



Construcción de la síntesis evolutiva moderna: muchos pensadores, diferentes épocas

Construction of modern evolutionary synthesis: many thinkers, different eras

Ernesto Vázquez Chimalhua* , Tzvetanka D. Dinkova 

Facultad de Química, Departamento de Bioquímica, Universidad Nacional Autónoma de México.

Historial

Manuscrito recibido: 25 de junio de 2025

Manuscrito aceptado: 12 de julio de 2025

Manuscrito publicado: agosto 2025

*Autor para correspondencia

Ernesto Vázquez Chimalhua

belengwer@yahoo.com

ORCID: 0000-0002-3118-4995

Resumen

La “síntesis evolutiva moderna”, que describe la evolución biológica de los organismos en términos adaptativos, fue construida entre 1930 y 1950. Sin embargo, si consideramos la herencia genética como componente estructural, su origen se desplaza a etapas mucho más tempranas en la historia de la biología. Es una síntesis porque fusiona conceptos de las teorías de la evolución, celular, cromosómica y los amalgama con el respaldo de las ciencias exactas como las matemáticas. En su camino surge la biología molecular, con la dilucidación de la estructura del material genético, y se convierte en un campo fértil para la construcción de una “síntesis evolutiva extendida” que mantiene su vigencia porque se ha adaptado a los cambios en el conocimiento producidos por descubrimientos científicos *a posteriori*. En el presente trabajo se presenta el desarrollo de la síntesis evolutiva moderna, sus arquitectos y tiempos de construcción, quedando de manifiesto que las teorías e ideas van cambiando para originar otra nueva mediante la controversia y el debate entre el pensamiento conservador y los promotores del cambio.

Palabras clave: herencia; genética; evolución biológica; historia de la biología.

Abstract

The modern evolutionary synthesis, which describes the biological evolution of organisms in adaptive terms, was constructed between 1930 and 1950. However, if we consider genetic inheritance as a structural component, its origin shifts to much earlier stages in the history of biology. It is a synthesis because it merges concepts from the theories of evolution, cellular, chromosomal, and amalgamates them with the support of exact sciences such as mathematics. Along the way, molecular biology emerged, with the elucidation of the structure of genetic material, and it became a fertile field for the construction of an “extended evolutionary synthesis” that remains relevant because it has adapted to changes in knowledge produced by subsequent scientific discoveries. This paper presents the development of modern evolutionary synthesis, its architects, and construction times, making it clear that theories and ideas change to originate another new one through the controversy and debate between conservative thinking and promoters of change.

Keywords: inheritance; genetic; biological evolution; history of biology.

Introducción

Pangénesis, preformismo y epigénesis

La perpetuación del linaje es clave en la continuidad de los organismos; mediante la reproducción y el nacimiento, los nuevos seres vivos cumplen este trascendental propósito. La transmisión de las características físicas de los progenitores a la descendencia es una propiedad de este fenómeno biológico. Entre los siglos V-IV a.C., los filósofos Demócrito, Anaxágoras e Hipócrates plantearon un modelo hereditario conocido como pangénesis, en

el cual, partículas llamadas gémulas provenientes de todas partes del cuerpo y transportadas por el torrente sanguíneo, se mezclaban para formar una simiente que daba origen al nuevo organismo (Cordero Galindo, 2004; Usaquén Martínez, 2009). Con la invención del microscopio, en los siglos XVII y XVIII se pudo identificar a los gametos humanos como componentes hereditarios y se establecieron las teorías del preformismo y epigénesis. En 1677, Anton van Leeuwenhoek junto con Nicolás Hartsoeker, sostenían que dentro de la cabeza del espermatozoide existía un hombre pequeño

u homúnculo. Por otra parte, William Harvey, Marcello Malpighi y Regnier de Graaf teorizaban que en el óvulo yacía un embrión en miniatura preformado. Según estos pensadores, el homúnculo era depositado en el óvulo para su desarrollo, a través del fluido seminal, con el subsecuente desarrollo del embrión dentro del óvulo (Palenque Rocabado *et al.*, 2007; Ferrer Casero, 2016).

A mediados del siglo XVIII, Gaspar Federico Wolff refutó el preformismo contraponiéndolo con la teoría de la epigénesis o desarrollo gradual del organismo. Mediante histología experimental demostró que los órganos de las plantas se originan a partir de tejido indiferenciado. También describió la organogénesis del aparato digestivo y sistema nervioso central del pollo. Contrario al preformismo, la epigénesis estipulaba que los órganos se van formando y diferenciando a partir de una sustancia en estado amorfo homogéneo, conforme el organismo gradualmente se desarrolla y crece hasta su madurez (Palenque Rocabado *et al.*, 2007; Ferrer Casero, 2016).

Contribuciones de Lamarck, Darwin y Mendel

A inicios del siglo XIX, Jean-Baptiste Lamarck postuló su teoría sobre la herencia y evolución de los organismos en su libro “La filosofía zoológica” publicado en 1809. Los trabajos de Georges Louis Leclerc, Conde de Buffon y Carl von Linné fueron referencia para que Lamarck en su obra planteara el concepto de biología (antes historia natural) y aplicara el sistema binomial de Linné para clasificar las plantas y animales (Usaquén Martínez, 2009; Bajo, 2016). Lamarck sostenía que los cambios fisiológicos ocurren en respuesta a alguna condición ambiental particular. Esto constituía un modelo hereditario teleológico de uso y desuso de los órganos; como su clásica propuesta del alargamiento del cuello de las jirafas para alcanzar la copa de los árboles. Lamarck mantenía una visión vitalista y creía que los organismos se creaban por medio de la generación espontánea a partir de materia inerte. Consecuentemente, cambios progresivos de lo simple a lo más complejo conducirían a su diversificación en diferentes especies, las cuales tendrían distintos propósitos (Usaquén Martínez, 2009; Bajo, 2016; Futuyma y Kirkpatrick, 2017).

Durante la primera mitad del siglo XIX hubo mucha polémica sobre cómo la evolución daba forma a las características heredadas y al desarrollo de los órganos en los animales (Bajo, 2016). Alfred Russel Wallace y Charles Darwin, ambos influenciados por el libro “Ensayo sobre el principio de la población” de Tomas Robert Malthus, y sus viajes intercontinentales que llevó a apreciar la distribución de determinado tipo de organismos en la geografía mundial (Pedroche, 2009).

En su obra “El origen de las especies por medio de la selección natural” publicada en 1859, Darwin propuso que la gran diversidad de especies de animales o plantas divergieron, cambiaron progresivamente y se diversificaron con el paso del tiempo a partir de algún ancestro común, en escala geológica que abarca miles de millones de años.

Las características adaptativas adquiridas por las especies obedecen a una selección natural ejercida por el medio ambiente hasta fijarse a través de la herencia (Futuyma y Kirkpatrick, 2017). Darwin creía en el modelo hereditario pangenético de los antiguos filósofos griegos, consideraba que los pangenes o gémulas podrían alterarse bajo presión selectiva natural y producir los cambios heredados a la descendencia. Sin embargo, no pudo explicar cuáles eran los factores intrínsecos que producen la variabilidad de las características heredadas y generan nuevas especies a lo largo del tiempo (Galera, 2000; Benson, 2001; Noguera Solano y Ruiz Gutiérrez, 2005).

El monje Austriaco Gregor Johann Mendel en su artículo “Experimentos sobre hibridación de plantas” publicado en 1866, propuso un mecanismo hereditario que genera variabilidad morfológica. En el que pudo diferenciar las líneas celulares somáticas de las germinales, indicando que dentro de las células sexuales o gametos existen “factores” heredados que se presentan en pares y controlan las características de los organismos. Un factor es dominante al otro que es recesivo, los pares (alelos) se separan y cada uno entra de manera aleatoria en los gametos (Bateson, 2002). Mendel utilizó plantas de chícharo (*Pisum sativum*) para fundamentar su teoría hereditaria que explica las leyes de distribución igualitaria y segregación independiente de las características, como el color de las flores, alturas de las plantas y estructura de las semillas. Así, aplicó análisis matemáticos para calcular la proporción en que las características aparecían o desaparecían en la progenie a lo largo de las generaciones descendientes (Galera, 2000; Montúfar, 2009).

La teoría de Darwin de la selección natural carecía de un modelo hereditario apropiado, ya que él creía en la pangénesis, mientras que el trabajo de Mendel exponía un modelo de segregación de caracteres con respaldo estadístico. Probablemente, por la incomprensibilidad que tenía Darwin de los trabajos de Mendel, la síntesis evolutiva/hereditaria no se pudo complementar en vida de estos dos excelsos científicos. Para que esto ocurriera, primero tuvieron que ser descubiertos los cromosomas y sus unidades estructurales y funcionales, los genes, de esto hablaremos en la siguiente sección.

La teoría cromosómica de la herencia y la genética como antesala de la síntesis evolutiva moderna

La importancia del trabajo de Mendel no fue reconocida durante su vida, sino hasta 1900, cuando Carl Correns, Erich Von Tschermak y Hugo de Vries redescubrieron sus trabajos. William Bateson le dio un giro al uso del significado de la palabra “genética” como sustantivo para referirse a los factores hereditarios que originan los cambios en las características fisiológicas (Bateson, 2002). Anteriormente, en el siglo XIX, la palabra genética se refería a lo perteneciente o relativo al origen. Cabe mencionar que la etimología de la palabra proviene del griego *genos* (γενής) que significa “que origina, genera o produce” y el sufijo *ikos* (ικός) que expresa “característico de”. Ejemplo del uso antiguo de la palabra genética lo encontramos en 1864, cuando a Darwin lo galardonaron con la medalla Copley de la Real Sociedad Británica por sus contribuciones a la biología genética, refiriéndose aquí a lo perteneciente al origen de los seres vivos (Burkhardt, 2001).

A pesar de sus contribuciones, Bateson era renuente a aceptar la teoría cromosómica de la herencia planteada simultáneamente en 1902 por Walter Stanborough Sutton y Theodor Heinrich Boveri (Bateson, 2002). Dicha teoría tuvo sus bases en experimentos previos realizados por Walther Flemming a mediados del siglo XIX. Estos consistieron en la tinción de núcleos celulares y su observación al microscopio, revelando una red fibrosa que nombró cromatina. Pocos años después Heinrich Waldeyer acuñó el término cromosoma (O'Connor y Miko, 2008). Sutton y Boveri estudiaron los cromosomas de los núcleos de células germinales y somáticas, describieron la división celular meiótica y la distribución aleatoria de cromosomas durante la formación de los gametos. Ambos observaron que los cromosomas en la meiosis se comportaban como los pares de factores Mendelianos durante la producción de los gametos en chícharo y propusieron la teoría cromosómica de la herencia (O'Connor y Miko, 2008).

En 1909, Thomas Hunt Morgan publicó una crítica, donde también (como Bateson) exponía su escepticismo a la teoría cromosómica de la herencia, además, se oponía al concepto de gen creado por el botánico Wilhelm Ludvig Johannsen para designar a las unidades de información hereditaria, ya que sostenía que faltaba evidencia experimental (Benson, 2001; Canteras Zubieta, 2012). Morgan se empeñó en estudiar la teoría cromosómica de la herencia usando como modelo biológico la mosca de la fruta (*Drosophila* sp.) y observó que los cromosomas heredados determinan las características del organismo y unos definen el sexo. Encontró que esta mosca posee 4

pares de cromosomas, incluyendo el par de cromosomas sexuales. Las hembras tienen un par de cromosomas sexuales XX, mientras que los machos poseen un par de cromosomas sexuales heteromórficos XY. Morgan también observó que algunos machos tenían ojos blancos en lugar de los ojos rojos de las silvestres y diseñó experimentos de entrecruzamiento para comprender este fenómeno. La forma como segregaba el color de los ojos resultó muy consistente con los patrones de herencia mendelianos, concluyendo que el gen para el color de ojos se encuentra en el cromosoma X y que el alelo (o variante del mismo gen) para ojos blancos es recesivo con respecto al alelo silvestre dominante para ojos rojos. En 1915, Morgan publicó su libro “Los mecanismos de la herencia Mendeliana”, en el cual confirmó la teoría cromosómica de la herencia, al demostrar que los genes se localizan en los cromosomas y son los responsables de los fenotipos o características morfológicas en los organismos. Esto lo asoció con los factores de la herencia Mendelianos e inició el estudio de la herencia de características ligadas al sexo (Benson, 2001; Miko, 2008).

Los descubrimientos hechos por Sutton, Boveri y Morgan aclararon que los factores hereditarios Mendelianos son los genes en los cromosomas. Sin embargo, la frecuencia con la que los genes se heredan y conservan o desaparecen a través de las generaciones durante la selección natural Darwiniana de un organismo fue estudiada por la subsecuente genética de poblaciones, entre los que se encuentran los fundadores de la síntesis evolutiva moderna. Las ideas, hipótesis y teorías en torno al mecanismo biológico de la herencia van cambiando con el paso del tiempo, así, desde la pangénesis de la antigua Grecia hasta el descubrimiento de la estructura del material genético, han atraído la atención de pensadores en las diferentes épocas hasta su estado actual (**Figura 1**).

Fundamentos de la síntesis evolutiva moderna

El historiador de la biología evolutiva Will Ball Provine considera a Ronald Aylmer Fisher, Sewall Green Wright y John Burdon Sanderson Haldane como los fundadores de la síntesis evolutiva moderna, al construir el marco teórico-matemático que la soporta (Sarkar, 2017). Los trabajos publicados en 1930, 1931 y 1932 por R. A. Fisher, S. G. Wright y J. B. S. Haldane, correspondientemente; concatenaron la matemática con la selección natural Darwiniana, la herencia Mendeliana, la teoría cromosómica de la herencia y la genética de Morgan, para fundar la genética de poblaciones. La cual, se dedica a explicar la evolución de los genotipos (total de genes existentes en cada individuo), es decir, la



Figura 1. Línea de tiempo de los hechos sucesivos más relevantes que edificaron la síntesis evolutiva moderna. La teoría hereditaria de la pangénesis perduró hasta Darwin. Por su parte, Mendel descubrió la existencia de factores heredables que determinan las características de los organismos. Luego, Sutton, Boveri y Morgan confirmaron que los genes o factores Mendelianos están contenidos en los cromosomas y controlan el desarrollo morfológico de los organismos.

frecuencia con la que genes y sus alelos son heredados a través de generaciones subsecuentes en una población (Dronamraju, 2006; Barton, 2016; Sarkar, 2017).

R. A. Fisher en su obra “La teoría genética de la selección natural” expuso que, durante el proceso de evolución adaptativa de los organismos, las mutaciones genéticas son aleatorias y causan variaciones en las características fisiológicas que son seleccionadas de manera natural. Tales mutaciones pueden coexistir o desaparecer a través de las generaciones, dependiendo de la probabilidad de sobrevivencia que otorguen. (Leigh, 1999; Edwards, 2000; Bacaër, 2011).

Por otra parte, S. G. Wright en su artículo “Evolución en poblaciones Mendelianas”, planteó un modelo matemático para la distribución de la frecuencia de alelos y genotipos, supeditados a presiones evolutivas como la selección natural, mutaciones, migración y la deriva genética aleatoria. Además, Wright pensaba que

las poblaciones se subdividen en pequeños grupos semi aislados donde la composición genética podría diferenciarse parcialmente, por lo que inventó la metáfora del “paisaje adaptativo” para explicar cómo estos cambios sutiles en los genotipos podrían tener diferencias en la adecuación de los organismos al medio ambiente local. De esta manera se desarrolló la “teoría del equilibrio cambiante” que expone cómo estas subpoblaciones variables genéticamente se mueven a través del paisaje ambiental y tienen diferentes picos óptimos de adaptación en determinado espacio geográfico natural. Wright concluye, al igual que Fisher, que, en una población finita, la frecuencia de alelos heredados fluctúa y los de menor ventaja selectiva desaparecerán sucesivamente en las generaciones posteriores (Johnson, 2008; Bacaër, 2011; Barton, 2016).

J. B. S. Haldane publicó su destacado libro “Las causas de la evolución” donde abordó aspectos estáticos y

dinámicos de la evolución poblacional bajo diferentes tipos de presión selectiva, incluyendo la variación intra-específica (dentro de individuos de la misma especie) de genes, cromosomas y características morfológicas. Además, Haldane demostró que la especiación (formación de nuevas especies biológicas) puede iniciarse por el fenómeno de la aloploidia o hibridación entre pequeñas comunidades semi aisladas con su población ancestral. También, Haldane calculó que la probabilidad para que una mutación genética no se extinga o sea fijada en la población de manera estocástica depende de su ventaja adaptativa ante la selección natural, concluyendo, como Fisher y Wright, que las mutaciones deletéreas decrecen esta ventaja selectiva en la población (Dronamraju, 2006; Hammond, 2009; Bacaër, 2011; Sarkar, 2017).

La **Figura 2** muestra como los genes y sus alelos se van seleccionando a través de las generaciones dependiendo de la ventaja adaptativa que otorguen a los organismos ante presiones selectivas naturales como mutaciones, deriva genética y condiciones ambientales.

La construcción de la síntesis evolutiva moderna

Aportaciones fundamentales de Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, Ernst Mayr, George Gaylord Simpson, Bernhard Rensch y George Ledyard Stebbins ocurrieron entre 1930-1950. Dobzhansky en su libro “Genética y el origen de las especies” publicado en 1937, confirmó el marco teórico-matemático de la genética poblacional elaborado por Fisher, Wright y Haldane e integró otros problemas evolutivos fundamentales no representados matemáticamente. También, trató temas como las mutaciones causantes de la variación hereditaria, los arreglos cromosómicos y las diferencias fisiológicas y

genéticas producidas por el aislamiento reproductivo gradual (Ayala, 1985; Gannett, 2013). Dobzhansky formuló el concepto de “especie” como una colección de individuos capaces de reproducirse entre ellos e incapaces de reproducirse o intercambiar genes con otras especies (Ayala, 1985; Gannett, 2013). Es de Dobzhansky el famoso aforismo “*nada en la biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución*”, utilizado ampliamente en las escuelas de biología y ahora de dominio público (Gaiimo, 2023).

En 1942 se publicó el libro de Julian Huxley titulado “Evolución: La Síntesis Moderna”, en donde se introdujo el término “síntesis” para amalgamar tradiciones de investigación diferentes como la genética experimental, ecología, sistemática, matemáticas y más. Así, surgió una nueva rama de la ciencia llamada “biología evolutiva” que fue progresiva para todos los campos de investigación involucrados (Mayr y Provine, 1981; Lamm, 2011; Corning, 2024). Huxley menciona que para la generación de nuevas especies se necesitan cuatro factores que causan un aislamiento tipo temporal-espacial-biológico, a saber; tiempo (sucesión), espacio (geográfico), función (ecológica) y mecanismos intrínsecos (genéticos y citológicos). Huxley enfatizó sobre el problema que se genera en la práctica taxonómica para acomodar las nuevas especies emergentes y establecer sus relaciones filogenéticas con otros grupos taxonómicos (Lamm, 2011; Corning, 2024).

Ese mismo año de 1942, se publicó el libro de Ernst Mayr “Sistemática y el Origen de las Especies” donde estableció a la sistemática y biogeografía como vitales para el desarrollo de la biología evolutiva y el entendimiento del proceso de especiación. En este trabajo,

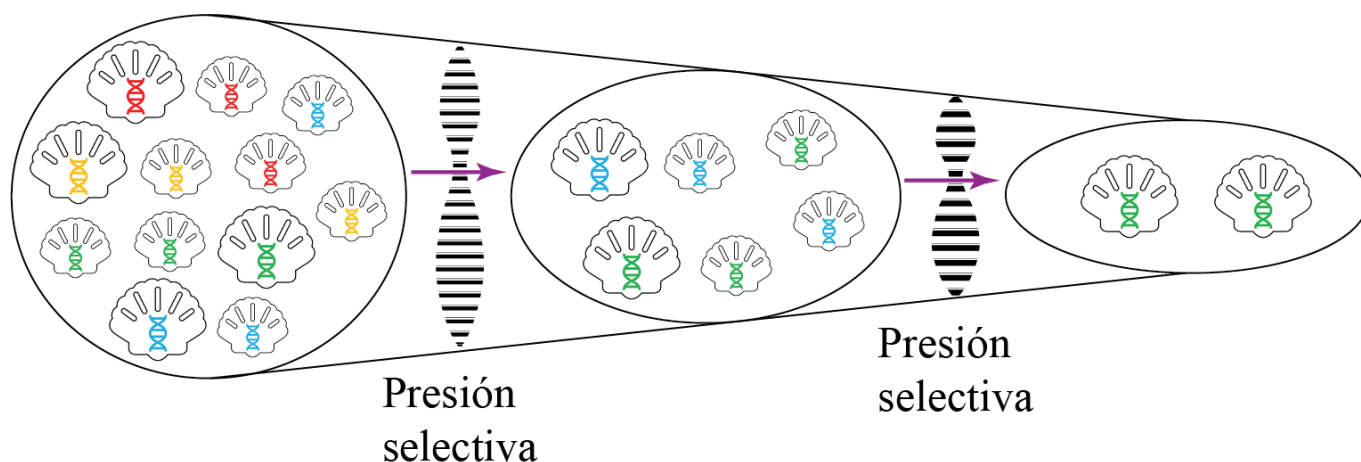


Figura 2. La genética de poblaciones estudia la fluctuación de la frecuencia de genes y sus alelos heredados a través de las generaciones. Las distintas características en una población como tamaño y color pasan por filtros, mediante la herencia, de diferentes presiones selectivas como mutaciones, deriva genética y selección natural. Lo que resulta en el aislamiento de una población con características y genotipos adaptativos casi homogéneos que puede originar una nueva especie.

Mayr propuso su teoría de la especiación geográfica (alopatría), que consiste en la separación de la población de una especie por barreras físicas naturales como geológicas, acuáticas y de hábitat (Feder *et al.*, 2005; Kulathinal, 2010). Luego, al margen del término de la síntesis evolutiva moderna, propuso la especiación peripátrica (efecto fundador). Tal modo de especiación, se produce como consecuencia de la combinación de la deriva genética, la distribución periférica y subsecuente aislamiento geográfico de un pequeño grupo poblacional, genéticamente variado, que proviene de una población ancestral grande (Meyer, 2005; Kulathinal, 2010; **Figura 3**).

Con influencia de Dobzhansky, Mayr desarrolló el concepto de “especie biológica” como una comunidad de grupos de poblaciones genéticamente aislados y capaces de reproducirse entre ellos, pero incapaces de reproducirse o dejar descendencia viable al cruzarse con otra especie, aunque sea filogenéticamente cercana (Feder *et al.*, 2005; Hey *et al.*, 2005). Filosóficamente, Mayr ayudó a legitimar a la biología como ciencia autónoma e integró a la evolución como parte de esta (Meyer, 2005).

Bajo una visión genética y evolutiva, G. G. Simpson dio un valioso aporte paleontológico a la institucionalización y desarrollo de la síntesis evolutiva moderna mediante el libro “Tempo y Modo en la Evolución” publicado en 1944. Los paleontólogos aportaron al entendimiento de la evolución en tiempos pretéritos (Sepkos-

ki, 2019). Simpson menciona que la evolución de los organismos no es lineal sino ramificada. En una población parental, las variaciones en las características coexisten y en cualquier momento la tendencia evolutiva se puede dividir mediante un aislamiento, usualmente geográfico, que es seguido de una divergencia de especies influenciada por la selección del nuevo nicho ecológico o hábitat. También adujo información de los registros fósiles de amonitas y mostró que, en una población recién originada las características son casi homogéneas, pero con el tiempo recuperan su variabilidad, misma que es importante para una subsecuente especiación (Huxley, 1945; Nyhart y Lidgard, 2021).

El zoólogo alemán Bernhard Rensch contribuyó con su libro “Problemas Recientes en la Teoría de la Descendencia: La Evolución Transespecífica” publicado en 1947. Aunque no era paleontólogo, hizo vasto acopio de registros fósiles para comparar los patrones morfológicos y estudiar las tendencias evolutivas. Se dio cuenta de la evolución infraespecífica, nombrada microevolución por Dobzhansky, o evolución a niveles taxonómicos más bajos que especie (raza o subespecie). Los factores causantes de la microevolución incluyen a la deriva genética, aislamiento sub poblacional, mutaciones, selección natural, flujo genético e hibridación (Simpson, 1961; Reif *et al.*, 2000; Wuketits, 2006).

La dinámica de interacciones entre los mecanismos que originan la microevolución, pero a plazos largos en tiempo geológico, propician la evolución transespecífica o a niveles superiores al de especie, conocida como macroevolución (Simpson, 1961; Reif *et al.*, 2000; Wuketits, 2006). La macroevolución es el fenómeno de acumulación de cambios fenotípicos-morfológicos graduales hasta la aparición de nuevas estructuras básicas o características. De esta manera se separa los niveles taxonómicos superiores al de especie como género y familia, a través de periodos largos de tiempo geológico (Futuyama y Kirkpatrick, 2017). Una tendencia macroevolutiva es la alometría: que es la relación entre la proporción corporal del organismo y la magnitud del crecimiento de alguna característica o parte fisiológica durante su ontogenia. Por ejemplo: la regla de Rensch propone el dimorfismo sexual donde los machos son más grandes que las hembras (o viceversa) y poseen estructuras fisiológicas más exageradas, como en el cangrejo violinista *Uca pugnax* (Adams *et al.*, 2020).

G. Ledyard Stebbins incluyó a la botánica en la síntesis evolutiva moderna con su libro “Variación y evolución en plantas” publicado en 1950. Stebbins formuló el concepto de especie biológica para plantas, el cual es diferente a la especie biológica zoocentrista de Mayr.

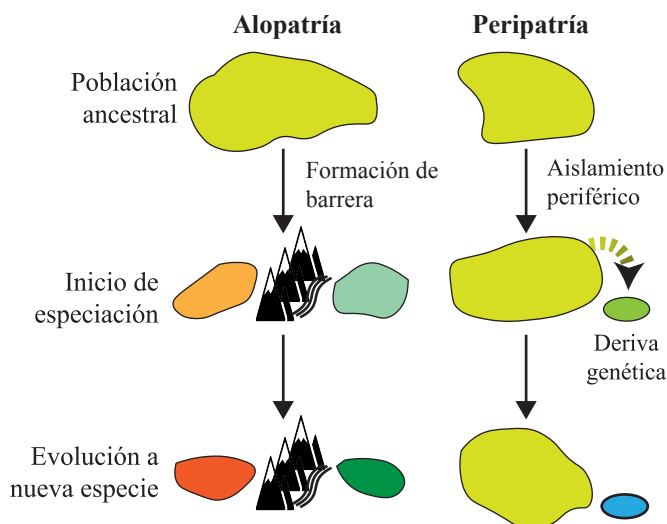


Figura 3. Modos de especiación propuestos por Ernst Mayr. Durante la construcción de la síntesis evolutiva moderna se plantearon los modos de alopatría y peripatría. La especiación alopátrica es causada por el surgimiento de alguna barrera natural, como la formación de montañas o el cauce de un río. La especiación peripátrica es el resultado de los efectos la deriva genética en una sub población fundadora que se encuentra geográficamente aislada en la periferia de la ancestral y distribuida en un nicho ecológico particular.

Stebbins indicó que una especie de planta adaptada a algún tipo de nicho ecológico específico puede tener poblaciones ampliamente distribuidas, separadas geográfica y temporalmente. Otra diferencia radica en que las plantas reconocen a una pareja complementaria mediante la compatibilidad histológica del gameto masculino o polen en el aparato reproductor femenino o pistilo durante la polinización (Stebbins, 1987; McClure *et al.*, 2011). Stebbins define a la especie cómo un sistema poblacional compuesto de organismos individuales con diferencias genéticas, morfológicas y fisiológicas, los cuales poseen continuidad esencial que es mantenida por su similitud de genes e intercambio libre de estos entre sus miembros (Stebbins, 1987). En conformidad con Mayr, Stebbins menciona que el concepto de especie manejado por un evolucionista es aquel que priorice una visión del estado en el que se encuentra la reproducción de la misma; es decir, si es continua o discontinua (provocada por algún aislamiento). También concuerdan en que la especie es la unidad fundamental de la evolución, dando un enorme impulso al estudio de la biología evolutiva de las plantas (Smocovitis, 2001).

Las contribuciones históricas de los arquitectos de la síntesis evolutiva moderna se presentan en la **Tabla 1**. Dentro de esta se considera como fundadores a los biólogos teóricos-matemáticos creadores de la genética de poblaciones. En el transcurso acontecieron sucesos importantes como el desarrollo del concepto de especie biológica tanto para animales como plantas, la utilización de sistemática y taxonomía como herramientas para realizar análisis filogenéticos, e instauración de la biología como una ciencia con carácter propio.

Conclusión: de la síntesis evolutiva moderna a la extendida

Las diferentes acepciones del concepto de la herencia que han surgido desde la pangénesis, son la raíz de la síntesis evolutiva moderna. Al tratar de entender el proceso natural de la herencia biológica, nacieron las teorías de la herencia Mendeliana, la selección natural Darwiniana, la teoría cromosómica de la herencia y la disciplina de la genética, las cuales fundaron los pilares conceptuales e ideológicos para la unificación de diferentes tradiciones de estudio, a veces tan lejanas de la biología, como las matemáticas.

Especialmente, la genética contribuyó al responder preguntas sobre la herencia que eran esenciales cómo: ¿qué son esos factores Mendelianos que se heredan en las células gaméticas responsables de la variabilidad de las características?, ¿qué causa en los organismos las variaciones morfológicas que se seleccionan de manera natural durante el proceso de especiación? En 1953, James Watson y Francis Crick descifraron la estructura del material genético, la cual nombraron ácido desoxirribonucleico (ADN) y describieron como un par de hebras complementarias formadas por miles o millones de nucleótidos, apareadas de manera antiparalela, que forman una doble hélice.

Para 1958, Matthew Meselson y Franklin W. Stahl publicaron su artículo “Replicación del ADN en *Escherichia coli*”, donde revelaron que la replicación del ADN es semiconservativa. Es decir, antes de que la célula se divida, el par de hebras de una molécula de ADN parental se separan y cada una sirve como templado para ser complementadas con ADN nuevo, de tal suerte que, con las dos hebras separadas se forman dos moléculas

Tabla 1. Obras de los creadores teóricos-matemáticos y conceptuales-filosóficos que fundaron, desarrollaron y consolidaron la síntesis evolutiva moderna.

Año	Autor	Obra
1930	R. A. Fisher	La teoría genética de la selección natural
1931	Sewall G. Wright	Evolución en Poblaciones Mendelianas
1932	J. B. S. Haldane	Las Causas de la Evolución
1937	T. Dobzhansky	Genética y el Origen de las Especies
1942	Julian Huxley	Evolución: la Síntesis Moderna
1942	Ernst Mayr	Sistemática y el Origen de las Especies
1944	G. G. Simpson	Tempo y Modo en la Evolución
1947	Bernhard Rensch	Problemas Recientes en la Teoría de la Descendencia: la Evolución transespecífica
1950	G. Ledyard Stebbins	Variación y Evolución en las Plantas

híbridas con ADN parental y nuevo. Tales moléculas de ADN híbrido complementadas son heredadas a la siguiente generación y así, sucesivamente, ocurre con las células recién formadas. Poco después en 1961, François Jacob y Jacques Lucien Monod publicaron su artículo “Mecanismos genéticos reguladores de la síntesis de proteínas” donde caracterizaron el operón lac y propusieron un mecanismo de regulación de la expresión genética y codificación de proteínas controlado por inductores y represores (factores *trans*) que se unen al DNA (elementos en *cis*). Entonces, los descubrimientos dentro de la década posterior a la culminación de la síntesis evolutiva moderna marcaron un punto fundamental para la consolidación de la biología molecular.

En las postrimerías de la década de 1960, Motoo Kimura postuló su “Teoría neutral de la evolución molecular”. La teoría de Kimura plantea que la proporción de mutaciones neutrales y deletéreas es mucho mayor a la de las mutaciones ventajosas o favorables. En su mayoría, son mutaciones que se eliminan por la selección natural purificadora (darwiniana). Aunque, pueden fijarse en la población por el efecto acumulativo de la deriva genética o aleatoriedad, la cual es la principal causa de evolución sobre la selección natural (Duret, 2008; Hugues, 2008).

Tomoko Ohta, en 1973 hizo un corolario del trabajo de su colega Kimura que nombró “Teoría casi neutral de la evolución molecular”. Ohta observó que la frecuencia de mutaciones casi neutras, específicamente las que son ligeramente deletéreas (no sinónimas), dependen del tamaño de la población. En una población pequeña las mutaciones ligeramente deletéreas pueden lograr fijarse debido al cuello de botella genético que ocurre, mientras que en una población grande la frecuencia de estas mutaciones tiende a dispersarse y desaparecer por efecto de la deriva genética (Duret, 2008; Hugues, 2008). El método utilizado por Kimura de la comparación de secuencias de amino ácidos entre diferentes proteínas y la predicción de las mutaciones en el código genético, demostró que en las regiones funcionales de proteínas conservadas a través de los diferentes taxas casi no existen mutaciones (Hugues, 2008).

Stephen J. Gould en 1977 presentó su libro “Ontogenia y filogenia”, la ontogenia estudia el desarrollo de los organismos desde la etapa embriológica hasta la maduración de sexual y la filogenia estudia la historia evolutiva registrada en los fósiles (Hall, 2012). En su libro, Gould propone a la heterocronía como un mecanismo de evolución adaptativa donde ocurren modificaciones o apariciones de características nuevas durante la ontoge-

nia de los organismos. La heterocronía analiza los cambios en los tiempos de aparición y desarrollo de cierta característica o estructuras en los organismos, desde sus ancestros hasta sus descendientes (Hall, 2012; Evin *et al.*, 2017). Sobre todo, Gould atendió los pedomorfismos (características juveniles ancestrales heredadas a los descendientes y retenidas en su madurez sexual) y sus ventajas en la adaptación ecológica (Lejeune *et al.*, 2021). Separó los pedomorfismos en progénesis y neotenia; en el primer mecanismo, la madurez sexual se va acelerando a través de las generaciones descendientes y se conservan los rasgos juveniles somáticos ancestrales; en el segundo mecanismo, se va retardando el progreso del desarrollo somático en relación con el sexual en las sucesivas descendencias (Martynov *et al.*, 2022). Por ejemplo; se ha demostrado que el mecanismo evolutivo de desarrollo (ontogenia) de la sinapsis neuronal en humanos es del tipo neoténico (Wang *et al.*, 2023).

F. Jacob en ese mismo año publicó “El bricolaje de la evolución”. En este artículo sugiere que cambios por mutaciones en las secuencias *cis* del ADN de promotores reguladores de la expresión de genes son causa de evolución de los organismos, debido a que modifican los circuitos regulatorios o vías metabólicas (Jacob, 1977; Gann, 2010). Jacob explica que los circuitos reguladores son muy similares en los primeros pasos del desarrollo embrionario de organismo relacionados, como mamíferos. Conforme el organismo se va desarrollando, aumenta la divergencia operatoria de los circuitos y la heterogeneidad morfológica.

Jacob (1977) sostenía que la especiación se debía a la regulación de los patrones de la expresión genética más que la creación de estructuras novedosas en los constituyentes celulares. Además, menciona que la selección adaptativa de los organismos es resultado de dos principales presiones; una es la interacción del organismo con el medio ambiente, y en consistencia, la otra es la herencia.

Los trabajos de 1977 de Gould y Jacob fueron la base para fraguar una nueva disciplina que llamaron biología evolutiva del desarrollo o evo-devo. Evo-devo liga a la evolución con el desarrollo, y argumenta que la evolución de un linaje está basada en cambios en el desarrollo y aparición de nuevas características que son dirigidas por las mutaciones en las regiones regulatorias *cis* del ADN.

En 1980, Stephen J. Gould hizo notar la relevancia de una nueva síntesis que incluyera los avances recientes de diferentes áreas de investigación. Entre estas se incluyen el desarrollo embriológico, la herencia no genética o epigenética, la plasticidad fenotípica, la transferencia

horizontal genética, las ciencias “ómicas” por mencionar algunos (Pérez *et al.*, 2010).

Desde su centro conceptual, el marco teórico es un campo fértil para la construcción de una “síntesis evolutiva extendida”. Aquí se contemplan cambios en las visiones de algunos conceptos como la misma evolución, la herencia, el de especie biológica, la interacción recíproca entre ambiente-organismo, flujo genético, la reorganización del sistema taxonómico y demás. La síntesis evolutiva moderna mantiene su vigencia porque se ha adaptado a los cambios en el conocimiento producidos por descubrimientos científicos *a posteriori*, sin embargo, su transmutación hacia una nueva teoría es inminente. Tal como lo hemos venido demostrando a lo largo del presente trabajo, las teorías e ideas van cambiando para originar otra nueva con el paso del tiempo. Durante las transiciones, es una constante la controversia y debate entre los conservadores y los promotores del cambio. Lo mismo está ocurriendo en la actualidad, en donde se necesita una maduración filosófica, conceptual y epistemológica para que se lleve a cabo tal transición.

Agradecimientos

Ernesto Vázquez Chimalhua agradece a la Dra. Tzvetanka D. Dinkova por la oportunidad de realizar la estancia posdoctoral en su laboratorio. También, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo económico a través del Programa de Becas Posdoctorales de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA).

Referencias

- Adams DC, Glynne E, Kaliontzopoulou A (2020). Interspecific allometry for sexual shape dimorphism: macroevolution of multivariate sexual phenotypes with application to Rensch's rule. *Evolution* 74:1908-1922.
- Ayala FJ (1985). Theodosius Dobzhansky 1900-1975. A biographical memoir. *National Academy of Sciences* 55:163-213.
- Bacaër N (2011). A short history of mathematical population dynamics: *Springer, London*. ISBN:978-0-85729-114-1.
- Bajo JM (2016). Las ideas sobre evolución desde los antiguos griegos a Darwin. *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 3:111-121.
- Barton NH (2016). Sewall Wright on evolution in mendelian population and the “shifting balance”. *Genetics* 202:3-4.
- Bateson P (2002). William Bateson: a biologist ahead of his time.

Journal of Genetics 81:49-58.

Benson KR (2001). T. H. Morgan's resistance to the chromosome theory. *Nature Reviews Genetics* 2: 469-474.

Burkhardt FH (2001). Darwin and the Copley medal. *Proceedings of the American Philosophical Society* 145:510-518.

Canteras Zubieta JP (2012). La evolución del concepto de gen: biología, ideología y sociobiología. *Eikasia Revista de Filosofía* 42:83-96.

Cordero Galindo E (2004). Biología y medicina. Una aproximación histórica (1ra de dos partes). *Revista de la Facultad de Medicina UNAM* 47:166-168.

Corning PA (2024). Cooperative genes in smart systems: toward an inclusive new synthesis in evolution. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 189:26-31.

Dronamraju KR (2006). J. B. S. Haldane (1892-1964). En: Malaria: Genetic and Evolutionary Aspects. Emerging infectious Diseases of 21st Century. *Springer, Boston, MA*. ISBN:978-0-387-28294-7.

Duret L (2008). Neutral theory: the null hypothesis of molecular evolution. *Nature education* 1:218.

Edwards AWF (2000). The genetical theory of natural selection. *Genetics* 154:1419-1426.

Evin A, Owen J, Larson G, Debiais-Thibaud M, Cucchi T, Vidarsdottir US, Dobney K (2017). A test for paedomorphism in domestic pig cranial morphology. *Biology Letters* 13:20170321.

Feder JL, Xie X, Rull J, Velez S, Forbes A, Leung B, Dambroski H, Filchak KE, Aluja M (2005). Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis*. *Proceedings of the National Academy of Science* 102:6573-6580.

Ferrer Casero EA (2016). Preformismo y epigénesis en la historia de la embriología. *Medisan* 20:2164-2174.

Futuyma DJ, Kirkpatrick M (2017). Evolution, Fourth edition. *Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA*. ISBN:9781605356051.

Galera A (2000). Los guisantes mágicos de Darwin y Mendel. *Asclepio* 52: 213-222.

Gann A (2010). Jacob and Monod: from operons to evodevo. *Current Biology* 20:R718-R723.

Gannett L (2013). Theodosius Dobzhansky and the genetic race concept. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 44:250-261.

Gaiimo S (2023). On citing Dobzhansky about the significance of evolution to biology. *Integrative Organismal Biology* 5:obac047.

Hall BK (2012). Evolutionary development biology (evo-devo): past, present, and future. *Evolution: Education and Outreach* 5:184-193.

- Hammond A (2009). J. B. S. Haldane, holism, and synthesis in evolution. *Transactions of the American Philosophical Society* 99:49-70.
- Hey J, Fitch WM, Ayala FJ (2005). Systematics and the origin of species: an introduction. *Proceedings of the National Academy of Science* 102:6515-6519.
- Hugues AL (2008). Near-neutrality: leading edge of the neutral theory of molecular evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133:162-179.
- Huxley JS (1945). Tempo and mode in evolution. *Nature* 156:3-4.
- Jacob F (1977). Evolution and tinkering. *Science* 196:1161-1166.
- Johnson N (2008). Sewall Wright and the development of shifting balance theory. *Nature Education* 1:52.
- Kulathinal RJ (2010). Commemorating the 20th century Darwin: Ernst Mayr's words and thoughts, five years later. *Genome* 53:157-159.
- Lamm E (2011). Review of: Julian Huxley, *Evolution: The Modern synthesis*—The definitive edition, with a new forward by Massimo Pigliucci and Gerd B. Müller. MIT Press, 2010. *Integrative Psychological and Behavioral Science* 45:154-159.
- Leigh EG Jr (1999). The modern synthesis, Ronald Fisher and creationism", *Trends in Ecology and Evolution* 14:495-498.
- Lejeune B, Bissey L, Didaskalou EA, Sturaro N, Lepoint G, Denoël M (2021). Progenesis as an intrinsic factor of ecological opportunity in a polyphenic amphibian. *Functional Ecology* 35:546-560.
- Mayr E, Provine WB (1981). The evolutionary synthesis. *Bulletin of the American Academy of Arts and Sciences* 34:17-32.
- Martynov A, Lundin K, Korshunova T (2022). Ontogeny, phylotypic periods, paedomorphosis, and ontogenetic systematics. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10:806414.
- McClure B, Cruz-García F, Romero C (2011). Compatibility and incompatibility in S-RNA-based systems. *Annals of Botany* 108:647-658.
- Meyer A (2005). On the importance on being Ernst Mayr. *Plos Biology* 3:e152.
- Miko I (2008). Thomas Hunt Morgan and sex linkage. *Nature Education* 1:143.
- Montúfar GRMG (2009). Mendel y el Neodarwinismo. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* 30:122-124.
- Noguera Solano R, Ruiz Gutiérrez R (2005). Pangénesis y vitalismo científico. *Asclepio* 57:219-236.
- Nyhart, LK, Lidgard S (2021). Revisiting George Gaylord Simpson's "The role of the individual in evolution" (1941). *Biological Theory* 16:203-212.
- O'Connor C, Miko I (2008). Developing the chromosome theory. *Nature Education* 1:44.
- Palenque Rocabado G, Gamboa Estrada J, Dávalos Crespo F (2007). Desarrollo de la embriología como ciencia. *Cuadernos* 52:125-129.
- Pedroche FF (2009). La síntesis moderna en Biología. Eclecticismo o la complementariedad de un gran paradigma. *Casa del Tiempo* 2:32-38.
- Pérez JE, Alfonsi C, Muñoz C (2010). Towards a new evolutionary theory. *Interciencia* 35:862-868.
- Reif WE, Junker T, Hoßfeld U (2000). The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theory in Biosciences* 119:41-91.
- Sarkar S (2017). Haldane's *The causes of evolution* and the modern synthesis in evolutionary biology. *Journal of Genetics* 96:753-763.
- Sepkoski D (2019). The unfinished synthesis?: paleontology and evolutionary biology in the 20th century. *Journal of the History of Biology* 52:687-703.
- Simpson GG (1961). A basic work on evolutionary theory. *Evolution* 15:112-113.
- Smocovitis VB (2001). G. Ledyard Stebbins and the evolutionary synthesis. *Annual Review of Genetics* 35:803-814.
- Stebbins GL (1987). Species concepts: semantics and actual situations. *Biology and Philosophy* 2:198-203.
- Usaquén Martínez W (2009). El origen de las especies y su relación con el inicio de la actual teoría de la herencia. *Acta Biológica Colombiana* 14:77-84.
- Wang L, Pang K, Zhou L et al. (2023). A cross-species proteomic map reveals neoteny of human synapse development. *Nature* 622:112-119.
- Wuketits FM (2006). Bernhard Rensch, german evolutionist. *Biological Theory* 1:410-413.