

*¿Está en crisis el darwinismo?
Los nuevos modelos de la biología
evolutiva y sus implicaciones didácticas*

Leonardo González Galli^(1, 2)

Elsa Meinardi⁽¹⁾

(1) Instituto de Investigaciones CEFIEC, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

(2) Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

Resumen: Actualmente la “Síntesis evolutiva” está transitando un proceso de revisión y ampliación que implica complejos debates en el campo de la biología evolutiva. En este contexto, muchos docentes manifiestan una escasa comprensión de los nuevos modelos en discusión y de cómo estos se relacionan con aquellos en que se basa la “Síntesis”, lo que los lleva, en algunos casos, a considerar que el modelo de evolución por selección natural no debe ser enseñado porque ha perdido vigencia. En el presente trabajo, basándonos en una concepción semántica de las teorías científicas, proponemos que los nuevos modelos no pueden ser considerados alternativos, sino complementarios del modelo darwiniano. De esta forma, la enseñanza del modelo de evolución por selección natural debería seguir siendo un eje estructurante para la formación en biología en la escuela media.

Palabras clave: biología evolutiva, modelo de evolución por selección natural, enseñanza de la biología evolutiva.

Abstract: At present, the “evolutionary synthesis” is passing through a revision and an extension process which involves complicated debates in the field of evolutionary biology. In this context, many teachers show a poor comprehension of the new models in debate and of how these ones are connected with those on which the “Synthesis” is based. This takes the teachers, in some cases, to consider that the model of evolution by natural selection must not be taught because it has lost validity. In the present work, from a semantic conception of the scientific theories, we propose that the new models must not be considered alternatives but complementaries of the darwinian model. In this way, the teaching of the model of evolution by natural selection should be continued to be a structural axis for the teaching of biology at the secondary school.

Key Words: evolutionary biology, model of evolution by natural selection, evolutionary biology teaching.

(Fecha de recepción: abril, 2013, y de aceptación: septiembre, 2013)

DOI: 7203/DCES.27.2458

1. Introducción

Existe un amplio consenso entre los especialistas en didáctica de la biología sobre la importancia de la biología evolutiva en la enseñanza secundaria. También existe consenso entre los investigadores en didáctica sobre los malos resultados en términos de aprendizaje en relación con estos contenidos, siendo diversos los factores que determinan esta situación (Alters y Nelson, 2002; González Galli, 2012; González Galli y Meinardi, 2011; Smith, 2010a, 2010b;). En este escrito nos centraremos en un factor que suele relegarse en los análisis sobre el tema: la selección de contenidos. Los cambios en la propia biología evolutiva, frecuentemente transpuestos de un modo sesgado y poco riguroso al ámbito de la divulgación, generan cierta incertidumbre entre el profesorado. De allí que el propósito principal de este artículo es aportar información con el fin de contribuir a la toma de decisiones fundamentada en relación con la enseñanza de este contenido.

A partir de la década de 1930 tomó forma en la biología evolutiva un consenso sobre la validez de ciertos modelos teóricos que se conoce como Teoría Sintética de la Evolución o, simplemente, Síntesis Evolutiva. Parte fundamental de este consenso supone reconocer la selección natural como el principal mecanismo evolutivo (Futuyma, 2009); lo cual si bien implica también reconocer que en algunos casos la evolución puede darse mediante procesos no selectivos (como la deriva genética) la selección sería, claramente, “el motor” de la evolución. En las últimas décadas,

han progresado nuevas investigaciones que tienden a ampliar la agenda de la Síntesis evolutiva y que podrían cuestionar, al menos parcialmente, algunos de sus pilares teóricos (Dupré, 2011, 2009; Pigliucci y Müller, 2010). Dado que este proceso está teniendo lugar en este momento es difícil aún evaluar su impacto. Para algunos, en un extremo, estamos asistiendo a un cambio revolucionario (Jablonka y Lamb, 2007) mientras que para otros, más moderados, se trata de una ampliación –no revolucionaria- en relación con los temas centrales de la Síntesis Evolutiva (Godfrey-Smith, 2007). Una pregunta nuclear en esta discusión es en qué medida perderá su centralidad el modelo de evolución por selección natural.

En cualquier caso, esta situación plantea un nuevo desafío para el profesorado de biología; ¿qué contenidos se deben priorizar en la enseñanza? Nos centraremos aquí en la enseñanza de la biología evolutiva en el nivel secundario obligatorio. En otro trabajo (Folguera y González Galli, 2012) hemos analizado algunas de las implicancias teóricas de los nuevos desarrollos en biología evolutiva y hemos ofrecido algunas reflexiones generales en relación con su inclusión o no en distintos niveles educativos. Frecuentemente, las dudas de los docentes en relación con la selección de contenidos de biología evolutiva derivan del supuesto de que actualmente existen modelos *alternativos* a la selección natural. Así, el modelo darwiniano habría perdido vigencia. En este trabajo reseñamos algunos de estos nuevos modelos y nos preguntamos en qué sentido podrían (o no) considerarse alternativos

al Modelo de Evolución por Selección Natural. Sugerimos que, en cualquiera de los escenarios posibles de resolución de estos debates, el Modelo de Evolución por Selección Natural conservará un lugar central y, por lo tanto, debemos considerarlo como un objeto de enseñanza prioritario.

Es sabido que la selección de contenidos no debe estar guiada exclusivamente por criterios anclados en la disciplina enseñada (Izquierdo Aymerich, 2005; Sanmartí, 2002). Por ejemplo, es conveniente atender a la diversas *prácticas sociales de referencia* (Astolfi, 2001) que pueden hacer que un contenido determinado sea o no relevante para una población concreta de estudiantes. Así, por ejemplo, comprender la técnica de creación de organismos genéticamente modificados podría no ser especialmente relevante desde el punto de vista teórico-disciplinar pero las implicaciones sociales, políticas y económicas de esta tecnología suponen que su tratamiento en las aulas sea de suma importancia. Del mismo modo, además de ser relevantes dentro de la propia disciplina de origen, los modelos a enseñar deben ser relevantes para los estudiantes. Un punto central relacionado con este requisito se relaciona con qué aspectos del mundo permite pensar el modelo a enseñar. En el caso que nos ocupa el modelo de evolución por selección natural permite, por ejemplo, dar cuenta de numerosos fenómenos de gran relevancia tales como la evolución de la resistencia a los antibió-

ticos en las poblaciones bacterianas, el cual constituye un caso particular de evolución adaptativa. Dada la ubicuidad y relevancia del fenómeno adaptativo, la enseñanza obligatoria debería asegurar un aprendizaje significativo de aquellos modelos que permiten pensar sobre estos fenómenos. Para saber cuál (o cuáles) es este modelo debemos volver la mirada a la disciplina de referencia, la biología evolutiva.

2. La selección natural no es el único mecanismo evolutivo pero ¿existen mecanismos alternativos?

En el ámbito de la enseñanza y de la divulgación es frecuente encontrar textos en los que se afirma que la Síntesis Evolutiva -basada en el Modelo de Evolución por Selección Natural- está en crisis (véase, por ejemplo, Sampredo, 2002), aunque es más difícil encontrar esta perspectiva entre los biólogos evolucionistas profesionales, la mayoría de los cuales sigue trabajando dentro del marco del Modelo de Evolución por Selección Natural o reconoce su centralidad (Dupré, 2006; Futuyma, 2009; Mayr, 1992; Ridley, 2004; Ruse, 1990). Esta crítica a la Síntesis Evolutiva (y al Modelo de Evolución por Selección Natural) comienza, con frecuencia, por afirmar que existen otros mecanismos evolutivos (lo que es indiscutible) para luego sostener que existen modelos *alternativos* (lo que es discutible).

Desde la perspectiva semántica de las teorías científicas aquí adoptada¹ lo

¹ Sobre las virtudes de adoptar este marco epistemológico para la enseñanza de las ciencias véase Adúriz Bravo (2012).

que define a una teoría son los modelos que las conforman (Díez y Moulines, 1999). Los modelos mismos son entidades abstractas definidas por qué aspectos del mundo representan y por cómo lo hacen (Ariza y Adúriz Bravo, 2012; Giere, 1992). Así, asumiremos que dos modelos pueden considerarse *alternativos* en la medida en que pretendan dar cuenta del mismo fenómeno. Podríamos decir que un modelo A es *alternativo* a otro B si ambos pretenden dar cuenta del mismo fenómeno pero lo hacen de un modo distinto. La evolución no es un fenómeno único sino más bien un amplio conjunto de fenómenos: la adaptación, la especiación, la extinción, etc. Por este motivo, no existe –ni podría existir– una teoría de la evolución en el sentido de un único modelo que pretenda captar todos estos fenómenos. Lo que tenemos, en realidad, es una familia de modelos, cada uno de los cuales busca dar cuenta de cierto aspecto de la evolución (Thompson, 1989).

Desde esta perspectiva, para analizar la posible existencia de modelos alternativos al Modelo de Evolución por Selección Natural debemos preguntarnos qué explica este modelo, cuál es su *explanandum*. Consideramos que el Modelo de Evolución por Selección Natural contribuye, junto con otros modelos, a explicar las dos grandes preguntas de la evolución (Dennett,

1995; González Galli, 2010; Sterelny y Griffiths, 1999): el origen de nuevas especies (especiación) y la adaptación. Sin embargo, consideramos que es en relación con la adaptación donde reside su especificidad. En este sentido, debemos destacar que este modelo es, de hecho, el único capaz de explicar la adaptación (Dawkins, 1989; Dennett, 1995; Futuyma, 2009; Hasson, 2006; Mayr, 1988; Pinker, 2000; Ridley, 2004; Sterelny y Griffiths, 1999). Por “adaptación” nos referimos aquí al “ajuste” entre los organismos y su medio (así como al ajuste entre las partes de un organismo). La selección natural no solo es, de hecho, el único modelo capaz de explicar la adaptación sino que hay buenos motivos para sostener que es el único modelo *posible* capaz de dar cuenta de este fenómeno (Dennett, 1995). Partimos entonces del supuesto de que la adaptación es un fenómeno ampliamente² aceptado y que, por lo tanto, requiere una explicación que es ofrecida por el Modelo de Evolución por Selección Natural.

Si se trata de explicar la evolución en general, seguramente hay modelos alternativos (y, más frecuentemente, complementarios) al Modelo de Evolución por Selección Natural, en cambio, sostenemos que si se trata de explicar la evolución adaptativa no existen tales alternativas. A continuación comen-

² Resaltar la importancia de la adaptación no supone caer en el tan criticado “ultra-adaptacionismo” o “panselccionismo” (Gould y Lewontin, 1972); es evidente que no todos los rasgos son adaptativos (producto de la selección natural). Sin embargo, la crítica a este enfoque ha derivado con frecuencia en el error opuesto: negar el fenómeno de adaptación. La gran mayoría de los biólogos considera que la adaptación es, tal vez, el rasgo más conspicuo y distintivo de los seres vivos y, como tal, demanda una explicación (Sterelny y Griffiths, 1999).

haremos brevemente algunos de los “nuevos” modelos de la biología evolutiva para analizar la posibilidad de que alguno pudiera considerarse *alternativo* al Modelo de Evolución por Selección Natural. En realidad, “nuevos” en este contexto significa externos al “núcleo duro” de la Síntesis Evolutiva y no temporalmente recientes; algunos de los modelos que reseñaremos datan de la década de 1970.

3. Nuevos modelos en biología evolutiva

Equilibrios puntuados

Este modelo, propuesto por Niles Eldredge y Stephen Gould (1972), busca dar cuenta de la discontinuidad observada en el registro fósil. La aparición aparentemente súbita de grupos biológicos en el registro fósil fue interpretada en el marco de la Síntesis Evolutiva como una consecuencia de que dicho registro es fragmentario. Por el contrario, Eldredge y Gould proponen que la discontinuidad del registro revela variaciones en la velocidad del cambio evolutivo (Futuyma, 2009; Ridley, 2004). De acuerdo con estos autores, las nuevas especies se forman durante un proceso relativamente rápido de cambio fenotípico (puntuación) y, una vez formadas, prácticamente no cambian (estasis). Así, el cambio fenotípico se restringe al momento de la especiación. Lo que este modelo afirma, en conse-

cuencia, es que la velocidad del cambio evolutivo no es constante. Es frecuente la confusión según la cual Eldredge y Gould cuestionan el gradualismo del cambio evolutivo (uno de los supuestos de la Síntesis) y defienden el “saltacionismo”. Sin embargo, el saltacionismo supone la inexistencia de estadios intermedios en el cambio evolutivo, mientras que el modelo de equilibrios puntuados solo señala que estos estadios se suceden de un modo (relativamente) rápido durante la especiación (Dawkins, 1989)³. El modelo de equilibrios puntuados no es unánimemente aceptado; se debate —entre otras cosas— si el patrón de estasis / puntuación es más o menos frecuente que el patrón de cambio constante (Futuyma, 2009). En cualquier caso, esta propuesta no supone un desafío a los principios de la Síntesis Evolutiva, ya que la puntuación se puede explicar por la especiación peripátrica y la estasis por la selección estabilizadora. El modelo de especiación peripátrico, supone que la especiación se da en pequeñas poblaciones periféricas. El pequeño tamaño de estas poblaciones permitiría explicar que el cambio sea (relativamente) rápido debido al efecto de la deriva génica y explicaría también la ausencia de fósiles que atestigüen el cambio ya que, al ser pequeñas estas poblaciones, es baja la probabilidad de que algunos ejemplares se fosilicen. La selección estabilizadora es aquella que “castiga” cualquier

³ En relación con este punto, tal vez sorprenda al lector la siguiente declaración de Niles Eldredge: “Nosotros fuimos gradualistas, en el sentido de que nunca vimos cambios repentinos” (Morando y Ávila, 2009).

variante que se aparte de la norma, por lo que tiene el efecto de mantener estable el rasgo en cuestión (Futuyma, 2009; Ridley, 2004).

Lo más importante, en relación con este trabajo, es señalar que este modelo no constituye una alternativa al Modelo de Evolución por Selección Natural, aunque más no sea porque no tiene nada que decir sobre las causas de la adaptación. Como señalamos, tampoco supone una verdadera alternativa en relación con el gradualismo típico de la Síntesis. El mismo Stephen Gould afirmó que sus propuestas eran compatibles con los fundamentos de la Síntesis (Gould, 2004)⁴.

Endosimbiosis serial

Este modelo fue desarrollado principalmente por Lynn Margulis (véase, por ejemplo, Margulis y Sagan, 1995) y se refiere al origen de la célula eucariota. De acuerdo con esta propuesta las mitocondrias y cloroplastos serían descendientes de bacterias que establecieron una relación simbiótica mutualista con otra célula procariota. Actualmente se acepta ampliamente el origen endosimbiótico de estas organelas (Futuyma, 2009), aunque es más polémico que esta hipótesis de aplique también a otras organelas. A partir de estos hallazgos,

Margulis desarrolló una visión de la evolución que hace hincapié en la simbiosis, lo que, de acuerdo con esta autora, contrasta con el énfasis del Modelo de Evolución por Selección Natural en la competencia. Otros autores (y la misma Margulis en ocasiones) se han referido a la endosimbiosis como un mecanismo evolutivo *alternativo*. Sin embargo, es difícil ver cómo la endosimbiosis podría constituir un mecanismo evolutivo, es decir, cómo podría alterar la proporción de las distintas variantes heredables en una población (¡en eso consiste un mecanismo evolutivo!). Por el contrario, parece más adecuado considerar la endosimbiosis como una posible fuente de variantes que luego podrían ser seleccionadas. En este sentido, muchos investigadores enfatizan la importancia para la evolución de las relaciones simbióticas tales como las multisimbiosis liquénicas y las micorrizas (Latorre Castillo, 2010; Margulis y Sagan, 2002).

Por otro lado, una célula eucariota es algo muy diferente de una bacteria alojando otra bacteria: el grado de integración entre ambos organismos que resulta en una célula eucariota requiere la modificación funcional-adaptativa de miles de detalles metabólicos y estructurales que solo la selección podría producir. En síntesis, la endosimbiosis serial solo puede explicar el origen de

⁴ Cabe señalar que la fama de Gould entre los no expertos no se condice con la valoración de sus puntos de vista en el ámbito académico (Dawkins, 2000; Dennett, 1995; Pinker, 2002; Maynard Smith, 1995). Se trata de un autor muy prolífico que no siempre expresó sus puntos de vista (que, además, cambiaron a lo largo del tiempo) con la claridad que hubiera sido deseable. Dennett (1995) habla del mito de “Stephen Gould, el refutador del darwinismo ortodoxo”. En cambio, fuera del ámbito profesional las particulares perspectivas de Gould son tomadas con frecuencia como la última palabra en materia de evolución.

las variaciones que posibilitaron algunos cambios evolutivos (el origen de la célula eucariota y tal vez algunos otros) pero, en ningún caso puede explicar la evolución adaptativa. La endosimbiosis podría considerarse un caso particular del proceso denominado transferencia lateral de genes (Dupré, 2011). La idea es que los genes pueden no solo pasar “verticalmente” (de progenitores a descendientes dentro de un linaje) sino también “horizontalmente” (entre linajes). Sabemos que el intercambio horizontal de material genético es frecuente entre las bacterias a través de los procesos de conjugación, transformación y transducción y también podría ser relevante entre organismos pluricelulares (Sadava et al., 2009). En cualquier caso, nuevamente, estos procesos amplifican el universo de variantes sobre las cuales la selección puede operar pero no son en sí mismos capaces de generar adaptación.

Neutralismo

El neutralismo, asociado al nombre de Motoo Kimura, es un modelo sobre la evolución molecular. La principal afirmación es que la mayoría de las sustituciones de nucleótidos en el ADN no implican ventajas ni desventajas adaptativas (son “neutrales”) y, por lo tanto, son “invisibles” a la selección natural y sus frecuencias cambian al azar, por deriva génica (Elena, 2010; Fontdevila y Moya, 2003; Futuyma, 2009). Nótese que este modelo versa sobre la evolución molecular y no sobre la evolución de fenotipos. Este modelo solo señala el hecho de que los cambios en las secuencias de nucleótidos del ADN pocas veces se traducen en diferencias fenotípicas

susceptibles de ser seleccionadas; no explica la adaptación (ni la niega) y, por lo tanto, no puede considerarse alternativo al Modelo de Evolución por Selección Natural.

Biología evolucionaria del desarrollo o “Evo-Devo”

Con el nombre de “Evo-Devo” se hace referencia a un amplio conjunto de líneas de investigación centradas en las relaciones entre el proceso de desarrollo y la evolución (Willmore, 2010). El origen del ímpetu actual de esta línea puede asociarse al descubrimiento, en las décadas de 1970/80 de los genes HOX que regulan el desarrollo (Futuyma, 2009). Estas investigaciones parten de preguntas que han sido poco atendidas en el marco de la Síntesis. Por ejemplo, se preguntan por qué la ocupación del “morfo-espacio” (todo el universo de fenotipos teóricamente posibles) es desigual, esto es, por qué no evolucionan ciertos fenotipos. Se pregunta también de qué modos los patrones de desarrollo constriñen y sesgan la evolución. Como se puede ver, la adaptación no está entre las preocupaciones de estos investigadores, por lo que difícilmente puede interpretarse la Evo-Devo como una teoría alternativa a la Síntesis basada en el Modelo de Evolución por Selección Natural y es más adecuado verla como un importante complemento.

Herencia epigenética

El término “epigenética” tiene diversos significados (Haig, 2006) pero en el contexto de esta discusión se refiere a lo que Jablonka y Raz (2009) denominan

“herencia epigenética”; proceso que “ocurre cuando variaciones fenotípicas que no están basadas en variaciones del ADN son transmitidas a subsecuentes generaciones de células u organismos”. Estas investigaciones requieren un tratamiento más detallado porque se asocian con frecuencia a ciertas reivindicaciones del lamarckismo (Jablonka y Lamb, 2005). Esta asociación con el lamarckismo es cuestionable (Haig, op cit.) y es fuente de numerosas confusiones.

El ejemplo paradigmático de herencia epigenética es la metilación del ADN. La adición de grupos metilo al ADN influye la expresión de los genes (usualmente inhibiendo la transcripción) y el patrón de metilación puede modificarse en respuesta a factores ambientales por lo que, en este sentido, puede ser “adquirido” (Dupré, 2011; Weaver et al., 2004). Por otro lado, se ha descubierto que los patrones de metilación que una célula posee pueden ser heredados por las células hijas (Brooker, 2012). Este proceso supone, entonces, una forma de herencia de los caracteres adquiridos a nivel celular y es parte fundamental del desarrollo, ya que permite que células diferenciadas produzcan mediante mitosis nuevas células que exhiben inicialmente cierto grado de especialización.

Pero ¿qué sucede en organismos pluricelulares con reproducción sexual? Si las células precursoras de las gametas adquirieran cierto patrón de metilación y este se conservara durante la meiosis y la embriogénesis temprana, entonces estaríamos frente a cierta forma de “herencia de los caracteres adquiridos” transgeneracional a nivel del organis-

mo individual. Imaginemos, por ejemplo, un ratón que adquiere cierto rasgo fenotípico como consecuencia de una alteración de los patrones de metilación de algunas de sus células debida a algún estímulo ambiental. Si este patrón de metilación es adquirido por las gametas y se conserva durante la meiosis, las crías del ratón presentarían el rasgo fenotípico adquirido por su progenitor (hay muchas y complejas variantes de este proceso; Jablonka y Raz, 2009).

Consideramos importarte reflexionar sobre dos cuestiones en relación con estos procesos: ¿suponen una alternativa a la selección natural? Y ¿suponen una reivindicación del lamarckismo? En relación con la primera cuestión, hay varios motivos por los cuales cabe suponer que estos mecanismos de herencia epigenética son menos relevantes para la evolución que el sistema de herencia basado en la secuencia del ADN (Haig, 2006). En primer lugar, y aún en caso de que haya transmisión transgeneracional, estos cambios epigenéticos parecen ser inestables y reversibles. La evolución de estructuras complejas (como los ojos de los vertebrados) requiere la acumulación de muchas pequeñas modificaciones (Dawkins, 1989). Si cada uno de estos pequeños cambios es inestable y potencialmente reversible se hace muy poco probable que se acumulen muchas mejoras adaptativas. En segundo lugar, aún en el caso de que estos cambios epigenéticos fueran relativamente estables, el único modo en que podrían llevar a la evolución de estructuras complejas es mediante la selección de los propios cambios epige-

néticos: solo aquellos patrones de metilación que afectaran la expresión génica de modos que incrementan el éxito reproductivo prosperarían en las poblaciones. La definición de selección natural es indiferente al sustrato físico de la herencia (da lo mismo si se trata de cambios en la secuencia de nucleótidos –mutaciones- o si se trata de cambios en los patrones de metilación –“epimutaciones”-), lo único que la definición requiere es que haya variación heredable y reproducción diferencial asociada (Haig, 2006). Por lo tanto, el reconocimiento de la herencia de estados epigenéticos podría matizar el énfasis en la secuencia de ADN como sustrato de la selección pero no podría reducir la importancia de la selección misma como mecanismo evolutivo de adaptación. En tercer lugar no hay claras evidencias de que los cambios epigenéticos inducidos por el ambiente se den en una dirección preferentemente adaptativa. En cuarto lugar, aunque los cambios en los mecanismos regulatorios (metilación y otros) ayudaran eventualmente al ajuste adaptativo fino de los organismos, queda sin responder la pregunta sobre cómo llegaron a existir sistemas adaptativos tan complejos. Es decir ¿cómo llegaron a existir mecanismos tan sofisticados como para modificar los patrones de metilación frente a un cambio ambiental de modo tal que la expresión

génica posterior mejore la *performance* del organismo frente a dicho cambio ambiental? Solo la selección natural operando sobre secuencias variables de ADN podría explicar el origen de estos sistemas de regulación complejos⁵.

En cualquier caso, la capacidad de una célula para alterar su secuencia de ADN (mutación) o su patrón de metilación (“epimutación”) en sentido adaptativo (¿no hay evidencias incontrovertibles de que suceda esto!) sería en sí misma una adaptación que requeriría de un complejísimo aparato biológico ¿Cómo podría un organismo haber adquirido semejante mecanismo durante su evolución? La respuesta es que el único mecanismo conocido capaz de dar origen a un sistema de semejante sofisticación funcional es la selección natural. De este modo, la *eventual* existencia de mecanismos que generen variaciones heredables adaptativas (no azarosas) sí podría contribuir a la explicación de ciertos casos de adaptación, pero la misma existencia de dichos mecanismos solo podría explicarse recurriendo al Modelo de Evolución por Selección Natural. Finalmente, no se sabe aún qué tan frecuentes son estos mecanismos de herencia epigenética (por ejemplo, parecen ser más frecuentes en plantas que en animales).

En relación con la segunda cuestión cabe cuestionar el supuesto carácter

⁵ Hay, por lo tanto una “preeminencia explicativa de las propiedades de la secuencia”; son las secuencias de ADN las que pueden sustentar un proceso evolutivo capaz de originar la complejidad adaptativa. En cambio, la variación de los estados regulatorios (sitios metilados o no metilados) no tiene un poder semejante (Godfrey-Smith, 2007) y podría, en todo caso, explicar en ciertos casos un “ajuste fino” de la expresión génica.

lamarckiano de estos procesos. En primer lugar, como ya se mencionó, no hay evidencias fuertes de que estos cambios sean adaptativos. En segundo lugar, no parece que se trate de mecanismos que afecten a todos los rasgos fenotípicos, de modo que no hay motivos para suponer que los organismos (especialmente los pluricelulares) pueden habitualmente modificar su fenotipo adaptativamente en respuesta al ambiente y luego heredar dichas modificaciones. Aún si en algunos casos sucediera algo semejante debemos recordar que la existencia de dichos mecanismos solo se podría explicar por selección, por lo que estos mecanismos no podrían considerarse en general verdaderas alternativas a la selección.

4. Y entonces... ¿qué debemos enseñar?

De lo dicho en la sección anterior se concluye que el Modelo de Evolución por Selección Natural sigue ocupando un lugar central en la biología evolutiva, principalmente por ser la única explicación de la adaptación, y, desde esta perspectiva, su enseñanza constituye una prioridad. No es posible comprender el origen de la diversidad biológica y de la adaptación sin el Modelo de Evolución por Selección Natural. Pero todos estos argumentos se inscriben exclusivamente dentro de la biología. Desde el punto de vista didáctico sabemos que la lógica disciplinar no debería ser la única referencia para la selección de contenidos (Sanmartí, 2002) y que esta selección está directamente relacionada con la finalidad atribuida a la

enseñanza de las ciencias (Meinardi, 2010). También deberíamos considerar la relevancia de los contenidos en relación con otros aspectos de interés en la sociedad, en relación con las diversas *prácticas sociales de referencia* (Astolfi, 2001). Desde esta perspectiva la centralidad del Modelo de Evolución por Selección Natural se ve fuertemente reforzada. En efecto, sabemos que la “teoría de la evolución” ha tenido un impacto en la cultura occidental que va mucho más allá de la biología, pero ha sido especialmente el Modelo de Evolución por Selección Natural el que se ha transpuesto a otras áreas disciplinares para dar origen a versiones darwinianas de modelos propios de estas áreas (Dennett, 1995; Ruse, 1994; Stamos, 2009). La medicina, la epistemología, la ética y la psicología, entre otras, se han visto revolucionadas por nuevas perspectivas seleccionistas. Incluso aquellos casos en que estas transposiciones se consideren ilegítimas (como puede ser el caso de las diversas formas del darwinismo social), el hecho de que estén basadas en el Modelo de Evolución por Selección Natural supone que el ciudadano educado no podrá comprender su naturaleza si no ha aprendido los principios del darwinismo; ¿cómo se puede comprender la naturaleza falaz del darwinismo social si no se comprende el darwinismo?!

Por todo lo expuesto, sostenemos que la enseñanza de la biología evolutiva en la educación secundaria obligatoria debe tener como prioridad la enseñanza del Modelo de Evolución por Selección Natural. En particular, la selección de ejemplos, casos, problemas y activida-

des debería facilitar a los estudiantes comprender cómo el Modelo de Evolución por Selección Natural explica (juntos con otros modelos) el origen de nuevas especies y de los rasgos adaptativos. También consideramos importante la enseñanza de “la historia de la vida” y, especialmente, el capítulo correspondiente al origen del ser humano. La introducción de otros contenidos (tales como los “nuevos” modelos reseñados en la sección anterior) es deseable para ampliar el rango de fenómenos comprensibles y complejizar las explicaciones pero debería quedar supeditada a la disponibilidad de tiempo y recursos. Es bien sabido que la introducción de una cantidad excesiva de contenidos es un modo seguro de lograr que nada se aprenda.

Finalmente, insistimos con una aclaración: tal como muchos autores afirman (Gould, 2004; Ridley, 2004 entre otros) es evidente que el Modelo de Evolución por Selección Natural no es el único modelo de la biología evolutiva y es igualmente evidente que el Modelo de Evolución por Selección Natural no puede dar cuenta de todos los aspectos de la evolución biológica (no puede, por ejemplo, explicar por qué se producen las extinciones masivas). Pero es claro también que en la escuela secundaria no podemos enseñar todos los modelos de la biología evolutiva, esto no es posible ni deseable; no estamos formando biólogos evolucionistas. Como siempre, tenemos que decidir qué modelos priorizar y es en este sentido en el que sostenemos que el Modelo de Evolución por Selección Natural ocupa un lugar central que reclama la prioridad de su enseñanza.

5. *Algunas conclusiones*

Muchas veces se favorece la interpretación según la cual hay muchos modelos “alternativos” como un modo de presentar una perspectiva “plural”. Frecuentemente, se trata de valorar la pluralidad *per se*. Sin embargo, esta postura es epistemológicamente cuestionable. Si hay un único modelo avalado por la comunidad de expertos capaz de dar cuenta de un fenómeno, como es el caso del Modelo de Evolución por Selección Natural y la adaptación, eso es lo que debemos enseñar. En palabras de Mark Ridley (2004), autor del que tal vez sea el más utilizado libro de texto universitario sobre biología evolutiva: “El pluralismo es apropiado en el estudio de la evolución, no de la adaptación”. Si ofrecemos una perspectiva “plural” estaremos, en este caso, tergiversando el “estado del arte” en la disciplina de referencia. Desde ya, la adaptación no es el único fenómeno evolutivo de interés pero es, desde nuestra perspectiva, fundamental.

Como suele suceder, muchos de los autores que han propuesto los modelos reseñados en la sección anterior han tendido a exagerar el impacto que sus teorías tendrían en la biología. Un caso paradigmático es el Stephen Gould quien a comienzos de la década de 1980 anunció la muerte de la Síntesis para luego afirmar, en su última gran obra (Gould, 2004), que sus aportes se integraban armónicamente en una versión “extendida” de la Síntesis. Dentro de la comunidad de expertos, estas interpretaciones revolucionarias nunca ganaron mucho terreno pero, como ya dijimos, el

panorama fue diferente en los ámbitos de la divulgación y la educación.

Sería interesante indagar las causas (psicológicas y sociológicas) de este deseo perenne de que, contra todas las evidencias, el darwinismo se vea refutado. El materialismo de la perspectiva evolucionista sobre el origen del hombre ha resultado inquietante para muchas personas, sin embargo, este es un rasgo del evolucionismo en general y no del Modelo de Evolución por Selección Natural en particular y, por otro lado, ninguna de las nuevas perspectivas servirá de consuelo en este sentido. La causa debe residir, entonces, en algún rasgo propio del Modelo de Evolución por Selección Natural. Tal vez, lo que inquiete sea cierta versión “popular” del darwinismo y de la genética que le sirve de base. De acuerdo con esta versión, el darwinismo supone que el motor de la evolución es la competencia despiadada y que el resultado inexorable son individuos egoístas siempre listos para acabar con los demás si eso resulta redituable. Del mismo modo, aparece el temor al “determinismo genético” asociado. Sin embargo, esta es una grosera simplificación del Modelo de Evolución por Selección Natural. El darwinismo no supone ninguna de estas cosas y hay lugar en él para el mutualismo y la cooperación (de hecho, es el único modelo que explica la evolución de las conductas de cooperación

intraespecífica), así como para la interacción genes / ambiente que, desarrollo mediante, configura los fenotipos⁶.

En síntesis, puede sostenerse que los nuevos desarrollos de la biología evolutiva constituyen sin dudas una interesante ampliación de la agenda de investigación de la Síntesis. Se plantean factores que influyen en el proceso evolutivo que la Síntesis relegó a un segundo plano o, incluso, ignoró (Folguera y González Galli, 2012). Las relaciones de simbiosis mutualista y la transferencia lateral de genes, los ritmos cambiantes del proceso evolutivo, la influencia de los patrones de desarrollo y los procesos de herencia no basados en ADN emergen como temas de gran interés que vienen a enriquecer la perspectiva científica sobre la evolución biológica. Pero, y este es el punto central de este ensayo, ninguna de estas perspectivas supone una verdadera alternativa al Modelo de Evolución por Selección Natural y ninguna contradice este modelo. Es claro, desde nuestra perspectiva, que la biología evolutiva post-síntesis seguirá siendo esencialmente darwiniana y que, como docentes, la enseñanza del Modelo de Evolución por Selección Natural sigue siendo el principal objetivo didáctico en relación con la enseñanza de la biología evolutiva. La inclusión de algunos de los demás modelos reseñados requerirá de un proceso de transposición didáctica adecuado que, como

⁶ Para un estudio profundo del proceso de selección natural recomendamos el libro “El gen egoísta” (Dawkins, 1994) y “El relojero ciego” (Dawkins, 1989). Para un análisis de cómo las acusaciones de “determinismo” y “reduccionismo” suelen estar desencaminadas recomendamos “La tabla rasa” (Pinker, 2003).

suele suceder con muchos modelos de la ciencia actual (Sanmartí, 2002), aún no ha tenido lugar y de una rigurosa reflexión didáctica sobre los propósitos que justifiquen dicha inclusión.

6. Bibliografía

- ADÚRIZ-BRAVO, A. (2012). A semantic view of scientific models for science education. *Science & Education*, 22, 1593-1611. DOI: 10.1007/s11191-011-9431-7
- ARIZA, Y. y ADÚRIZ BRAVO, A. (2012). La 'Nueva Filosofía de la Ciencia' y la 'concepción semántica de las teorías científicas' en la Didáctica de las Ciencias Naturales. *Revista de Educación en Ciencias Experimentales y Matemática*, 2, 81-92.
- ASTOLFI, J. (2001). *Conceptos clave en la didáctica de las disciplinas*. Sevilla: Díada.
- BROOKER, R. (2012). *Genetics. Analysis and principles*. New York: MacGraw-Hill.
- DAWKINS, R. (2000). *Destejiendo al arco iris. Ciencia, ilusión y el deseo de asombro*. Barcelona: Tusquets.
- DAWKINS, R. (1994). *El gen egoísta. Las bases biológicas de nuestra conducta*. Barcelona: Salvat.
- DAWKINS, R. (1989). *El relojero Ciego*. Barcelona: Labor.
- DENNETT, D. (1995). *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of Life*. Nueva York: Simon and Schuster.
- DÍEZ, J. y C. MOULINES (1999). *Fundamentos de Filosofía de la Ciencia*. Barcelona: Ariel.
- DUPRÉ, J. (2011). Darwinismo posgenómico. En Barahona, A., Suárez, E. y H. Rheinberger (Eds.), *Darwin. El arte de hacer ciencia*, p. 163-185. México, DF.: Universidad Nacional Autónoma de México - Facultad de Ciencias.
- DUPRÉ, J. (2009). Más allá del darwinismo. *Ciencia Hoy*, 19, 113, 8-9.
- ELDREDGE, N. y S. GOULD (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Schopf, T. (Ed.), *Models in paleobiology*. (pp. 82-115). San Francisco: Freeman, Cooper & Co.
- ELENA, S. 2010. Una aproximación experimental a la evolución viral: desentrañando los papeles de la mutación, la selección y el azar. En Viguera, E., Grande, A. y Lozano, J. (Coords.). *Encuentros con la Ciencia II. Del macrocosmos al microcosmos*. Málaga: Universidad de Málaga. En: <http://riuma.uma.es/xmlui/bitstream/handle/10630/4255/Encuentros%20con%20la%20Ciencia.pdf?sequence=6>
- FOLGUERA, G. y L. GONZÁLEZ GALLI (2012). La extensión de la síntesis evolutiva y los alcances sobre la enseñanza de la teoría de la evolución. *Bio-grafía- Escritos sobre la biología y su enseñanza*, 5, 9, 4-18.
- FONTDEVILA, A. y MOYA, A. 2003. *Evolución: origen, adaptación y*

- divergencia de las especies*. Madrid: Editorial Síntesis.
- GIERE, R. (1992). *La explicación de la Ciencia*. México: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- GODFREY-SMITH, P. (2007). Is it a Revolution? (Symposium paper on Jablonka and Lamb's Evolution in Four Dimensions), *Biology and Philosophy* 22, 429-437.
- GONZÁLEZ GALLI, L. (2012). Obstáculos para el aprendizaje de la teoría de la evolución: aportes de la investigación en didáctica. En Massarini, A., Hasson, E. y col. (Eds.), *Darwin en el Sur, ayer y hoy. Contribuciones de la I° Reunión de Biología Evolutiva del Cono Sur. 2010*, p. 198-206. Buenos Aires: Editorial Centro Cultural Ricardo Rojas, Universidad de Buenos Aires.
- GONZÁLEZ GALLI, L. (2010). La teoría de la evolución. En Meinardi, E. (Coord.). *Educación en Ciencias*. Buenos Aires: Paidós.
- GONZÁLEZ GALLI, L. y E. MEINARDI (2011) The Role of Teleological Thinking in Learning the Darwinian Model of Evolution. *Evolution: Education and Outreach*, 4, 1, 145-152. DOI: 10.1007/s12052-010-0272-7
- GOULD, S. (2004). *La Estructura de la Teoría Evolutiva*. Barcelona: Tusquets.
- GOULD, S. y R. Lewontin. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205, 1161, 581-598. DOI: 10.1098/rspb.1979.0086
- HAIG, D. (2007). Weismann Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation. *Biology and Philosophy*, 22, 3, 415-428. DOI: 10.1007/s10539-006-9033-y
- HASSON, E. (2006). *Evolución y selección natural*. Buenos Aires: Eudeba.
- IZQUIERDO AYMERICH, M. (2005). Hacia una teoría de los contenidos escolares. *Enseñanza de las ciencias: revista de investigación y experiencias didácticas*, 23 (1), p. 111-122.
- JABLONKA, E. y M. LAMB. (2007). The expanded evolutionary synthesis—a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology and Philosophy*, 22, 3, 453-472. DOI: 10.1007/s10539-007-9064-z
- JABLONKA, E. y M. LAMB. (2005). *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press.
- JABLONKA, E. y G. RAZ. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 84, 2, 131-176. DOI: 10.1086/598822
- LATORRE CASTILLO, A. 2010. Simbiosis: aprendiendo a vivir juntos. En Viguera, E., Grande, A. y Lozano, J. (Coords.). *Encuentros con la Ciencia II. Del macrocosmos al*

- microcosmos*. Málaga: Universidad de Málaga. En: <http://riuma.uma.es/xmlui/bitstream/handle/10630/4255/Encuentros%20con%20la%20Ciencia.pdf?sequence=6>
- MARGULIS, L. y D. SAGAN (2002). *Captando genomas. Una teoría sobre el origen de las especies*. Barcelona: Kairós.
- MARGULIS, L. y D. SAGAN. (1995). *Microcosmos. Cuatro mil millones de años de evolución desde nuestros ancestros microbianos*. Barcelona: Tusquets.
- MAYNARD SMITH, J. (1995). Genes, memes and minds. *The New York Review of Books*. En: <http://www.nybooks.com/articles/archives/1995/nov/30/genes-memes-minds/?pagination=false>
- MAYR, E. (1992). *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica.
- MAYR, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- MEINARDI, E. (2010). *Educación en ciencias*. Buenos Aires: Paidós.
- PIGLIUCCI, M. y G. MÜLLER (Eds.). (2010). *Evolution. The extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press.
- PINKER, S. (2003). *La tabla rasa, La negación moderna de la naturaleza humana*. Barcelona: Paidós.
- PINKER, S. (2000). *Cómo funciona la mente*. Barcelona: Destino.
- RIDLEY, M. (2004). *Evolution*. Malden: Blackwell.
- RUSE, M. (1994). *Tomándose a Darwin en serio*. Barcelona: Salvat.
- RUSE, M. (1990). *Filosofía de la Biología*. Madrid: Alianza.
- SADAVA, D., HELLER, H., ORIANI, G., PURVES, W. y D. HILLIS. (2009). *Vida. La ciencia de la biología*. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- SAMPEDRO, J. (2002). *Deconstruyendo a Darwin. Los enigmas de la evolución a la luz de la nueva genética*. Barcelona: Crítica.
- SANMARTÍ, N. 2002. *Didáctica de las ciencias en la educación secundaria obligatoria*. Madrid: Síntesis.
- SMITH, M. (2010a). Current Status of Research in teaching and Learning Evolution: I. Philosophical/Epistemological Issues. *Science and Education*, 19, (4-8), 523-538. DOI: 10.1007/s11191-009-9215-5
- SMITH, M. (2010b). Current Status of Research in teaching and Learning Evolution: II. Pedagogical Issues. *Science and Education*, 19, (4-8), 523-538. DOI: 10.1007/s11191-009-9216-4
- STAMOS, D. (2009). *Evolución. Los grandes temas: sexo, raza, feminismo, religión y otras cuestiones*. Barcelona: Biblioteca Buridán.
- STERELNY, K. y P. GRIFFITHS. (1999). *Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: The University Chicago Press.

THOMPSON, P. (1989). *The Structure of Biological Theories*. Albany: State University of New York Press.

WEAVER, I., CERVONI, N., CHAMPAGNE, F., D'ALESSIO, A., SHARMA, S., SECKL, J., DYMOV, S., SZYF, S. y MEANEY, F. (2004). Epigenetic

programming by maternal behavior. *Nature Neuroscience*, 7, (8), 847-854. DOI: 10.1038/nn1276

WILLMORE, K. (2010). Desarrollo embrionario y evolución. *Investigación y Ciencia*, 408, 50-57.