en momentos clave (la divisoria entre dos valles) y/o si superan un cierto umbral, el resultado final podría ser muy distinto al esperado.

el fondo de los valles. Pequeñas variaciones de la trayectoria (mutaciones) normalmente serán asimiladas (la bolita es reconducida al fondo del valle). Pero si dichas variaciones se producen al principio, cerca de la divisorio entre dos valles, el resultado final puede ser muy diferente al esperado. Dicho de otra forma, las mutaciones, si afectan a genes cuya función reside en organizar las primeras etapas del desarrollo, pueden dar lugar a cambios radicales en la forma.

## El desarrollo embrionario como fuente de novedad

Goldschmidt y Waddington formularon propuestas audaces e inteligentes, pero probablemente demasiado adelantadas para su época. El problema era que en aquellos años prácticamente no se sabía nada sobre el control genético del desarrollo. Por eso fue a partir de los 80 cuando el progresivo conocimiento de dicho control vendría a aproximar de nuevo evolución y desarrollo, llevando al nacimiento de la Evo-Devo.

Stephen Jay Gould y Niles Eldredge habían propuesto a principios de los 70 su modelo de los equilibrios interrumpidos. Según ellos, el estudio de los fósiles mostraba en general linajes muy poco variables a lo largo del tiempo, con episodios bruscos de aparición de nuevas formas (Figura 3). Las nuevas especies aparecerían «a saltos» y no por divergencia gradual a partir de un ancestral. Esto se opone frontalmente a lo que predice la Teoría Sintética de la evolución, que implica cambios graduales y continuos a lo largo del tiempo. Sin embargo, se ajustaba perfectamente al modelo de «desarrollo canalizado» de Waddington. Recordemos que las modificaciones en la «trayectoria» del desarrollo podrían dar lugar a cambios muy grandes (si se producen pronto) o a ningún cambio (si son tardíos). Por otro lado, el modelo de equilibrios interrumpidos reavivó el debate sobre la macroevolución. En 1977 Stephen Gould publicó *Ontogeny and Phylogeny*, retomando de forma crítica los olvidados planteamientos de Haeckel. Poco después

---

<sup>7</sup>La Base Material de la Evolución (1940)

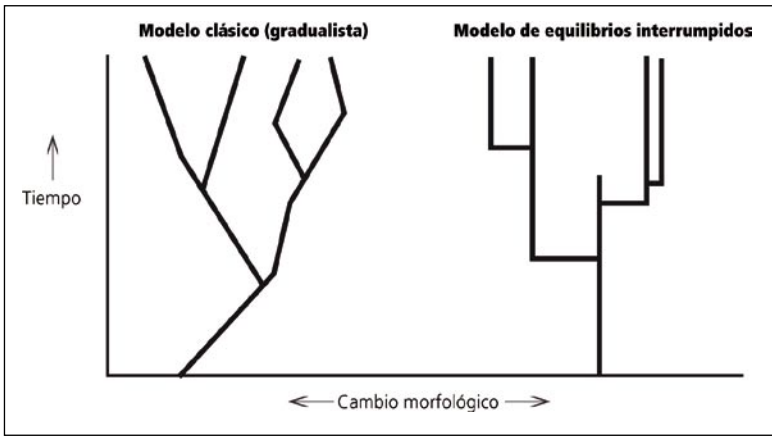


Figura 3. **Modelo gradualista clásico de cambio morfológico, predicho por la Teoría Sintética de la evolución, y modelo de los equilibrios interrumpidos propuesto por Eldredge y Gould.** La Teoría Sintética predice que los cambios deben producirse gradualmente a lo largo del tiempo, provocando una progresiva divergencia morfológica de una nueva especie a partir de su ancestral. En cambio, Eldredge y Gould afirman que lo que realmente se observa cuando se estudian los fósiles a lo largo del tiempo es un conjunto de linajes que cambian poco, y que la variación morfológica se produce coincidiendo con la aparición de nuevas especies. Este modelo es más coherente con la idea de la canalización del desarrollo expuesta en la figura 2, que predice que los cambios morfológicos serán raros y bruscos, no continuos y graduales.

aparecieron *Evolution and Development* (1982) de John Bonner (recopilación de las ponencias presentadas a la pionera Conferencia Dahlem sobre Evolución y Desarrollo celebrada en Berlín en mayo de 1981) y *Embryos, Genes and Evolution* (1983) de Raff y Kaufman. Estos libros marcan realmente el origen de la Evo-Devo.

Las sorpresas fueron continuas cuando comenzaron a desvelarse los mecanismos génicos implicados en el control del desarrollo embrionario de los animales. A pesar de la gran diversidad del mundo animal, el número de genes que regulaban su desarrollo era muy reducido. Los mismos genes aparecían una y otra vez controlando procesos, similares o muy diferentes en ocasiones, en animales lejanamente emparentados. Por ejemplo, los genes del complejo *Hox*, que se habían descubierto a finales de los 70, se encargan de organizar el eje antero-posterior de la inmensa mayoría de los animales, es decir, determinan lo que va a ser cefálico (anterior), medio o caudal (posterior) tanto en humanos como en moscas del vinagre, por citar un ejemplo (Figura 4).

El producto del mismo gen (*Pax-6*) controla la formación de ojos en mamíferos, insectos y cefalópodos, aunque los ojos resultantes sean completamente diferentes. La correspondencia es tan grande que las moscas del vinagre carentes de la expresión de este gen, y que por tanto carecen de ojos, los recuperan con normalidad cuando se inserta en sus genomas una copia del gen *Pax-6*... ¡de ratón! Más ejemplos: la organización espacial del ala de la mosca del vinagre se regula con los mismos genes que organizan nuestros brazos.

Por otra parte, los genes que determinan lo que va a ser dorsal y ventral en vertebrados y *Drosophila* son los mismos, aunque estén invertidos (Figura 4). Esta inversión está probablemente relacionada con el hecho de que la boca, que en definitiva es la estructura que marca la posición ventral del cuerpo, tiene un origen diferente en los organismos llamados protóstomos (insectos, gusanos anélidos, moluscos) y en los deuteróstomos (equinodermos, vertebrados). Como ya presintió Geoffroy Saint Hilaire a principios del XIX, ¡nuestro vientre corresponde al dorso de *Drosophila* y viceversa!

Además de estas coincidencias de genes en procesos similares de desarrollo, se puso de manifiesto que determinados sistemas de señales se utilizaban una y otra vez para procesos de desarrollo muy diferentes entre sí. Los ejemplos son muy numerosos: Los BMPs (*bone morphogenetic proteins*), son proteínas que participan en la morfogénesis del hueso, como su nombre indica, pero también en la determinación de la zona ventral de vertebrados o la del área dorsal de la médula espinal. Los genes *Hox* organizan el eje anterior-posterior de los animales, como ya hemos dicho, pero también el eje de las patas de los vertebrados. Sistemas de señales de las familias Notch, Hedgehog, Wnt y TGF son utilizadas una y otra vez durante el desarrollo en procesos muy variados.

Por tanto, la ingente diversidad de los animales está generada por un número muy reducido de sistemas de genes. Esto lleva al concepto de «caja de herramientas genética», el repetido recurso por parte del desarrollo embrionario a los mismos genes para la construcción del cuerpo del animal. Pero eso implicaría, de acuerdo una vez más con la idea de Waddington, que pequeñas variaciones en estos sistemas pueden ser origen de importantes novedades morfológicas.

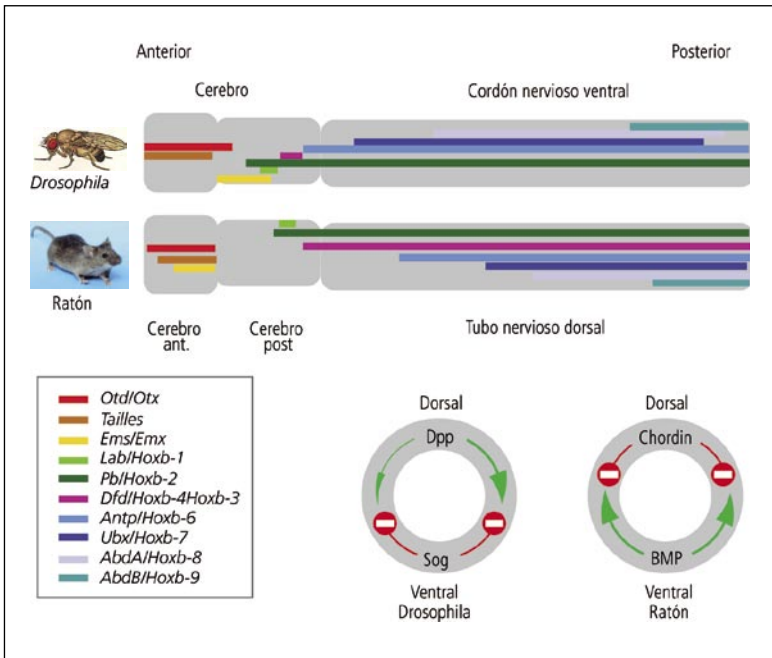


Figura 4. **Correspondencia en los dominios de expresión de algunos genes reguladores del desarrollo en la mosca *Drosophila* y en el ratón** (indicados en el recuadro). La correspondencia es muy elevada en el eje anteroposterior, como se observa en la parte superior. En cambio, la correspondencia en el eje dorsoventral es inversa, es decir, sólo se produce si se asume que el vientre de la mosca corresponde al dorso del ratón y viceversa. En efecto, los genes *BMPs* son los homólogos en vertebrados del gen *Dpp* de *Drosophila*. Los *BMPs* determinan la región ventral del ratón y *Dpp* la zona dorsal de *Drosophila*. La dorsalización del ratón se produce bloqueando la acción de *BMPs* (mediante el producto del gen *Chordin* entre otros). La ventralización de *Drosophila* se debe a un mecanismo similar, mediante el bloqueo de *Dpp* producida por el gen *Sog*. *Chordin* y *Sog* son homólogos. En realidad, dorsal y ventral son posiciones relativas a la situación de la boca, que siempre se considera ventral. Lo que probablemente sucedió fue que en los antepasados remotos de los vertebrados, la aparición de una nueva boca invirtió nuestro eje dorsoventral respecto al del resto de los animales, manteniéndose el sistema de señales génicas que determina lo que se desarrolla en cada región corporal. Esto determina que el sistema nervioso sea dorsal en vertebrados y ventral en insectos, mientras que el corazón ocupa la posición contraria.

De hecho lo son. Hoy día conocemos muchos ejemplos en los que la diversidad morfológica está asociada a variaciones en genes reguladores del desarrollo. Entre otros, el hecho de que los dípteros (moscas y mosquitos) tengan dos alas en lugar de las cuatro habituales en insectos, se debe a la actividad de un solo gen, *Ultrabithorax*, que reprime a los genes responsables de la formación del segundo par de alas. Es suficiente la mutación de *Ultrabithorax* para obtener moscas... ¡con cuatro alas! La ausencia de patas anteriores en serpientes se debe a la extensión hacia delante del dominio de expresión de los genes *HoxC6* y *HoxC8*. Por otro lado, la formación de los dedos se asocia a la aparición de una nueva zona donde se expresan los genes *HoxD11* y *HoxD13*. Mutaciones en estos genes causan defectos en el número o fusiones de los dedos en humanos.

A lo largo de estos años aparece por tanto una nueva respuesta para la pregunta clave que nos planteábamos al principio: ¿cuál es el origen de la novedad evolutiva? Y esa respuesta está en las variaciones del control genético del desarrollo embrionario.

## **Evo-Devo: ¿Un nuevo paradigma en Biología Evolutiva?**

Con estos antecedentes Evo-Devo se fue consolidando alrededor del año 2000, con la aparición de nuevas revistas científicas (*Evolution and Development*, *Genes, Development and Evolution*, *J. Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*), sociedades científicas, congresos, etc. El objetivo fundamental de esta disciplina es el de establecer las bases genéticas de las grandes innovaciones evolutivas, o dicho de otra forma, relacionar los cambios que se localizan en el origen de los grandes grupos con cambios espaciales o temporales en la expresión de los genes relevantes para el desarrollo.

Ya estamos en condiciones enunciar una serie de principios básicos de la nueva disciplina. Por ejemplo:

- La modularidad del desarrollo embrionario, es decir la existencia de una serie de compartimentos a muchos niveles (segmentos

corporales, campos morfogénicos, órganos, linajes celulares, sistemas de señales entre células). Esta visión modular del desarrollo está asociada con la idea ya enunciada de la caja de herramientas y el bricolage genético.

- La disociación temporal o heterocronía, el cambio en el patrón temporal del desarrollo de un órgano. Por ejemplo, la aceleración del desarrollo del miembro anterior de la salamandra arborícola *Bolitoglossa occidentalis* origina extremidades que funcionan como ventosas. Hay otros ejemplos, como la persistencia prolongada de ciertas señales en la extremidad de los embriones de cetáceos. Esta es la causa de la hiperfalangia, el gran número de falanges en los dedos de estos animales que hacen que los miembros adquieran forma de aletas.
- La disociación espacial o alometría, el cambio en la velocidad de crecimiento de un órgano. Fenómenos de alometría están detrás de la diversidad morfológica en los cráneos de los mamíferos, por ejemplo el hecho de que nuestra bóveda craneana esté abultada, o que se alargue la región nasal de los cetáceos.
- Duplicación y divergencia. El concepto modular del desarrollo lleva asociada esta propiedad, la posibilidad de que módulos duplicados, y por tanto redundantes, puedan evolucionar en direcciones diferentes diversificando así las funciones. Los ejemplos son numerosos y a todos los niveles. Por ejemplo, los artrópodos especializan sus segmentos corporales, y sus apéndices se hacen sensoriales, manipuladores, masticadores, marchadores, etc. O las diferentes funciones de las globinas derivadas de un gen ancestral y que se encargan del transporte de oxígeno en distintas circunstancias (mioglobinas musculares, hemoglobinas fetales y adultas, etc.).
- Coopción o reclutamiento. Ya hemos hablado antes del reiterado recurso a módulos genéticos para funciones muy diversas. Basta considerar las variadísimas funciones desempeñadas en el desarrollo por los productos de genes tales como los pertenecientes a las familias Hedgehog, Notch, Engrailed o Wnt. No obstante,

la coopción también puede producirse a nivel morfológico. Por ejemplo, los arcos branquiales embrionarios han sido utilizados para funciones diferentes a lo largo de la evolución. Un mismo par ancestral de arcos branquiales ha funcionado sucesivamente como mandíbulas (en los tiburones y rayas), como parte de la articulación mandibular (en muchos peces, anfibios, reptiles y aves), y como transmisor de sonido en el oído medio (el yunque y martillo de los mamíferos).

- Restricción. En efecto, no todas las morfologías son posibles. Por ejemplo, existen vertebrados en los que se han desarrollado especialmente los dedos 4 (pterosaurios), 3 (caballos, cebras), 2+3+4 (tapires, hipopótamos), 3+4 (ovejas, vacas) o 2+3 (aves)... Pero no existen vertebrados en los que se hayan desarrollado los dedos 1+2, 4+5, 2+4 u otras combinaciones. Un experimento llamativo en este sentido consiste en el tratamiento de embriones de ajolote con colchicina (una sustancia que inhibe la división celular). Las estructuras obtenidas con ciertas dosis son idénticas a morfologías reales de las extremidades de otras especies de anfibios caracterizadas por una reducción en el número de dedos.

## Conclusión

Es importante señalar que la Evo-Devo no refuta en modo alguno a la Teoría Sintética de la evolución, sino que la completa en el marco de una Teoría Evolutiva mucho más amplia. Para entender esto es útil volver a la distinción entre microevolución y macroevolución, la evolución a pequeña escala y la aparición de las grandes innovaciones y los grandes grupos de seres vivos. La microevolución estaría fundamentalmente basada en mecanismos de mutación y selección, sería gradual y estaría implicada en el ajuste fino de los organismos a su medio ambiente. La macroevolución, en cambio, consistiría sobre todo en innovaciones evolutivas generadas a partir de cambios en los genes reguladores del desarrollo.



Las bases de esta nueva disciplina serían, en comparación con los principios de la Teoría Sintética antes expuestos:

- Se asume la existencia de diferentes mecanismos para explicar la macro y la microevolución.
- Se rechaza el gradualismo. No existe una velocidad constante en los cambios evolutivos. Determinados cambios macroevolutivos pueden aparecer de forma muy rápida. Esto explica que prácticamente todos los diseños de los grandes grupos de animales aparecieran en un periodo de tiempo relativamente corto (el periodo Cámbrico).
- La composición genética no determina necesariamente el fenotipo, la apariencia externa. Variaciones genéticas pueden ser asimilada por fenómenos de canalización durante el desarrollo, y no dar lugar a variaciones en la forma.
- No hay correlación entre similitud genética y fenotípica. Pequeñas variaciones en los genes reguladores del desarrollo pueden producir cambios radicales del fenotipo. Esto explica que humanos y chimpancés, siendo morfológicamente muy diferentes, tengan una identidad genética del orden del 99%, mucho mayor que la identidad genética que encontramos entre especies "gemelas" de moscas del vinagre. En ese 1% de diferencia genética que nos separa de los chimpancés hay un número importante de variaciones en genes reguladores del desarrollo embrionario.

En el futuro asistiremos, sin duda, al establecimiento de correlaciones sorprendentes entre novedades evolutivas y actividad de genes responsables del desarrollo. Y de forma más apasionante aún, tal vez podamos hablar de una Evo-Devo experimental. ¿Será posible recrear la evolución en el laboratorio mediante manipulaciones genéticas? La imaginación aquí no conoce límites. Por ejemplo, los factores *dpp*/*BMP* se expresan radialmente en las larvas de medusas y pólipos (animales con simetría radial y sin mesodermo) pero definen el eje dorsoventral en animales con simetría bilateral. ¿Qué pasaría si fuéramos capaces de forzar una expresión polarizada, no radial, en la larva de un

pólipo? ¿Y si además introducimos en su genoma los genes que inducen la formación del mesodermo? ¿Obtendríamos un nuevo organismo bilateral en el laboratorio? ¿Seríamos capaces de "crear" un nuevo grupo de organismos? Es sólo un experimento mental, sin garantías de que podamos desvelar lo que realmente ocurrió en el origen de los animales bilaterales, pero ilustra bien no sólo las posibilidades de una Evo-Devo experimental sino también lo que nos puede deparar el futuro de la Biología Evolutiva y del Desarrollo.