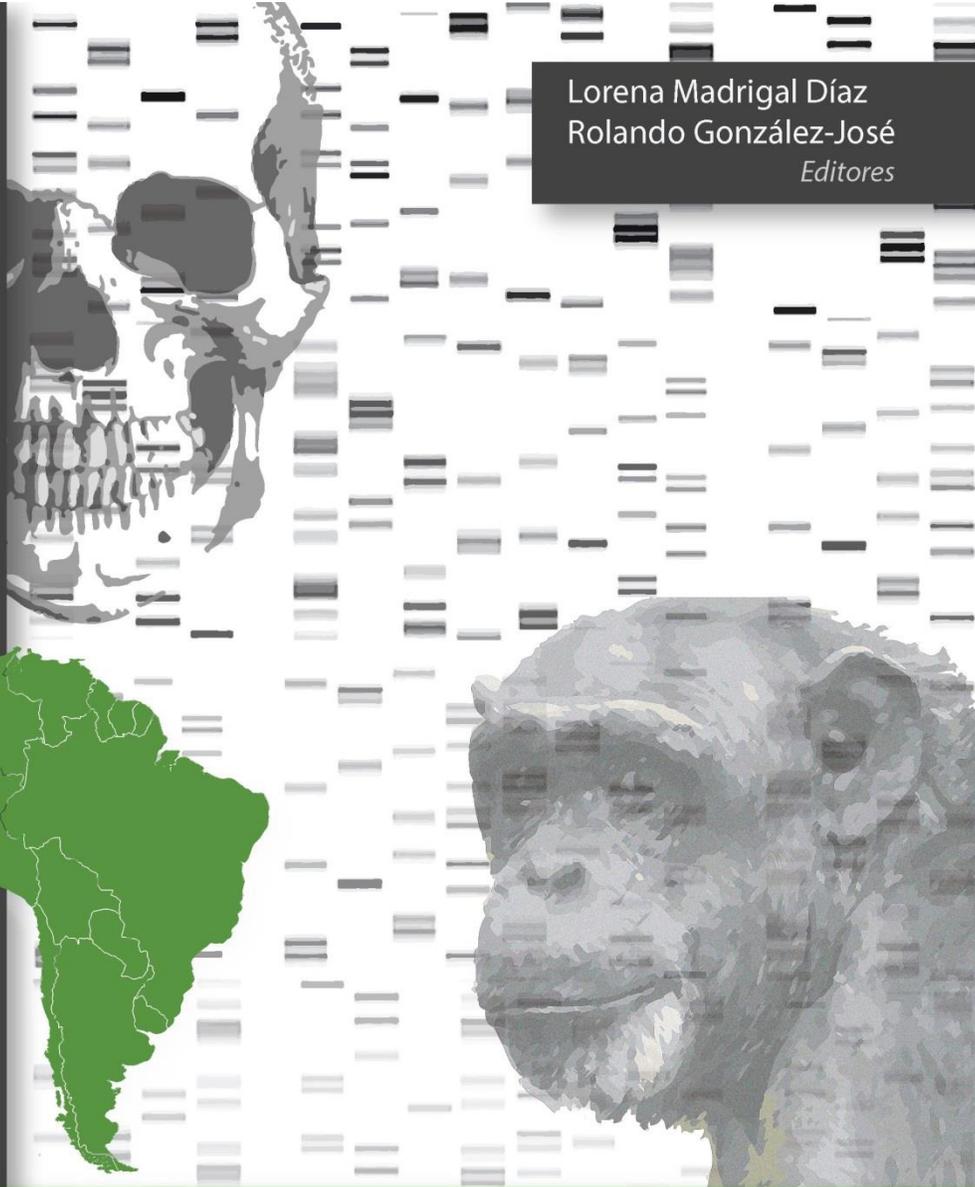


Lorena Madrigal Díaz
Rolando González-José
Editores



Introducción a la

Antropología Biológica



INTRODUCCIÓN A LA ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA.

Un libro publicado bajo los auspicios de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB).

Editado por:

Lorena Madrigal Díaz y

Rolando González-José

ISBN 978-987-33-9562-8

Fecha de publicación: Enero, 2016.

Libro escrito, editado, producido y puesto en línea gratis y sin fin de lucro. Ninguna parte del libro puede venderse.

© Los autores y la ALAB. 2016.

La manera correcta de citar éste libro es:

Madrigal, L. y González-José R. (2016) Introducción a la Antropología Biológica. Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica. 678 pags. ISBN: 978-987-33-9562-8.

ISBN 978-987-33-9562-8



Índice

Página

Prólogo: Un experimento en solidaridad y cooperación.

Madrigal Díaz, L y González-José, R..... 3

Introducción: La antropología biológica. González-José, R. y Madrigal Díaz, L. 5

Primera Unidad: Teoría evolutiva y genética

1. El desarrollo de la Antropología Biológica en América Latina y la fundación de la ALAB. Salzano, F.M. y Rothhammer, F 8
2. La evolución de la teoría evolutiva. Primera parte. Colantonio, S. et al.....20
3. La evolución de la teoría evolutiva. Segunda parte. Manríquez, G..... 39
4. Intersecciones entre la política cultural europea, el racismo y la bioantropología. Carnese, F.R. 62
5. Genética: De Mendel al conocimiento del funcionamiento del genoma. De Oliveira SF y Arcanjo Silva AC 83

Segunda Unidad: Los humanos en el contexto del orden Primates.

6. Explorando al orden Primates: La primatología como disciplina bioantropológica. Kowalewski, M. et al. 121
7. Ecología reproductiva humana. Núñez de la mora A. et al. 174
8. Osteología antropológica. Conociendo la biología esquelética desde la antropología. Hernández Espinoza, PO. 214
9. Antropología forense: métodos, aplicaciones y derechos humanos en América Latina. Pacheco Revilla, G. 238
10. El análisis de ADN como herramienta de la antropología forense. Silva de Cerqueira, CC y Ramallo V. 262

Tercera Unidad. Paleo-antropología y diáspora humana

11. Reconstrucción biocultural de la dieta en poblaciones antiguas: reflexiones, tendencias y perspectivas desde la bioarqueología. Cadena, B. et al.....284
12. Paleopatología: interpretaciones actuales sobre la salud en el pasado. Suby, J. et. al 323
13. Evolución de los Primates: desde su origen hasta los primeros registros de homínidos. Tejedor, MF. 361
14. La evolución de los géneros *Australopithecus* y *Paranthropus*. Makinistian, A.....418
15. El género *Homo*. Martínez Latrach, F 441
16. La dispersión de *Homo sapiens* y el poblamiento temprano de América. Bisso-Machado R. et al. 467

CAPÍTULO 3. LA EVOLUCIÓN DE LA TEORÍA EVOLUTIVA. (SEGUNDA PARTE).

GERMÁN MANRÍQUEZ¹

¹ Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile. gmanriquezs@odontologia.uchile.cl.

1. INTRODUCCIÓN.

En el presente capítulo se resumen los antecedentes que dan origen a la teoría sintética de la evolución durante la primera mitad del siglo XX, y se muestra el estado actual del desarrollo que estos componentes han tenido a partir de la segunda mitad del siglo XX, reconocidos todos como una necesaria extensión o expansión de la teoría sintética.

Respecto de la teoría sintética de la evolución, revisaremos el rol jugado en su gestación por la Genética clásica junto con el aporte entregado por los naturalistas darwinianos, donde destacan las obras de Alfred R. Wallace (1823-1913) y August Weismann (1834-1914). Las evidencias de la genética de poblaciones mostraron que el carácter gradual de la evolución descrito por Charles Darwin (1809-1882) se podía entender como la acumulación en el largo plazo de pequeños cambios mutacionales, los que en su conjunto podían llegar a otorgar una ventaja selectiva a los portadores de dichos cambios. Por otra parte, los naturalistas rescataron de Darwin su visión poblacional de los procesos evolutivos, reformulando desde ese enfoque la respuesta a la pregunta sobre los mecanismos que podían dar origen a las nuevas especies de organismos.

A partir de estos antecedentes, focalizaremos la atención en la definición del concepto de especie y el estudio de las causas de la especiación, y en el papel que en este proceso juegan las mutaciones y la selección natural. En comparación con el darwinismo clásico, la teoría sintética de la evolución mostró que para entender las causas del origen de las especies no bastaba con explicar el origen de la variación a nivel intrapoblacional, sino que, además, había que conocer el origen del aislamiento reproductivo entre las poblaciones (escala interpoblacional).

Pero la excesiva importancia asignada a la selección natural como factor del cambio evolutivo y al rol determinante de la genética de poblaciones para entender la naturaleza de la variación fenotípica estimuló

a partir de la segunda mitad del siglo XX la revisión de los principios sobre los que se sustentó la teoría sintética de la evolución. En particular, en las últimas décadas se han acumulado numerosas evidencias que muestran la importancia que juegan en la evolución de los seres vivos: 1) los procesos epigenéticos o modificaciones post-transcripcionales, 2) la variación fenotípica, especialmente en los primeros estadios del desarrollo del individuo (enfoque Evo-Devo), 3) el crecimiento alométrico y el desarrollo heterocrónico, y 4) los cambios macroevolutivos de naturaleza intermitente. Dada su relevancia y actualidad, dedicaremos la segunda parte de este capítulo a revisar este conjunto de nuevos conocimientos. El enfoque Evo-Devo integra la genética del desarrollo y el conocimiento sobre el rol de los cambios epigenéticos para explicar el origen y evolución de la diversidad biológica (Gilbert, 2010). Junto con hipótesis y modelos recuperados de la "trastienda" de la teoría sintética de la evolución, lo que se aplica en particular al enfoque Evo-Devo, este conocimiento constituye lo que muchos autores definen como la extensión o expansión de la teoría sintética de la evolución (Handschuh y Mitteroecker, 2012; Pigliucci, 2007; Pigliucci y Müller, 2010).

2. ANTECEDENTES DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

De acuerdo con la teoría sintética, la evolución es un proceso gradual que ocurre a partir de leves cambios de base hereditaria -mutaciones y recombinación, en el caso de las especies con reproducción sexual-, los cuales se expresan como variantes fenotípicas que son sometidas a nivel poblacional a la acción de la selección natural, donde el estudio de los eventos que ocurren en escala ecológica, a nivel de poblaciones y especies (microevolución), debería ser suficiente para entender los cambios observados en escala geológica, a nivel de linajes de especies (macroevolución) (Manríquez y Rothhammer, 1997). Este enfoque refleja el resultado de una larga y sostenida discusión ocurrida entre los genetistas clásicos y los naturalistas neodarwinianos durante las primeras décadas del siglo XX respecto de la naturaleza del cambio evolutivo y de sus causas subyacentes, el rol de las mutaciones del material hereditario y de la selección natural, así como sobre cuáles eran los problemas de investigación prioritarios de la teoría fundada gracias a los trabajos de J.B. Lamarck (1809), Ch. Darwin (1859) y A.R. Wallace (1889). El término "Neodarwinismo" fue acuñado por George J. Romanes en 1895 (cit. por Reif, 2000), y se refiere a *"the pure theory of natural selection to the exclusion of any supplementary theory"*, como lo plantean los naturalistas darwinianos de fines del siglo XIX, representados por Wallace y, especialmente, por Weismann, cuyos trabajos habrían refutado para siempre las teorías sobre la transmisión somática del material hereditario (pangenesi), y la herencia de caracteres adquiridos (lamarckismo). Erróneamente, se homologa "Neodarwinismo" (Romanes,

1895), con "Teoría sintética de la evolución" (Huxley, 1942). Para una extensa discusión sobre las bases históricas y teóricas de esta diferencia, ver el trabajo de Reif et al., (2000).

3. LA VISIÓN DE LA GENÉTICA Y DE LOS NEODARWINISTAS SOBRE LA EVOLUCIÓN

Los principios de Mendel fueron re-descubiertos en 1900 por Karl Correns, Erich von Tschermack y H. de Vries, mientras que Haldane escribió la primera traducción al inglés del trabajo de Mendel. Genetistas como H. de Vries (1906) y W. Bateson (1909), plantearon que el cambio evolutivo era de naturaleza saltatoria debido al papel preponderante que jugarían las mutaciones como agente de dicho cambio en comparación a la selección natural, la cual tendría un rol más bien pasivo o secundario, participando solo en la mantención de las variantes más ventajosas y en la eliminación de las mutaciones deletéreas o dañinas. De igual manera, el nuevo conocimiento de la genética mendeliana sobre el modo de herencia y la naturaleza del material hereditario puso en duda la validez del concepto de especie utilizado por Darwin, quien lo hacía equivalente al de variedad, en contraposición al concepto tipológico predominante en su época. Respecto de las mutaciones, de Vries (1906) señala que las mutaciones no solo representan el principal factor evolutivo que explicaría el origen de las nuevas especies sino que, además, la generación de nuevas especies a partir de formas pre-existentes se produciría por "saltos bruscos". Por su parte, sobre el problema del concepto de especie, Bateson (1909) resalta la importancia que tiene el enfoque de la Genética para su comprensión, ya que permite distinguir la variación real, de tipo genético, de aquella variación "fluctuante", debida al ambiente u otros factores que no pueden ser transmitidos a la descendencia.

Así, los genetistas consideraban que un problema prioritario de la teoría de la evolución era conocer el origen de las mutaciones del material hereditario (variantes alélicas) y entender cómo el cambio de las frecuencias génicas a nivel poblacional podría explicar el cambio evolutivo. Para cumplir con estas tareas, un fuerte énfasis fue puesto en el uso de nuevas técnicas experimentales desarrolladas en el modelo de la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) y en la elaboración de modelos matemáticos para explicar y predecir objetivamente el cambio de las frecuencias génicas. Ello, en contraposición a la inferencia basada en la observación que aplicaba la mayoría de los naturalistas de la época. Estos aspectos quedaron claramente reflejados en las palabras pronunciadas el 25 de agosto de 1932 por Thomas H. Morgan al cierre de su intervención en el VI Congreso Internacional de Genética, dedicadas a resumir las primeras tres décadas de desarrollo de esta disciplina desde el redescubrimiento de los principios mendelianos el año 1900. En esta reunión, Morgan planteó que uno de los problemas más importantes de la Genética en el futuro inmediato era conocer la naturaleza del proceso mutacional y el rol que en dicho proceso juegan las

modificaciones físico-químicas. Entre las causas de la brecha existente entre genetistas mendelianos y naturalistas darwinianos Mayr señala a Th. Morgan como uno de los mayores responsables. Según Morgan, los evolucionistas que no ocupaban el método experimental se dedicaban solo a "filosofar" (cf. prólogo en Mayr and Provine, 1998)

En contraposición a esta visión de la genética mendeliana clásica, los naturalistas darwinianos eran gradualistas, y consideraban que selección natural era el principal factor de cambio evolutivo. En este contexto, el rol de las mutaciones del material hereditario era condición necesaria pero no suficiente, ya que solo otorgaba la "materia prima" de la evolución, aunque no representaría en sí un factor evolutivo que promoviera activamente la formación de nuevas especies. Según AR Wallace (1889), la condición más importante de todas para que ocurra especiación es que las variaciones ocurran en una cantidad suficiente, que sean de la bastante diversidad y estén representadas en un gran número de individuos, como para proveer un gran material para que la selección natural actúe y dé origen a nuevas especies.

De acuerdo con los investigadores representantes de esta visión, el factor evolutivo responsable de la especiación es la selección natural. En este aspecto, los neodarwinistas se distinguieron claramente del propio Darwin, quien mantuvo una posición más bien ecléctica al respecto. En el "Origen de las especies" Darwin, además de considerar que las especies eran meras variedades, reitera su convicción de que junto con la selección natural, pueden ser causa de la variabilidad de los seres vivos las "leyes del crecimiento" (i.e. alometrías), e, incluso, la herencia de caracteres adquiridos durante la vida de los individuos en respuesta a los cambios ambientales (lamarckismo). La idea la desarrolló extensamente Wallace (1889), en su obra "Darwinismo", donde considera como punto de partida del proceso de especiación el fenómeno de "divergencia de caracteres", o aumento de la frecuencia de los individuos de una misma especie que son portadores de variantes que otorgan mayor sobrevivencia y dejan mayor descendencia en determinadas condiciones ambientales, en comparación a los demás miembros de la misma especie. El ejemplo clásico, tomado de Darwin, es el de los escarabajos ápteros de la Isla de Madeira donde, debido a los fuertes vientos que azotan sus costas, más de 200 de las 550 especies de la familia Scarabidae presentan alas reducidas o no las presentan del todo, a diferencia de los escarabajos de Europa continental, que prácticamente no muestran este rasgo. Debido a que es imposible que los escarabajos sin alas hayan poblado la isla desde el continente (única posibilidad de poblamiento dado ese escenario geográfico), lo más probable es que en las islas haya ocurrido la divergencia de este carácter bajo la acción de la selección natural a partir de un ancestro alado que llegó desde el continente. Según Wallace (1889), bajo determinadas circunstancias este proceso podría conducir a la formación de nuevas especies mediante la selección de los atributos que

potencian o promueven la infertilidad entre las especies incipientes, seleccionado en contra a los eventuales híbridos en las especies que no expresan el fenotipo totalmente adecuado (no volar), aumentando de este modo el aislamiento reproductivo, condición esencial para que ocurra especiación. Así, desde la visión de los neodarwinistas, cuando el carácter modificado es de gran importancia porque afecta directamente la existencia de muchas especies haciendo muy difícil su subsistencia a menos que efectúen un cambio considerable en su estructura o en sus hábitos, entonces dicho cambio podría deberse, en algunos casos, a la selección natural, y tendría como resultado la formación de nuevas variedades y especies. La selección en contra de los híbridos conducente a especiación se conoce como "efecto Wallace", y ha sido corroborada experimentalmente en poblaciones naturales de origen vegetal (rev. Ollerton, 2005) y animal (rev. Ritchie, 2007).

Según Wallace (1889), y a diferencia de lo planteado por los genetistas clásicos, centrados en el análisis de las causas de la variación y herencia del material hereditario, para los naturalistas neodarwinianos el problema prioritario de la teoría de la evolución consistió en dilucidar y entender las causas del origen de las especies, y en analizar el rol que le cabría en este proceso a la selección natural.

4. LA TEORÍA SINTÉTICA Y EL ORIGEN DE LAS ESPECIES

Como resultado de las investigaciones experimentales y de campo llevadas a cabo por genetistas, zoólogos y botánicos, a fines de la década de 1940 ya se habían publicado los principales trabajos de integración entre los conocimientos fundadores de la teoría cromosómica de la herencia y de la visión poblacional y biogeográfica, características del pensamiento darwiniano (Tabla 1).

Este nuevo enfoque, definido como teoría sintética de la evolución (Huxley, 1942), permitió superar las diferencias aparentemente irreconciliables entre los puntos de vista de los genetistas clásicos y los naturalistas neodarwinianos. Entre los principales aportes de la teoría sintética al conocimiento sobre las causas de la evolución y de sus factores determinantes, destacan: i) la definición operacional de conceptos centrales de la teoría de la evolución /especie, modelos de especiación, mecanismos de aislamiento reproductivo (pre- y postcigótico), selección estabilizadora, flujo génico, acervo (pool) genético, etc./, ii) la demostración matemática y posterior corroboración empírica de que una pequeña ventaja selectiva podía, a largo plazo, llegar a tener un impacto evolutivo mayor para la adecuación biológica de la población, iii) la demostración experimental de que la variación fenotípica continua era causada por cambios mutacionales de naturaleza discreta, iv) la demostración de la consitución heterocigota y altamente variable de la mayor parte de las variantes genéticas presentes en las poblaciones naturales, v) el establecimiento de la base

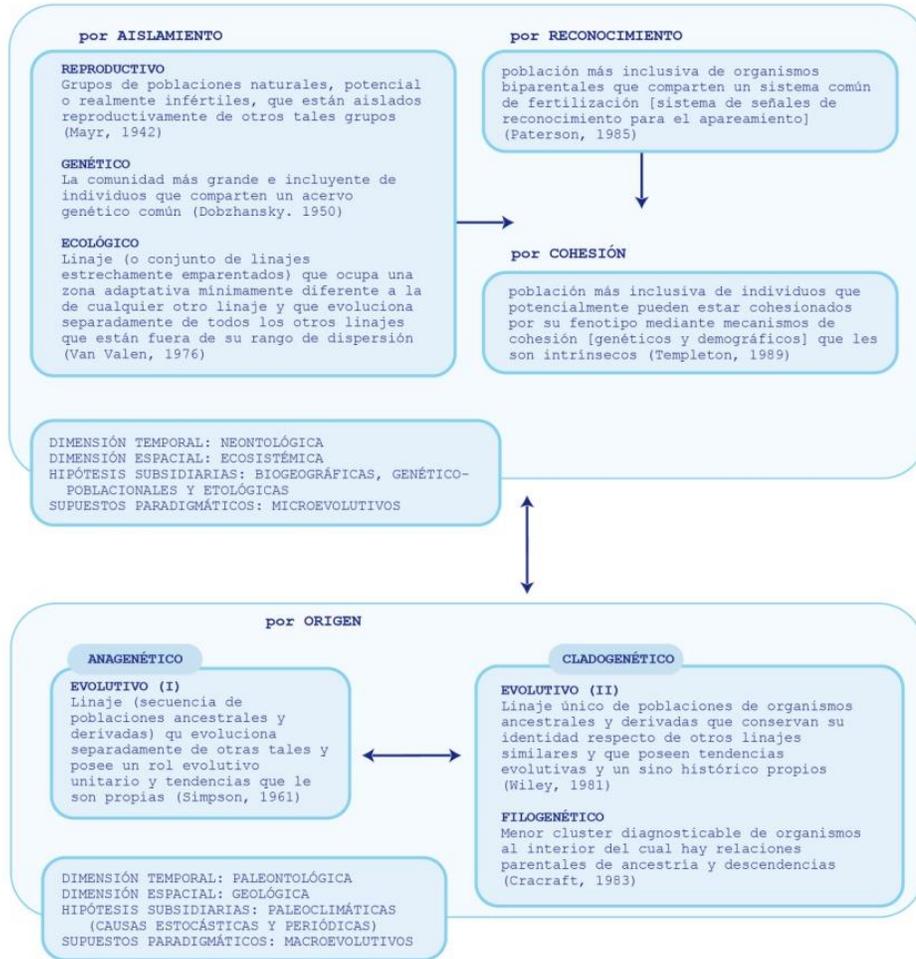
hereditaria de las variaciones geográficas (altitudinales, clinales, etc.) de valor adaptativo, vi) la descripción de patrones generales del cambio evolutivo en la escala geológica. Considerando la diversidad e importancia de cada uno de estos tópicos, y la imposibilidad de darles la debida cobertura en el marco del presente capítulo, a continuación nos centraremos en la definición del concepto de especie y en los fundamentos de los "modelos" de especiación como uno de los ejemplos más ilustrativos del aporte de la teoría sintética de la evolución al desarrollo de la teoría evolutiva del siglo XX.

Tabla 1: Principales trabajos relacionados con los antecedentes del darwinismo y el neodarwinismo (1809-1930), y el establecimiento (1930 -1966), y la expansión (1966-2010) de la teoría sintética de la evolución.

Año	Autor	Trabajo	Contribución
1809	J.B. Lamarck	Philosophie zoologique	Entrega evidencias de la evolución como un proceso natural. Plantea primera hipótesis sobre el origen filogenético de los vertebrados.
1858	Ch. Darwin	On the perpetuation of varieties and species by natural means of selection	Definen a la selección natural como factor evolutivo, y establecen las condiciones para que ésta ocurra (sobrefecundidad, variación y herencia).
	A.R. Wallace	On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type	
1859, 1871	Ch. Darwin	The Origins of Species by means of natural selection, The Descent of Man and Selection in relation to Sex	Desarrolla in extenso las teorías de selección natural, selección sexual y descendencia con modificación, entregando las evidencias que las sustentan, incluyendo el caso de nuestra especie. Propone sistema natural de clasificación de la diversidad biológica basado en relaciones "genealógicas", ilustrado por la metáfora del "árbol de la vida".
1889	A.R. Wallace	Darwinism	Plantea que la selección natural conducente a la divergencia de caracteres es la principal causa de la formación de nuevas especies.
1893	A. Weismann	The Germ-Plasm. A theory of heredity	Propone que solo las variaciones que ocurren en los tejidos germinales se transmiten a las siguientes generaciones y, por lo tanto, tienen valor evolutivo.
1930	R.A. Fisher	Genetical theory of natural selection	Muestra que el valor de adecuación biológica (fitness) es proporcional a la variación genética de una población (Teorema fundamental de la selección natural).
1932	S. Wright	The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution.	Desarrolla el modelo de la evolución de las mutaciones como un paisaje de "cimas" y "valles" con diferentes valores adaptativos.
	J.B.S. Haldane	The time of action of genes, and its bearing in some evolutionary problems	Estudia las bases celulares (vías metabólicas) de la expresión génica diferencial, y discute su rol en la evolución.
1937	Th. Dobzhansky	Genetics of the origin of species	Define las especies como unidades naturales y la especiación como proceso de aislamiento reproductivo de variantes genéticamente polimórficas con valor adaptativo.
1942	E. Mayr	Systematics and the origin of the species	Desarrolla los modelos de especiación (alopátrida, simpátrida, peripátrida, etc.) en relación a escenarios geográficos que limitan el flujo génico entre las poblaciones.
	J. Huxley	Evolution. The modern synthesis	Resume el conocimiento de la genética mendeliana y el naturalismo neodarwiniano y formaliza los contenidos de la teoría sintética de la evolución.
1944	G.G. Simpson	Tempo and mode in evolution	Plantea que en la escala geológica, la tasa de cambio evolutivo es dependiente del tiempo y de la acumulación de nuevas mutaciones a nivel poblacional.

1950	G.L. Stebbins	Variation and evolution in plants	Muestra la unicidad (patrones generales de especiación) y especificidad (series poliploides) del cambio evolutivo en las poblaciones de vegetales.
1966	G.C. Williams	Adaptation and natural selection	Discute que la selección natural actúe solo a nivel individual y desarrolla el concepto de selección grupal.
1972	N. Eldredge & S.J. Gould	Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism	Discuten que el gradualismo sea el único proceso que explica el cambio filogenético y desarrollan el modelo alternativo de evolución por equilibrio intermitente.
1978	S.J. Gould & R. Lewontin	The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme	Discuten el programa adaptacionista y argumentan la necesidad de estudiar el rol de los factores estructurales, ontogenéticos y filogenéticos para explicar el cambio evolutivo.
1983	M. Kimura	The neutral theory of molecular evolution	Muestra rol de las mutaciones selectivamente neutras en la evolución y la importancia de la deriva génica como mecanismo alternativo a la selección natural.
1970	L. Margulis	Origin of eukaryotic cells	Discute la visión de la evolución como una exclusiva competencia por recursos, y desarrolla la visión alternativa de formación de nuevos linajes por endosimbiosis de organelos y complementaridad celular.
1995	E. Jablonka & M.L. Lamb	Epigenetic inheritance and evolution	Muestra la importancia que poseen en la evolución las modificaciones epigenéticas del genoma debidas a causas ambientales, post-transcripcionales. Discute el carácter universal de la herencia mendeliana.
1997	J. Gerhart & M.W. Kirschner	Cells, embryos and evolution	Muestran el rol de los cambios que ocurren durante el desarrollo y de los ambientes celulares extranucleares en la variación y evolución fenotípicas.
2002	S.J. Gould	The structure of evolutionary theory	Establece las condiciones que deben cumplirse para que ocurra una nueva síntesis evolutiva, define los componentes del núcleo duro del darwinismo y muestra su vigencia.
2010	M. Pigliucci & G.B. Müller	Evolution. The extended synthesis	Resume el programa de investigación de la teoría evolutiva expandida, que incorpora las críticas realizadas en el último medio siglo a los supuestos básicos de la teoría sintética.

CONCEPTOS GENÉTICOS ("BIOLÓGICOS") DE ESPECIE



CONCEPTO FENÉTICO ("TAXONÓMICO") DE ESPECIE

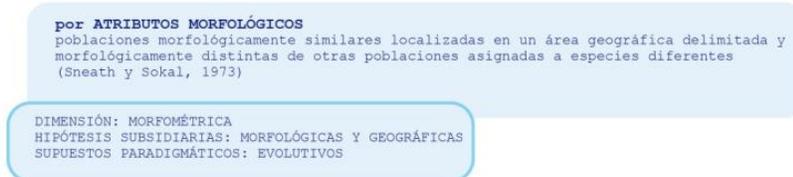


Figura 1: Dimensiones, hipótesis subsidiarias y supuestos paradigmáticos utilizados para definir el concepto de especie en el marco de la teoría sintética de la evolución.

Como resultado del carácter gradual que atribuyera a la evolución, Darwin no demarcó diferencias entre especie y variedad, lo que influyó fuertemente en su concepción sobre las especies como “meras variaciones”, dejando pendiente el problema sobre las causas del origen de las especies. Según Darwin (1859) *“La única guía a seguir para determinar si una forma debe ser clasificada como una especie o una variedad es la opinión de los naturalistas de juicio sólido y amplia experiencia”*. Según Mayr (1982), si hay algún avance en comparación a lo que ocurría en la época de Darwin respecto del concepto de especie, es en la claridad que se tiene hoy sobre los puntos en los que no hay consenso al definirlo. Destacan, sin embargo, dos aspectos consensuales de interés.

En primer lugar, en la actualidad la inmensa mayoría de las definiciones del concepto de especie son desde el punto de vista lógico, reales antes que nominales, y, en segundo lugar, según la visión de mundo desde la que dichas definiciones son enunciadas, predomina el enfoque evolucionista antes que el tipológico. La definición real de un concepto es un juicio que explica el contenido del concepto e intenta resolver un problema ontológico. Por ejemplo, dado que la especie es una entidad real, el problema ontológico a resolver es ¿qué es la especie? La solución al problema ontológico es operacional; tiene entre sus requisitos la elaboración de criterios que permitan poner a prueba la definición del concepto (aunque no sus causas). Ejemplos de definiciones reales del concepto de especie son las mostradas en la Fig. 1. En relación al concepto de especie, desde la consolidación de la teoría sintética de la evolución hasta hace aproximadamente dos décadas se utilizó de manera casi exclusiva la definición basada en criterios “biológicos” de especie. Gran parte del desacuerdo que hay respecto de la adopción de una definición en particular del concepto de especie se debe a que no se explicitan sus dimensiones, las hipótesis subsidiarias ni los supuestos paradigmáticos que las sustentan (Fig. 1). Y esto es relevante para entender el proceso que da origen a nuevas especies. Como bien señala Wiley (1981), la definición del término especie se constituye sobre la base de un concepto de especie, y el concepto mismo afecta profundamente la forma en que los investigadores enfocan el origen de las especies que estudian.

Por otra parte, en relación al problema de las causas de la especiación, se han propuesto modelos paradigmáticos que intentan explicar dichas causas, conocidos a partir de Mayr (1942 como “modos” de especiación (cf. Box).

Box 1: Causas del origen de las especies. Se reconocen, al menos, cinco factores de los que depende el “modelo” de especiación: 1) el tipo de cohesión que exhiben los miembros de la nueva especie (demográfica vs. interna o transilente), 2) la fuerza evolutiva que actúa de manera predominante durante la especiación (selección vs. deriva génica), 3) el tipo de separación o discontinuidad que se establece entre las nuevas especies (a nivel genómico, ecológico, etológico o geográfico), 4) el tipo de asilamiento reproductivo predominante (pre-cópula o post-cópula), y 5) el tamaño poblacional (grande o pequeño). La Figura 2 muestra que un tipo o “modelo” de especiación en particular es lo que resulta de la interacción diferencial de estos factores y de la distribución que tenían al momento de ocurrir la especiación. Así, el conocimiento obtenido en el marco de la teoría sintética de la evolución permite entender la especiación como el proceso de divergencia de poblaciones de seres vivos que pierden cohesión genética y continuidad biológica debido a la acción de factores génicos (p. ej. regulatorios de la expresión génica), cromosómicos (principalmente fusiones robertsonianas), reproductivos (como las modificaciones en la expresión del dimorfismo sexual), ecológicos (cambios en la norma de reacción y la plasticidad fenotípica), y/o etológicos (evolución de los sistemas de aislamiento reproductivo precigóticos), pudiendo tener como resultado posterior distribuciones geográficas alopátrida, simpátrida, o peripátrida, entre otras. No debemos olvidar que, como ocurre en otras áreas de la ciencia, la discusión sobre las causas de la especiación está lejos de haber concluido.

5. EXTENSIONES DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

El llamado corpus de la teoría sintética de la evolución incluye en su núcleo la naturaleza particulada (mutacional) de la variación, el mecanismo mendeliano de la herencia, el rol dominante de la selección natural como factor evolutivo, y el carácter gradual del cambio evolutivo. Existe consenso en la necesidad de integrar al corpus o “núcleo duro” de la teoría sintética de la evolución el conocimiento obtenido en las últimas décadas sobre el rol que juegan en la evolución: 1) la herencia epigenética, 2) la variación fenotípica,

especialmente la que se expresa durante los primeros estadios del desarrollo del individuo, 3) el crecimiento alométrico y el desarrollo heterocrónico, y 4) los cambios macroevolutivos de naturaleza intermitente. De acuerdo con Pigliucci y Müller (2010), estos son componentes de la teoría extendida de la evolución la que, junto con los elementos constituyentes del darwinismo clásico (Fig. 3, I), y de la teoría sintética (Fig. 3, II), conformarían en sus aspectos centrales el estado actual del conocimiento sobre las causas del cambio evolutivo (Fig. 3, III).

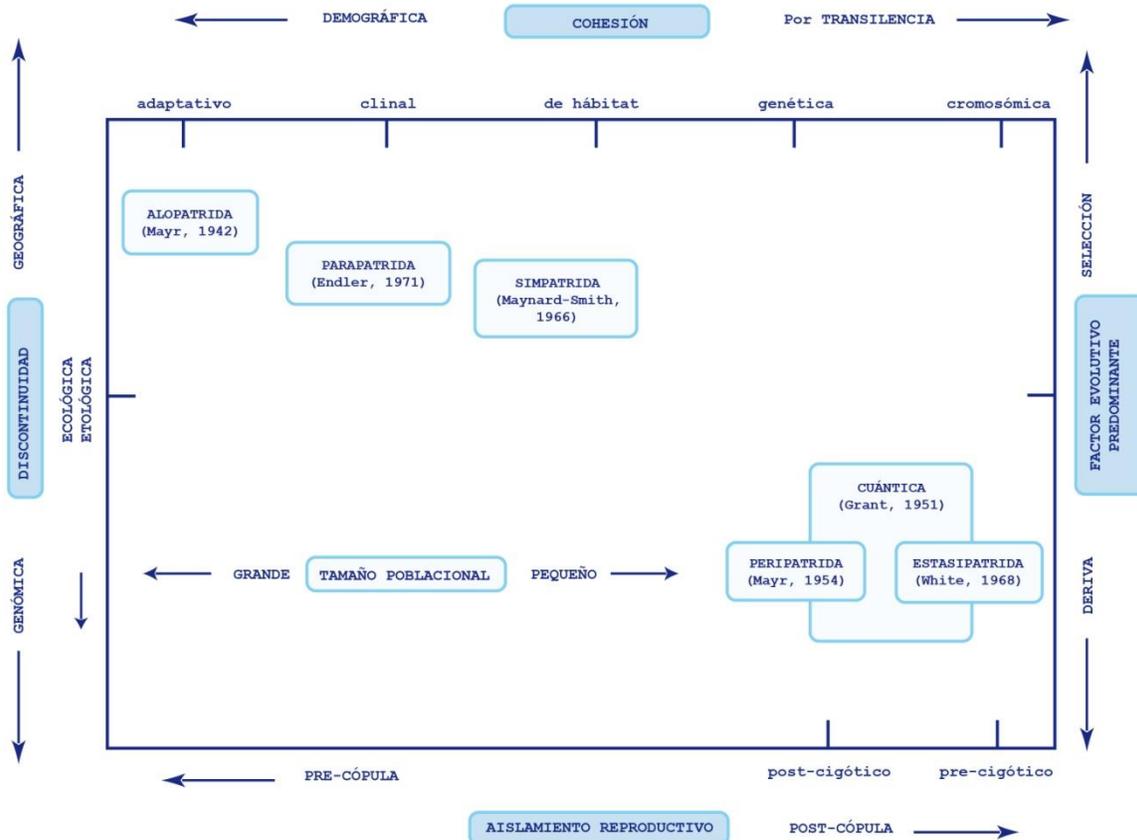


Figura 2: Factores relevantes (ejes) y modelos (interior) propuestos en el marco de la teoría sintética de la evolución para explicar el proceso de formación de nuevas especies.

6. HERENCIA EPIGENÉTICA

Los mecanismos epigenéticos son sistemas de control que modifican de manera inducible y persistente los patrones de desarrollo del organismo, y no dependen directamente de cambios estructurales de la molécula de DNA (Jablonka y Lamb, 2010). Es relevante destacar que para que un cambio epigenético tenga verdadero valor evolutivo, una vez inducido debe ser transmitido de manera persistente a las generaciones filiales y, además, otorgar adecuación biológica (fitness relativo) a su portador.

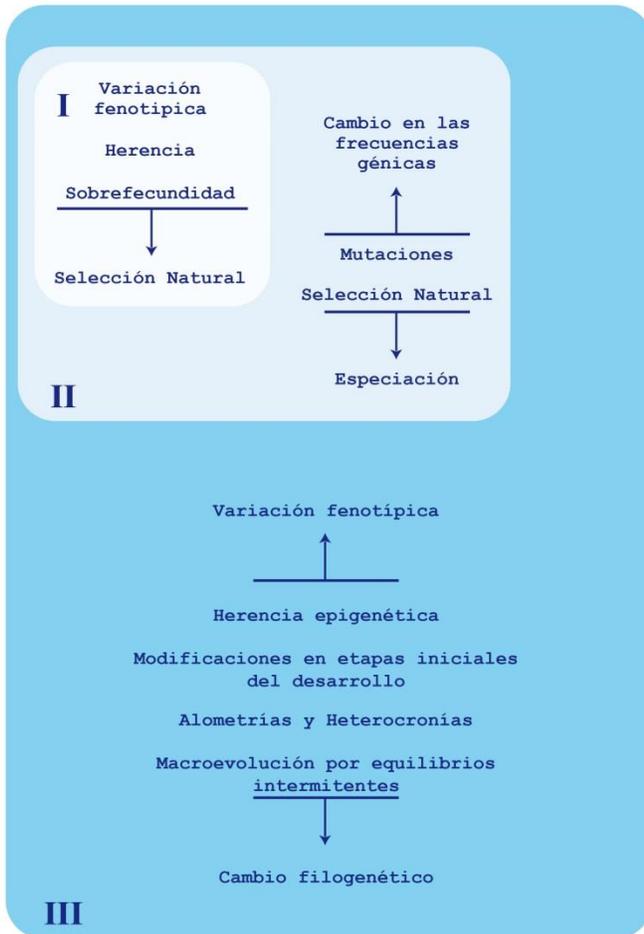


Figura 3: Componentes de la teoría extendida de la evolución la que, junto con los elementos constituyentes del darwinismo clásico (I), y de la teoría sintética (II), constituyen en sus aspectos centrales el estado actual del conocimiento sobre las causas del cambio evolutivo (III).

A nivel celular estas modificaciones constituyen, al menos, cuatro sistemas de herencia epigenética (EIS, por sus siglas en inglés) (Jablonka and Lamb, 2005): 1) los sistemas basados en circuitos de regulación por mecanismos de retroalimentación (el producto de un gen inducible activa su propia transcripción y luego de la división celular se transmite por el citoplasma a las células hijas), 2) aquellos que involucran la participación de moldes estructurales (estructuras tridimensionales pre-existentes, como los priones, actúan de molde para la producción de nuevas estructuras que pasan a ser parte de las células hijas), 3) sistemas de marcaje de la cromatina (estructuras químicas de pequeño tamaño se unen covalentemente a una de las hebras del DNA, modifican su capacidad de transcripción -en el caso de los grupos metilo, silenciándola-, y se transmiten de manera semiconservativa a la siguiente generación), y 4) herencia mediada por moléculas de RNA (pequeños

fragmentos de RNA silencian la expresión génica mediante la degradación de la molécula de mRNA o bien al aparearse y metilar o deletar una secuencia de DNA homólogo).

Entre los procesos de base epigenética que ocurren en los niveles de organización biológica de mayor complejidad que el celular (niveles orgánicos, sociales, biosféricos), se encuentran (Avital y Jablonka, 2000): i) la transmisión de sustancias durante el embarazo y la lactancia que pueden determinar las preferencias de alimentación de la proge, ii) la transmisión de conductas de padres a hijos mediante el aprendizaje por imitación y iii) la transmisión de información mediante sistemas simbólicos complejos como el lenguaje. Cuando los procesos de transmisión epigenética ii) y iii) están acompañados de conductas

altruistas ocurre el aumento de la adecuación biológica del grupo (*fitness* inclusivo). Interesantemente, Darwin (1871) fue uno de los primeros en llamar la atención sobre el rol de dichas conductas en la evolución de las sociedades *H. sapiens*: “Para que los primeros hombres, los progenitores simios humanos, llegasen a ser sociales, debieron antes adquirir los mismos sentimientos que impelen a los otros animales a vivir en comunidad, siendo además cierto que todos manifestasen la misma disposición general. Como consecuencia de esto, se hallarían inquietos al separarse de sus compañeros, hacia los cuales sentían ya cierto cariño; se avisarían mutuamente de los peligros, y en los ataques y defensas se ayudarían unos a otros, hechos todos los que suponen simpatía, fidelidad y valor” (...) “Jamás formarán un todo compacto los pueblos egoístas, y jamás, por lo tanto, harán cosa alguna de importancia, pues la fuente de todo progreso es la unión”. Es interesante constatar que este enfoque darwiniano de la evolución de las sociedades humanas se encuentra en directa relación con problemas que preocupan a la Antropología Física respecto de la naturaleza biocultural de la evolución de *H. sapiens*, y del lugar que ocupa la obra de Ch. Darwin en este aspecto (Manríquez, 2010).

Todos estos casos, desde el nivel celular hasta el societario, son ejemplos de herencia de atributos adquiridos durante la vida del individuo, generalmente en los primeros estadios de la ontogenia sin la participación de mutaciones que estén afectando directamente la secuencia de DNA. En otras palabras, los sistemas de herencia epigenética representan ejemplos de herencia de tipo lamarckiano, o herencia “blanda” como fue definida al interior de la teoría sintética de la evolución (Mayr, 1982), para referirse a los cambios que eran inducidos por factores ambientales que facilitan su transmisión a las siguientes generaciones. Así, el reconocimiento de la existencia de la herencia lamarckiana es un importante avance para expandir el horizonte de la teoría evolutiva a procesos donde el rol de los factores epigenéticos es fundamental.

7. VARIACIÓN FENOTÍPICA

Junto con el problema de los modos de herencia (cf. supra), una pregunta que ha justificado en las últimas décadas la necesidad de expandir la teoría sintética es ¿cuál es la naturaleza de la variación fenotípica? y ¿qué factores la determinan? En el marco teórico de la genética y la biología evolutiva clásicas, los fenotipos varían debido a mutaciones del material hereditario y son el producto de la interacción de los componentes genético y ambiental, la acción de la selección natural y de otros factores evolutivos. Un aspecto relegado por mucho tiempo a un segundo plano por esta visión fue el efecto que tienen en el “mapa” que va desde el genotipo al fenotipo tres procesos que actúan sobre los organismos durante su desarrollo

(Oster y Alberch, 1982; Pigliucci y Schlichting, 1998; Kirschner y Gerhart, 2010): 1) la expresión génica diferencial (interacciones epistáticas, efectos pleiotrópicos, efectos del genoma residual, etc.), 2) la modulación epigenética (improntas y modificaciones post-transcripcionales) y 3) la covariación del tamaño y la forma (alometrías, heterocronías, alomorfías, etc.). El enfoque Evo-Devo (Alberch, 1980; Gould, 1977; Reiss et al., 2008) enfatiza el hecho de que los fenotipos son el resultado de la integración de estos tres procesos en los estadios iniciales de la ontogenia.

De esta visión deriva el concepto de norma de reacción ontogenética, que se refiere a la variación fenotípica diferencial de un mismo genotipo a distintos ambientes, y que se explica por el conjunto de factores que determinan las trayectorias ontogenéticas o rutas que siguen los fenotipos durante su ontogenia: los genes, el ambiente interno del individuo y sus condiciones ambientales externas (Pigliucci y Schlichting, 1998). En este contexto, las novedades evolutivas se explican por modificaciones (mutaciones) genéticas de tipo regulatorio más que estructural, y a nivel epigenético por diferencias en el tipo de interacción que establecen entre sí los productos génicos, su duración en el tiempo y el microambiente (celular o tisular) específico en el que dichas interacciones ocurren. Pero ¿por qué son tan relevantes los cambios del patrón de desarrollo para la evolución? La primera respuesta a esta pregunta se encuentra en los trabajos del naturalista estonio Karl Ernst von Baer, quien a comienzos del siglo XIX sentó las bases de la embriología comparada.

De acuerdo con von Baer (cit. Gilbert, 2010): 1) En el estado embrionario primero aparecen los caracteres más comunes de un determinado grupo de animales y solo luego sus características más específicas. Por ejemplo, el sistema excretor, la notocorda y las branquias, comunes a todos los vertebrados, surgen inmediatamente luego de la gastrulación, mientras que los caracteres que distinguen a los mamíferos de reptiles, aves, anfibios y peces se expresan en estados más tardíos del desarrollo, 2) Las características menos comunes se desarrollan a partir de las más comunes o generales. Las extremidades se forman a partir de crestas germinales que son similares en todos los vertebrados tetrápodos, y solo en los estadios de diferenciación tardíos adoptan las formas especializadas, como ocurre en los tipos específicos de movilización propios de cada grupo (nado, vuelo, marcha, etc.), 3) Los embriones de cada especie en particular, en lugar de repetir durante su desarrollo los estados adultos de otros animales, se alejan más de dichos estados y, en consecuencia 4) El embrión temprano de un animal nunca se parece a un animal adulto ancestral, sino que solo al embrión más temprano de su propia especie. Así, el embrión humano nunca repetirá durante su desarrollo los estadios adultos de los embriones de un pez, un anfibio, un ave o un mamífero. Cabe notar que fiel a la tradición de los naturalistas y taxónomos de su época, Darwin (1859)

aplicó los conocimientos embriológicos de von Baer para explicar el origen de los "picorocos" (*Austromegabalanus psittacus*: Balanidae, Crustacea) mediante la comparación de las larvas de este animal con los estados larvarios de moluscos y crustáceos. Las evidencias embriológicas fueron las únicas pruebas directas que entregó Darwin de la evolución como proceso de descendencia con modificación.

La integración de la genómica, la biología evolutiva y la biología del desarrollo ha permitido avanzar en el conocimiento de las condiciones y los mecanismos que explican lo observado por von Baer, corroborando la idea central del enfoque Evo-Devo, que afirma que los principales cambios evolutivos no siempre requieren de grandes modificaciones de la estructura del material hereditario, sino que pueden también depender de la expresión diferencial durante los estados tempranos de la ontogenia, a partir de una información hereditaria que es muy similar entre los miembros de grupos filogenéticos cercanos. Pero ¿cuáles son las condiciones y los mecanismos que permiten la generación de variación fenotípica de importancia evolutiva? Una primera condición es que el desarrollo ocurre modularmente, de modo que, bajo un mismo estímulo hay partes del organismo que responden de manera distinta a como lo hacen otras estructuras del mismo organismo. Ejemplos de lo anterior son los campos morfogenéticos presentes en las extremidades que dan origen a las aletas, las alas o las patas en las distintas clases de vertebrados y los discos imaginales de muchos insectos holometábolos (de desarrollo completo). Como veremos más adelante, esta condición caracteriza la evolución por encefalización del cráneo de los homínidos. Una segunda condición es la "parsimonia molecular" (Gilbert, 2010), o uso durante los estados iniciales del desarrollo de un número y tipo acotado de moléculas, que determinan características comunes a grandes grupos filogenéticos, como es el plan corporal bilateral y el eje céfalo caudal de vertebrados e invertebrados. En este caso, esta condición está determinada por la expresión de secuencias de DNA altamente conservadas en la evolución, donde los cambios entre un grupo filogenético y otro se deben a la duplicación del material hereditario más que a la aparición de nuevas secuencias (cajas homeóticas).

En cuanto a los mecanismos que facilitan la variación fenotípica, se distinguen (Arthur, 2004): 1) las heterotopías, consistentes en modificaciones respecto del lugar en el que ocurre la expresión génica, 2) las heterometrías, o cambios en la cantidad de material celular disponible para la formación de una determinada estructura y 3) las heterocronías, o modificación temporal de la expresión génica, adelantando o retrasando la activación de determinados genes. Arthur (2004) agrega un cuarto mecanismo, que define como "heterotipia" para designar los cambios que ocurren en la región codificadora de un gen. Un ejemplo de heterotopía es la formación de las diferentes estructuras pentadactilares en la región distal de las

extremidades de los tetrápodos (Gilbert, 2009). Por su parte, el crecimiento alométrico es un caso particular de heterometría, que ocurre cuando las estructuras de un organismo difieren de manera significativa en sus respectivas tasas de crecimiento, teniendo como resultado un cambio en la forma de dichas estructuras (Huxley, 1932). Este tipo de crecimiento, común prácticamente a todos los metazoarios, explica la creciente encefalización o aumento del volumen encefálico observado en los restos fósiles pertenecientes al género *Homo* (*H. habilis*, *H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*, entre otros) en comparación a los restos fósiles de australopitecinos (i.e. *Australopithecus africanus*, *A. sediba*) y de primates actuales como chimpancé, gorila y orangután. Respecto de las heterocronías, los miembros del género *Homo* nos caracterizamos por presentar nuestro desarrollo neoténico, una forma de heterocronía que tiene como resultado el retardo general del desarrollo del tejido somático manteniendo en el estado adulto de los rasgos juveniles. Esta condición sería, incluso, una de las causas de la evolución de los cordados a partir de larvas neoténicas de tunicados que habrían retenido la capacidad de movilización autónoma y de diferenciación de tejidos en un eje céfalo-caudal que persiste en el estado adulto. Así, los individuos adultos de *H. sapiens*, compartimos con chimpancé juvenil: escasa pilosidad corporal, dientes de pequeño tamaño, posición central del foramen magno, forma cuadrangular de la pelvis, braquicefalia (cráneos más anchos que largos), mayor tamaño relativo del encéfalo en relación al resto del cuerpo.

8. CAMBIOS MACROEVOLUTIVOS DE NATURALEZA INTERMITENTE

Una de las principales objeciones hechas a Charles Darwin cuando publicó "El Origen de las Especies" fue que su teoría no explicaba la ausencia de formas intermedias en el registro fósil de cada linaje. Darwin respondió a sus oponentes que el número de "eslabones" o variedades intermedias entre todas las especies vivas y extintas debió haber sido "inconcebiblemente grande", pero dichas variedades no se encuentran en los estratos geológicos debido a la "extrema imperfección" del registro fósil. La predicción derivada de la teoría de la evolución de Darwin supone que si la acción de la selección natural es continua y prolongada, y durante este proceso ocurre la sustitución de unas formas por otras, entonces el registro fósil del origen de una nueva especie debería consistir en una secuencia de formas intermedias que unen gradualmente a las formas ancestral y derivadas. El carácter "imperfecto" del registro fósil reflejaría, de tal modo, la ausencia de las formas intermedias que alguna vez existieron. Esta explicación, incorporada posteriormente por George G. Simpson a la teoría sintética de la evolución, se refiere al tempo o ritmo de los cambios evolutivos, y constituye un elemento central de la visión gradualista de la evolución a nivel supraespecífico, también conocida como gradualismo filogenético (Manríquez y Rothhammer 1997).

La teoría del equilibrio intermitente propuesta por Eldredge y Gould (1972), surgió inicialmente en respuesta a la interpretación gradualista del ritmo evolutivo. De ahí que estos autores ilustraran su teoría con un "árbol" evolutivo cuyas ramas se quiebran de manera abrupta en lugar de hacerlo imperceptiblemente. Actualmente, esta teoría consiste en un conjunto de hipótesis y modelos alternativos a las explicaciones que predominaron por mucho tiempo en la visión del gradualismo filético sobre el ritmo de la evolución (hipótesis del ritmo intermitente), el modo en que ocurre la especiación (hipótesis de la especiación por peripatría), los mecanismos genéticos asociados con el surgimiento de nuevas especies (hipótesis de las revoluciones genéticas) y las principales tendencias macroevolutivas (hipótesis de la selección de especies) (Tabla 2). Paradójicamente, las hipótesis sobre el modo y los mecanismos genéticos de la especiación son proposiciones originales de Ernst Mayr, uno de los fundadores de la teoría sintética. Estas dos hipótesis fueron incorporadas por la teoría de equilibrio intermitente para explicar los cambios evolutivos que ocurren en la escala geológica. Así, antes que un nuevo descubrimiento, esta teoría es una reinterpretación de datos que la teoría sintética no consideró (problema de la estasis del registro fósil), y un conjunto de nuevas hipótesis e hipótesis ya existentes a las que la teoría sintética asignó un papel marginal en la explicación de los procesos macroevolutivos.

Tabla 2: Comparación entre las principales hipótesis (H) de las teorías del gradualismo filogenético y del equilibrio intermitente para explicar el ritmo (1), modo de especiación (2), mecanismos genéticos (3) y tendencias de la macroevolución (4) (Manríquez y Rothhammer, 1997).

	GRADUALISMO FILOGENETICO	EQUILIBRIO INTERMITENTE
	(Ch. Darwin, G. Simpson)	(N. Eldredge y S.J. Gould)
1	Las nuevas especies surgen por transformación gradual, lenta y continua de una población ancestral (la estasis es un "artefacto" del registro fósil)	Las nuevas especies surgen por transformación rápida del linaje ancestral, y luego permanecen durante largos periodos sin modificación (la estasis es un dato del registro fósil)
2	La población parental es dividida por una barrera geográfica en dos o más subpoblaciones (subespecies), las que se diferencian de modo gradual hasta alcanzar un nivel de aislamiento reproductivo que se refuerza y completa en una etapa de contacto secundario (alopatría - simpatría).	Una pequeña subpoblación resulta aislada en la periferia del linaje parental por migración y/o surgimiento de barreras ecogeográficas (población o individuo fundador). Esta subpoblación, portadora de una fracción de la variabilidad genética de la población parental, alcanza en pocas generaciones un aislamiento reproductivo pleno (peripatría).
3	La base genética de la especiación son mutaciones que afectan de manera gradual, continua y mayoritaria a secuencias génicas que codifican productos difusibles (genes estructurales). Debido al gran tamaño de la población parental, durante la especiación los fenómenos de deriva al azar no juegan un papel de gran importancia.	En la especiación participan mutaciones que afectan drásticamente la integridad y cohesión del genoma (revolución genética) y, por lo general, tienen como blanco a secuencias reguladoras encargadas de controlar las etapas iniciales de la ontogenia. La deriva al azar puede jugar un papel determinante en las etapas iniciales de la especiación.
4	La aparición y extinción de los grandes grupos taxonómicos (macroevolución) está controlada por las mismas causas que explican los procesos que ocurren intrapoblacionalmente (microevolución). Los cambios macroevolutivos son anagenéticos (lenta transformación del linaje ancestral en un linaje derivado) y poseen valor adaptativo	La microevolución está "desacoplada" de la macroevolución. La aparición y extinción de las especies no es necesariamente adaptativa y se explica por una selección que tiene como blanco a las propias especies antes que a sus poblaciones constituyentes (selección de especies). Los cambios macroevolutivos son de tipo cladogenético (rápida multiplicación de especies) y no poseen valor adaptativo

9. CONCLUSIÓN

El desarrollo de la teoría evolutiva durante el siglo XX estuvo marcado por la visión de la teoría sintética de la evolución, con énfasis en los mecanismos genéticos de la variación fenotípica, el rol preponderante que en ello jugaría la selección natural y el carácter gradual del cambio evolutivo. Esta visión, conocida como teoría sintética de la evolución, no consideró del todo o bien solo asignó un rol secundario a los mecanismos de herencia epigenética, las causas de la variación fenotípica en los primeros estados del desarrollo, el papel de la covariación de tamaño y forma en la evolución y el carácter intermitente del cambio evolutivo. Este nuevo conocimiento avalado por numerosa evidencia experimental y extensas discusiones teóricas ha llevado a plantear la necesidad de una extensión o expansión de la teoría sintética de la evolución. Un rol fundamental en este proceso de generación de nuevo conocimiento lo ha jugado el estudio de los procesos de cambio evolutivo con las herramientas y el enfoque de la biología del desarrollo (enfoque Evo-Devo).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Arthur W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Avital E, Jablonka E. 2000. Animal traditions: Behavioural inheritance in evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *Am Zool* 20: 653-667.
- Bateson W. 1909. Heredity and variation in modern lights. In: Essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of *The Origin of Species*. Seward AC, editor. Cambridge: Cambridge University Press. Ch. V.
- Cracraft J. 1983. Species concept and speciation analysis. *Curr Ornithol* 1: 159-187.
- Darwin Ch. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Darwin Ch. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- de Vries H. 1906. *Species and varieties. Their origin by mutation*. Chicago: The Open Court Pub. Co.
- Dobzhansky Th. 1950. Mendelian populations and their evolution. *Am Nat* 84: 401-418.
- Eldredge N, Gould, SJ. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in paleobiology*. Schopf TJM, editor. San Francisco, California: Freeman, Cooper and Co. p 82-115.
- Endler JA. 1971. On genetics of natural populations. *Am Scient* 59: 593-603.
- Gilbert SF. 2010. *Developmental Biology*, 9th edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Grant V. 1971. *Plant speciation*. New York: Columbia University Press.
- Handsuh S, Mitteroecker P. 2012. Evolution - The Extended Synthesis. A research proposal persuasive enough for the majority of evolutionary biologists? *Hum Ethol Bull* 1-2: 1-4.
- Huxley J. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis. The definitive edition*. With a new foreword by M Pigliucci and GB Müller. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2005. *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life (Life and Mind: Philosophical Issues in Biology and Psychology)*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance. In: *The extended synthesis*. Pigliucci M, Müller GB, editors. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. p 137-174.

- Kirschner MW, Gerhart JC. 2010. Facilitated variation. In: The extended synthesis. In: Pigliucci M, Müller GB, editors. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. p 253-280.
- Lamarck JB. 1809. Philosophie Zoologique. Présentation et notes par André Pichot. Paris: GF-Flammarion [1994, facsimilar edition].
- Manríquez G. 2010. Emergence of Darwinian theories on evolution of *Homo sapiens* (Catarrhini: Hominidae) and their relevance for social sciences. *Rev Chil Hist Nat* 83: 501-510.
- Manríquez G, Rothhammer F. 1997. Teoría Moderna de la Evolución con un análisis del determinismo estructural de Humberto Maturana. Santiago: Amphora Editores.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press.
- Mayr E. 1954. Change of genetic environment and evolution. In: Evolution as a process. Huxley JS, Hardy AC, Ford EB, editors. London: Allen and Unwin. p. 156-180.
- Mayr E. 1982. The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr E, Provine WB. 1998. The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Ollerton J. 2005. Flowering time and the Wallace effect. *Heredity* 95: 181–182.
- Oster G, Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental patterns. *Evolution* 36: 444-459.
- Paterson HEH. 1985. The recognition concept of species. In: Species and speciation. Vrba ES. Editors. Pretoria: Transvaal Museum Monograph N° 4. p. 21-29.
- Pigliucci M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution* 61: 2743–2749.
- Pigliucci M, Müller GB. 2010. Evolution. The extended synthesis. Cambridge Massachusetts: The MIT Press.
- Pigliucci M, Schlichting CD. 1998. Phenotypic evolution. A reaction norm perspective. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Reif WE, Junker T, Hoßfeld U. 2000. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theory Biosc* 119: 41–91.
- Reiss JO, Burke AC, Archer Ch. (...), Müller GB. 2008. Pere Alberch: Originator of EvoDevo. *Biol Theory* 3: 351-356.
- Ritchie MG. 2007. Feathers, Females, and Fathers. *Science* 318: 54.
- Rohlf FJ. 2004. TpsSpln, Thin-plate Spline, v 1.20, 04/14/2004, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York, e-mail: rolhf@ssbbiovm.bitnet, Web: <http://life.bio.sunysb/morph>.

- Rohlf FJ. 2013a. tpsDIG2, Digitizer of landmarks and outlines, v 2.17, 04/30/2013, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York, e-mail: rolhf@ssbbiovms.bitnet, Web: <http://life.bio.sunysb/morph>.
- Rohlf FJ. 2013b. tpsRelw, Thin-plate splines relative warp analysis, v 1.53, 10/02/2013, Department of Ecology and Evolution, New York: State University of New York at Stony Brook, e-mail: rolhf@ssbbiovms.bitnet, Web: <http://life.bio.sunysb/morph>.
- Simpson GG. 1961. Principles of animal taxonomy. The species and the lower categories. New York: Columbia University Press.
- Smith JM. 1966. Sympatric Speciation. *Am Nat* 100: 637-650.
- Sneath P, Sokal R. 1973. Numerical taxonomy. San Francisco: W.H. Freeman and Co.
- Templeton AR. 1989. The meaning of species concept and speciation: A genetic perspective. In: Speciation and its consequences. Otte D, Endler JA, editors. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. p. 3-27.
- Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 223-239.
- Wallace, AR. 1889. Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications. Macmillan and Co. London and New York (Second Edition).
- White MJD. 1968. Models of speciation. *Science* 159: 1065-1070.
- Wiley EO. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. New York: John Wiley & sons.

AUTORE (A)S Y EDITORE(A)S.**Víctor Acuña Alonzo**

Escuela Nacional de Antropología e Historia (ENAH). victor_acuna@inah.gob.mx

Claudia M. Aranda.

Jefa del Área de Antropología Biológica del Museo Etnográfico J. B. Ambrosetti (Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Argentina). arandaclau@gmail.com.

Nicolás A. Araneda Hinrichs

Antropólogo Físico, PhD. Universidad de Concepción. Los Olmos, 1151 (Depto. 204), Concepción, Chile. +56976670950. naranedah@udec.cl; niko.ah@gmail.com

Ana Carolina Arcanjo da Silva

Estudiante de Pos-Grado - Doutorado em Biologia Animal - Universidade de Brasilia. a.arcanjo@gmail.com.

Bárbara Arias Toledo

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. barbaraarias@gmail.com

Juan Pablo Atencio

CONICET. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. División de antropología del Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Correo electrónico: jp6.atencio@gmail.com.

Juan Manuel Bajo

Profesor e investigador en la Cátedra de Antropología de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. juanmabajo@gmail.com.ar.

Rafael Bisso-Machado

Rafael Bisso-Machado, es biólogo, con Maestría y Doctorado en Genética por la Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. rafaelbmachado@gmail.com.

Gabriel A. Bollini

Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Correo electrónico: gabrielbollini@gmail.com.

Maria Cátira Bortolini

Profesora asociada del Departamento de Genética de la Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tiene Maestría y Doctorado en genética. maria.bortolini@ufrgs.br.

Meggan Bullock

PhD. en Antropología, Docente e investigadora - Escuela Nacional de Antropología e Historia. megganbullock@gmail.com

Lorena Madrigal Díaz

Profesora de Antropología Biológica. University of South Florida. USA. Electa "Fellow" de la AAAS. madrigal@usf.edu.

Alberto A. Makinistian

Profesor Titular Ordinario de la cátedra de Paleoantropología y Evolución en la Facultad de Humanidades y Artes de la Universidad Nacional de Rosario, Argentina. amakinistian@citynet.net.ar

Axayacatl Medina

Ingeniero Biotecnólogo, candidato a Magíster en Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia. axa106@hotmail.com

Samantha Negrete.

Antropóloga Física, candidata a Magíster en Antropología Física – Escuela Nacional de Antropología e Historia. : vhehk1989@gmail.com

Felipe Martínez Latrach

Profesor Asistente e investigador en la Pontificia Universidad Católica de Chile. Doctorado en la University of Cambridge. felipemartinezlatrach@gmail.com

Germán Manríquez

Departamento de Antropología, y Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental, Facultad de Odontología. Universidad de Chile. gmanriquezs@odontologia.uchile.cl.

Nazanin Mohtadi

Volunteer Research Assistant. Maternal Child Health Laboratory. Faculty of Health Sciences - Simon Fraser University. Canada.

Pablo A. Nepomnaschy

Associate Professor. Director of the Maternal Child Health Laboratory. Faculty of Health Sciences - Simon Fraser University. Canada. pablo_nepomnaschy@sfu.ca.

Alejandra Núñez de la Mora

Instituto de Investigaciones Psicológicas. Universidad Veracruzana. Av. Dr. Luis Castelazo Ayala s/n. Col. Industrial Ánimas. C.P. 91190 Xalapa, Veracruz. MÉXICO. anunezdlm@gmail.com.

Luciana Oklander

Investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en Argentina. Instituto de Biología Subtropical (IBS-CONICET), Misiones, Argentina. lulaok@gmail.com

Georgina Pacheco Revilla.

Sección de Patología Forense, Departamento de Medicina Legal, Organismo de Investigación Judicial, Costa Rica. gpachecor@Poder-Judicial.go.cr

Silviene Fabiana de Oliveira

Prof. Associado III. Departamento de Genética e Morfologia, Universidade de Brasília, ICC Sul, Campus Universitário, CEP 70, 910–900 Brasília, DF, Brazil. silviene.oliveira@gmail.com.