

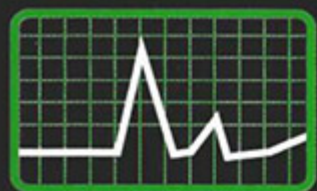
Innovación y Ciencia

VOLUMEN IV, N° 1, 1995

ESPECIAL

EVOLUCION

La historia de la vida



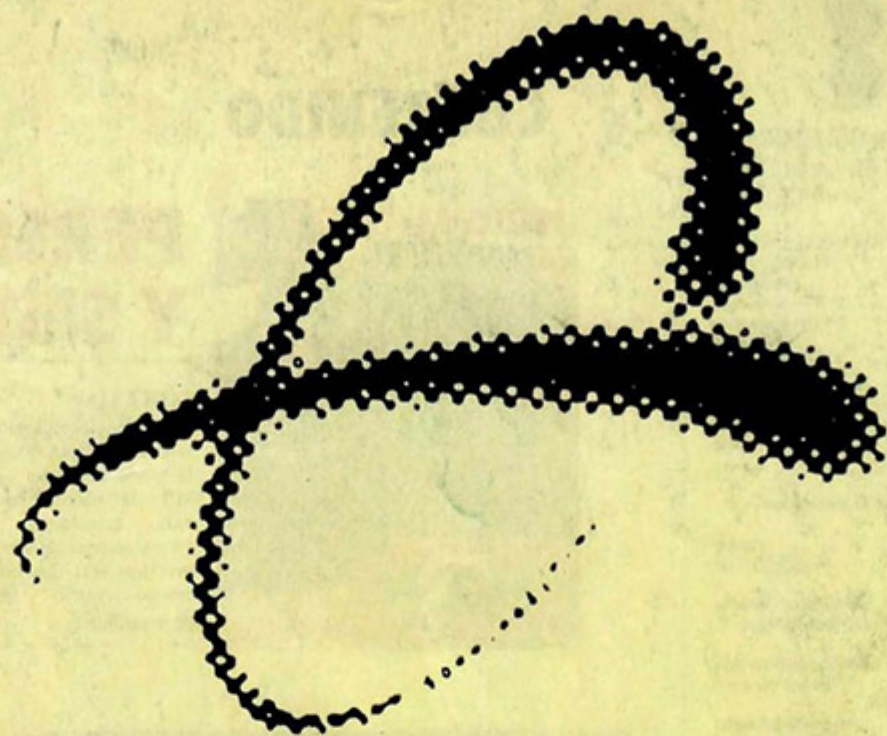
EXPO
TECNOLOGIA

95



EXPO
CIENCIA

Bogotá, Septiembre 28 a Octubre 8 de 1995



COLCIENCIAS

Esta publicación
ha sido realizada
con la colaboración
financiera de COLCIENCIAS,
entidad cuyo objetivo
es impulsar el desarrollo
científico y tecnológico
de Colombia.



ASOCIACION COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
- A.C.A.C. -

JUNTA DIRECTIVA NACIONAL 1993-1995

PRINCIPALES
Eduardo Posada **Presidente**
Fabio Chaparro **1º Vicepresidente**
Margarita Botero **2º Vicepresidente**
Jaime Ahumada **Secretario**
Carlos Corredor **Tesorero**
Alberto Ospina **Vocal**
Paulo Orozco **Vocal**
Guillermo Hoyos **Vocal**
Raquel Frías **Vocal**
Asociación de Entidades del Sector
Electrónico - ASESEL
Centro de Investigaciones Oceanográficas
e Hidrográficas - CIOH

Veedor

Marcelo Riveros

Directora Ejecutiva

Nohora Elizabeth Hoyos T.

Asistente de Dirección

Rosario Martínez

Asesoría Editorial

Mauricio Pérez Gil

Jefe División de Publicaciones

Raquel Rodríguez G.

Revisoría Fiscal

Teresa Bonilla

Administradora

María Paulina Rubio

Comité Editorial

Eduardo Posada F., Nohora Elizabeth Hoyos T.,
Alberto Ospina T., Raquel Rodríguez G.,
Martha Patricia García

Consejo Editorial Internacional

Isabel Llano, Rodolfo Llinás, José Fernando
Escobar, Leon Lederman, Abdus Salam,

Consejo Editorial Nacional

Antonio Ordóñez-Plaja, Carlos Corredor, Efraim Otero,
Guillermo Hoyos, Jorge Eliécer Ruiz, Jorge Rodríguez
Arbeláez, Luis Eduardo Mora-Osejo, Manuel Elkin
Patarroyo, Rodrigo Escobar Navia, Rodrigo Gutiérrez

Diseño Gráfico y Producción Editorial

Vesalius - Arte y Ciencia

Publicidad

Clara López

Fotografía

Photo Images Ltda, Gamma Sur,
The Image Bank, SuperStock.

Corrección de Estilo

Jorge Iván Cadavid

Digitación de textos

Yenny Yuliett Arias

Pre-prensa Electrónica

Elograf Ltda.

Impresión

© printer colombiana s. a.

DERECHOS RESERVADOS.

Prohibida su reproducción parcial o total sin autorización
expresa del Consejo Editorial. La publicación no es
responsable legal del contenido de la publicidad de la
revista. Resolución Ministerio de Gobierno Nº 5447
del 9 de Octubre de 1992. ISSN 0121-5140. Tarifa Postal
Reducida. A.C.A.C. Cra. 50 Nº 27-70.
Edificio Camilo Torres. A.A. 92581. Fax: 2216950.
Tels: 2213313 - 2217348 - 2216769.
E-MAIL: acac1@colciencias.gov.co
Santafé de Bogotá - Colombia.
Precio de venta al público \$ 3.500.

CONTENIDO



PERSPECTIVAS E Y SISTEMÁTICA

PORTADA

Desde la formulación inicial de la selección natural por parte de Darwin, la teoría evolutiva cambió profundamente la visión del hombre acerca de la vida, y actualmente, gracias a nuevas formulaciones y novedosas técnicas de investigación, constituye un vigoroso campo científico y de transformación de la realidad.

PRESENTACION

7

INTRODUCCION

Perspectivas en la teoría de la evolución

9

PROCESOS Y CONCEPTOS EN EVOLUCION

La evolución como proceso creador

14

La adaptación biológica.
Algunas tesis de comprensión

20

Selección y neutralidad ¿antagónicas?

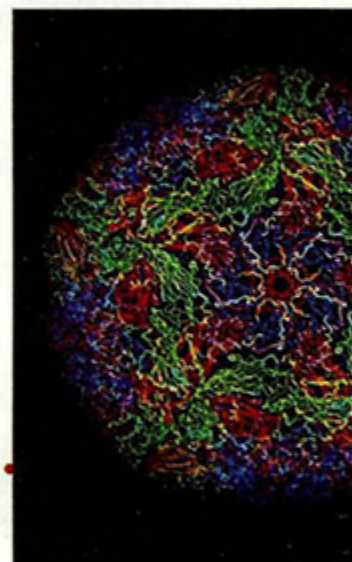
26

Especie: ¿es o son?

32

Los virus de ARN como modelos
para el estudio de la evolución experimental

38



FILOGENIA Y SISTEMATICA

Filogenia genómica en mosaico en bacterias fijadoras de nitrógeno **46**

Filogenia, forma y función.
Un ejemplo en la familia de las compuestas **52**

Morfología, moléculas y la historia de la vida.
de ortodoxias y herejías **58**

Fósiles, sistemática y evolución **64**

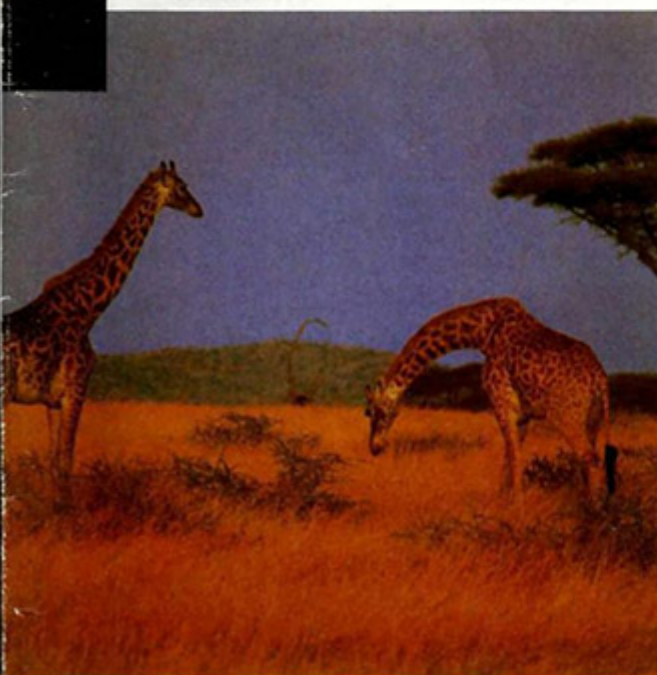
Ritmo y modalidades de la evolución.
El caso de los pequeños comedores de hierba **70**



LA DISTRIBUCION DE LOS SERES VIVOS

La distribución de la biota.
400 años de historia de la biogeografía histórica **82**

El cladismo y la transformación de las
estrategias biogeográficas históricas **88**





ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA • 25 Años

Promoviendo la investigación científica y tecnológica

Integrando a las comunidades científica, tecnológica y académica

Apoyando la formulación y el desarrollo de una política nacional de ciencia y tecnología

Orientando y fomentando las actividades científicas juveniles

Trabajamos por el Desarrollo de Colombia



ASOCIACION COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
A.C.A.C.

Presentación

Desde su creación, INNOVACION Y CIENCIA ha tenido la política de publicar anualmente un número especial, dedicado a un tema de actualidad, que incluya artículos de revisión, escritos por los mejores especialistas de lengua española en el campo seleccionado. El propósito de esa publicación es el de brindar a los científicos la oportunidad de comunicar a un público amplio el resultado de sus trabajos y proporcionar al lector una visión global del estado de la ciencia y la tecnología en un área determinada; por ese motivo los artículos son un poco más complejos, sin que por ello dejen de ser accesibles a un público bien informado.

Al igual que la física contemporánea, que ha aportado una clara comprensión del origen y la evolución del universo, diseñando un cuadro coherente de su estructura fundamental, los recientes avances de la biología y, en particular, los descubrimientos de la genética moderna, han traído elementos muy valiosos para la comprensión del origen y la evolución de la vida, al establecer sus bases moleculares y los procesos fundamentales que la gobiernan. Este tema tiene la mayor importancia para el hombre, para quien la búsqueda de sus orígenes ha constituido siempre una de sus preocupaciones fundamentales.

Es para nosotros motivo de gran satisfacción presentar a nuestros lectores este número especial sobre evolución, el primero en su género en el mundo de habla hispana, que se constituirá sin duda en obra de referencia para los investigadores de Iberoamérica y que dará al público en general una visión actualizada de este campo.

En nombre de INNOVACION Y CIENCIA, queremos expresar nuestro más sincero agradecimiento a los editores de esta obra, Francisco Ayala, Andrés Moya y Fernando Fernández, cuya extraordinaria labor de recopilación y revisión de los artículos que aquí aparecen constituye una garantía de su calidad científica y asegura de antemano su éxito.

Esperamos que este esfuerzo de divulgación, que se enmarca dentro del gran Programa Nacional de Apropiación Social de la Ciencia y la Tecnología, propuesto por la Misión de Ciencia, Educación y Desarrollo, cumpla su objetivo de establecer canales permanentes de comunicación entre la comunidad científica y el público y de hacer que este último conozca, admire y utilice el apasionante mundo de la ciencia.

NOHORA ELIZABETH HOYOS T.
EDUARDO POSADA F.

Innovación y Ciencia

**Un paso adelante
en Ciencia y Tecnología**

**Adquiérala ya
en puestos de revistas
y suscríbese**



**Todo lo
que usted
debe saber
para estar al día**

Introducción

Perspectivas en la teoría de la evolución

Como corresponde a toda gran teoría científica, la teoría de la evolución tiene múltiples dimensiones. No es sólo científica. Como se sabe, ha tenido profundas influencias en la sociedad occidental, especialmente al transformar la visión antropocéntrica de la naturaleza como dispensadora de bienes permanentes e inagotables, bienes de pertenencia humana, por designio divino o humano (que viene a ser lo mismo). La dimensión social también ha llevado al *darwinismo social*, con una tradición sociológica y filosófica que viene del siglo pasado y ha tenido implicaciones éticas de signo peligroso en el siglo actual.

De las dimensiones filosófica y sociológica no hablaremos. Ni siquiera de cómo la propia teoría ha servido para gestar una nueva concepción de la biología como ciencia autónoma, o al menos permitir reclamar una forma de comprender las teorías científicas de tal manera que pudiera entenderse como científica la teoría evolutiva, abandonando así concepciones excesivamente rigurosas que consideraban como arquetipos las teorías físicas. Hablaremos, por tanto, de la dimensión científica de la teoría evolutiva. Y lo haremos con dos aproximaciones distintas. Una la llamaremos la de la nueva aplicabilidad orgánica, y la otra la de la nueva aplicabilidad temática y metodológica.

Los modelos biológicos de que se ha servido la teoría evolutiva se están ampliando. Los hay ya clásicos y también hay nuevos modelos. Tomemos, por ejemplo, el caso de la paleontología. El campo de investigación no se agota. La disponibilidad de registro fósil y el recurso a un variado conjunto de hipótesis y subteorías evolutivas, con diverso grado de elaboración y más o menos antagónicas o contradictorias, ponen de manifiesto la viveza del programa de investigación evolutiva en este campo. El caballo y sus antepasados, los roedores, los dinosaurios, los insectos, son

ejemplos bien distintos en la escala filogenética que muestran cómo la teoría obtiene confirmación en la ciencia de la forma fósil.

Cuando pasamos al terreno neontológico, apreciamos por doquier la evolución en acción. Bien por observación de la historia natural, bien por experimentación, apreciamos el juego de la evolución en entidades tan variadas como los virus, las bacterias, los protozoos, los pluricelulares primitivos, y así hasta llegar a organismos de mayor complejidad estructural y funcional. Estos casos de nueva aplicabilidad orgánica representan ejemplos de confirmación de la teoría, que extienden la dimensión del programa darwinista.

Pero hay también una nueva aplicabilidad temática y metodológica. Veamos algunos ejemplos. Ahora se hace evolución molecular, es decir, se obtiene y analiza la información procedente de las secuencias de ácidos nucleicos de los organismos y, por medio de técnicas algorítmicas basadas en supuestos evolutivos de diferente índole, pasamos a la reconstrucción filogenética, por lo menos la de la secuencia utilizada y, también, la de las especies portadoras. El estudio de determinadas moléculas nos lleva, incluso, a hacer hipótesis acerca de los procesos darwinianos que imperaron en la evolución de las primeras moléculas autorreplicativas, e inferimos el contexto selectivo en el que pudieron surgir grandes innovaciones estructurales y funcionales. Las posibilidades que brinda la teoría se han ampliado enormemente. De hecho, sus fundamentos se han utilizado para optimizar productos o procesos, moléculas replicativas de determinado tipo o composición, fármacos, etc. Utilizando sistemas adecuados *in vitro* con capacidad replicativa y mutadora, podemos elaborar una molécula con las características finales deseadas, o un producto con una eficiencia en su función máxima u óptima.

Con respecto a la mejora animal y vegetal clásica, ahora tenemos la evolución molecular dirigida o, por acuñar un término más sintético, mejora molecular. Se puede llegar a utilizar una teoría clásica para la elaboración de un producto comercial de tipo molecular. Pero hay una segunda aplicación de la teoría que no requiere experimentación material, sino sólo informática. Hay tecnología informática, algoritmos que buscan soluciones a problemas a partir de reglas de un proceso evolutivo como son la herencia, mutación y selección. Tales algoritmos encuentran una respuesta adaptativa a un problema. En resumen, tenemos una teoría con fundamentos procedentes del siglo pasado, que se sirve de sofisticadas metodologías provenientes de la biología molecular y la informática para resolver problemas específicos más allá del marco para el que la propia teoría venía utilizándose. Esta ampliación temática y metodológica hace más viva la teoría.

¿Y qué hay de los resquicios y posibles inconsistencias? Si no los hubiera no habría teoría científica, sino programa metafísico de investigación. Hay problemas y los habrá. Sólo es cuestión de visión en interpretar los resquicios como elementos que pueden revitalizar el conjunto o servir de marco para su eliminación o superación. Veamos un ejemplo. La teoría neutral representa un modelo alternativo al cambio evolutivo por selección natural a escala molecular. Los mutantes se fijan en la población o la especie, en ausencia de selección, por puro azar. La selección para la teoría neutral es un componente negativo, que destruye variabilidad molecular, pero no contribuye a la evolución. La cuestión sigue en debate, y la respuesta no es universal en un sentido u otro. Desde la perspectiva seleccionista la evolución neutral representa un modo de evolución alternativo, y un recuerdo de que no es un concepto metafísico capaz de explicar todos y cada uno de los cambios moleculares fijados a lo largo del tiempo.

El debate en torno a las unidades de selección es permanente y, aunque pueda tener una fácil caracterización conceptual y filosófica, resulta siempre de difícil verificación al observar la historia natural o a través de la experimentación. Conceptualmente podemos ver al gen como unidad de selección, al individuo, a la familia, al grupo, a la especie, etc. Pero constituye un terreno de

intensa confrontación teórica, por las implicaciones que la verificación de la presencia de la actuación de la selección en unos u otros niveles, podría tener para la redefinición del programa darwinista. El propio programa darwinista ha servido como punto de referencia para estudios teóricos y computacionales donde se trata de generar la complejidad estructural y funcional en ausencia de selección. Un ejemplo de ello es la evolución de redes booleanas.

Una última aplicación la constituye el nuevo campo de la conservación de la biodiversidad. Tal área no sólo se aborda con los fundamentos del programa darwinista, sino también nos lleva de la mano hacia consideraciones éticas en torno a la conservación de especies o el derecho de los animales. Y por haber tocado cuestiones éticas, podemos hacer referencia a las bases biológicas (genéticas) de la conducta humana, y el papel que la sociobiología, o las sociobiologías, han tenido en el posible fundamento científico de tal supuesto. La teoría es profundamente evolutiva y considera la conducta en un contexto evolutivo, a pesar de la posible dificultad que supone hacer una extrapolación reduccionista al campo de la evolución humana.

Resulta difícil, ante tal despliegue de vigor, pensar en la consistencia de las persistentes y pesadas acusaciones de que la teoría evolutiva por selección natural es una teoría biológica trasnochada. No sólo siguen vigentes los antiguos programas de investigación en teoría evolutiva, sino que se han creado nuevos para dar cuenta de nuevos problemas que la teoría trata de encajar en su seno, siguiendo la dinámica propia de toda teoría científica; por ejemplo, recurriendo a principios auxiliares o modulando los límites de su actuación.

Hemos pretendido organizar este número especial sobre evolución y sistemática, primero, en torno a la propia teoría de la evolución, luego a la sistemática y la filogenia y, por último, a la biogeografía. El profesor Ayala nos ofrece el marco ortodoxo de la evolución como proceso creador, seguido de un acercamiento al importante problema de la adaptación, en biología y epistemología (Amat y Vargas).

Partiendo de una perspectiva diferente —mecánica estadística y teoría de la información—, Cadena ofrece una interesante propuesta sobre los tipos de selección y sus

Introducción

limitaciones y alternativas, para finalmente invocar la complementariedad, más que el antagonismo, entre las tres principales teorías evolutivas actuales: el neodarwinismo, el neutralismo y el equilibrio puntuado. Sigue luego una disquisición en torno al concepto de especie (Fernández, Hoyos y Miranda), donde se pone de manifiesto la dificultad del concepto, aun admitiendo ya un contexto poblacional para el mismo.

Un éxito evolutivo por excelencia es el individuo, la individualidad genética, de tal manera que podemos apreciar su implantación numérica en prácticamente cualquier entidad biológica, desde los virus (Moya y Bracho), bacterias y plásmidos (Piñero), hasta las plantas (Freire y Katinas). En estos tres trabajos hay evolución en acción, con dimensiones o escalas de tiempo diferentes, pero en todos ellos se hace referencia explícita a la selección como elemento central del proceso evolutivo. Los virus son sistemas excelentes de contrastación de la evolución darwiniana por selección natural. La simbiosis de cromosomas bacterianos y plásmidos es un típico ejemplo de cómo la integración de ambas unidades genéticas ha permitido explorar nuevos nichos a las bacterias. Más aún, formas y funciones en plantas específicas ponen de manifiesto la acción de la selección natural y su papel en la evolución del grupo sistemático que se estudia.

La parte sistemática del trabajo de Crisci y Morrone nos lleva al tema de la conciliación entre las sistemáticas morfológicas y moleculares. Estos autores plantean ventajas y desventajas de ambos tipos de reconstrucciones filogenéticas, llegando a lo que necesariamente es una solución de compromiso: una gran teoría como es la evolutiva debe integrar todas sus aproximaciones.

La sistemática ha hecho acto de presencia. Hoyos hace referencia al significado del concepto de fósil y su relevancia para la reconstrucción de la historia evolutiva. Recurre este autor, como otros previos y posteriores, a las escuelas de sistemática evolutiva, su diferencia con respecto a la taxonomía y qué se pretende, desde todas estas corrientes, cuando el dato biológico, una vez probada su significación, es el fósil. Se trata de un trabajo que refleja lo que se hace en paleontología. Agustí, en un excelente trabajo, se sirve de unos pequeños roedores para hacer

una presentación del modo de evolución gradual de los molares, recurriendo precisamente a la hipótesis de la Reina Roja, competencia en acción, como el modo más plausible de explicación de esta historia evolutiva sin equilibrio aparente.

Por último, dos trabajos nos presentan la biogeografía, en una perspectiva tanto histórica (Llorente y Espinosa) como crítica (Morrone y Crisci). Incluso, estos últimos presentan, a modo de ejemplos que podríamos denominar metodológicos, cómo la sistemática evolutiva de Hennig puede tener su explicitación en la reconstrucción biogeográfica de la ancestralidad de especies.

EDITORES

Andrés Moya

Departamento de Genética,
Universidad de Valencia,
Valencia, España

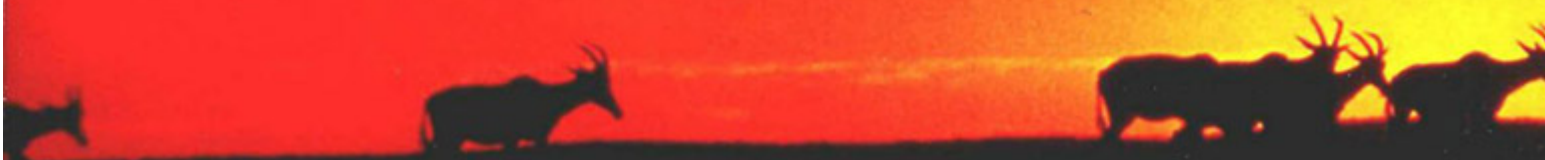
Francisco J. Ayala

Presidente
American Association for
the Advancement of Science
Departamento de Ecología
y Biología Evolutiva,
Universidad de California en Irvine,
California, Estados Unidos

Fernando Fernández C.

Programa Re-Creo,
Universidad Nacional de Colombia,
Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

Procesos y conceptos en evolución



L

a evolución es un proceso complejo y con múltiples escalas de acción en el espacio y en el tiempo.

La evolución biológica se descubre en minúsculas bacterias o virus, y en grandes poblaciones de animales. La evolución genera también conceptos ricos en propuestas. En los artículos de esta sección se presenta una muestra de la complejidad y diversidad de escalas de acción de la evolución, desde la evolución en el laboratorio hasta los problemas en la comprensión de la adaptación o en la definición de especie.



La evolución como

Francisco J. Ayala

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva,
Universidad de California en Irvine, California, Estados Unidos

Evolución y creación

La explicación tradicional del origen de las especies es que fueron creadas por Dios. De la misma forma, el origen de la Tierra, de los planetas y de las estrellas se atribuye a la creación divina. La noción de creación en estos casos puede entenderse en dos sentidos distintos, que pueden llamarse creación general y creación especial. La noción de creación general atribuye a Dios el origen del universo y todo lo que en él existe a partir de la nada. Esta noción de creación a partir de la nada no es una noción científica sino metafísica o religiosa.

De hecho, la creación *ex nihilo* es una noción que, por su propia naturaleza, queda y siempre quedará fuera del ámbito de la ciencia. La razón es la siguiente. La ciencia investiga un proceso o transición comparando el estado anterior con el posterior e identificando los cambios que tienen lugar durante la transición de un estado al otro. Pero la noción de creación a partir de la nada implica precisamente que antes de la creación no existía absolutamente nada y la nada no es algo que la ciencia pueda investigar para compararla entonces con el estado

siguiente, el universo. Otras nociones que están fuera del ámbito de la ciencia son la existencia de Dios y de los espíritus, y cualquier actividad o proceso definido como estrictamente inmaterial. La actividad mental, sin embargo, no entra en esta categoría en tanto que es un producto de la actividad cerebral; los rayos X tampoco entran, aun cuando no los podamos percibir directamente con nuestros sentidos.

La noción de creación especial atribuye a Dios no sólo el origen del universo en general, sino también el origen de entidades particulares en su forma actual, sea la creación de especies como el gato o el hombre, o cuerpos celestes como la Tierra y el sol. La creación especial atribuye también al Creador la configuración y propiedades de estos seres, tales como los ojos del gato o los mares y montañas de la tierra.

La atribución a Dios del origen especial de las realidades del universo es un residuo de culturas precientíficas. El origen de los planetas, así como el origen de las especies, son asuntos que se pueden investigar científicamente, puesto que no se trata de creación a partir de la nada, sino de la transformación de la realidad material del universo.

El proceso de selección natural descubierto por Darwin explica la espléndida diversificación del mundo viviente como resultado de procesos estrictamente naturales.

proceso creador



Darwin y el origen de las especies

La investigación científica del origen de las especies comienza con Darwin. En su libro *El origen de las especies* (1859), Darwin explica la evolución de los organismos, y por tanto el origen de las especies, como resultado de procesos naturales. El proceso de selección natural descubierto por Darwin explica la espléndida diversificación del mundo viviente, desde los humildes gusanos a las espectaculares aves del paraíso, de las levaduras y hongos a las encinas y orquídeas. Según la teoría de Darwin, las especies no están diseñadas con antelación, sino que son un producto incidental, por así decirlo, de la reproducción diferencial de los organismos. Los ambientes, como observa Darwin, cambian continuamente a través del tiempo y son diferentes de un lugar a otro. La selección natural, por consiguiente, favorece diferentes características en diferentes situaciones. La acumulación de diferencias produce eventualmente diferentes especies.

La selección natural es el proceso responsable de las adaptaciones de los organismos, porque fomenta la multiplicación de las variantes genéticas útiles a sus portadores. Los procesos fundamentales responsables de los cambios genéticos que se dan en las especies son la mutación, la deriva genética y la selección natural. La selección natural es el único de estos procesos que está «adaptativamente orientado», dado que la mutación y la deriva genética son procesos al azar con respecto a la adaptación.

El propósito de este trabajo es explorar el papel que juega la selección, como proceso, en la explicación de las adaptaciones de los organismos, como los ojos, las alas y las flores, planteando dos preguntas: 1. ¿está justificado considerar a la selección natural como un proceso "creativo", puesto que responde del origen y configuración adaptativa de los organismos?; 2. ¿por qué hay tantos y tan diversos tipos de organismos?

La selección natural ha sido comparada con un tamiz que retiene las mutaciones



útiles que surgen raras veces, y deja pasar las deletéreas que se producen con más frecuencia. La selección actúa como un tamiz, ciertamente, pero es mucho más que un proceso puramente negativo que se limite a eliminar lo desfavorable. La selección natural es capaz de generar novedad, al incrementar sobremanera la probabilidad de combinaciones genéticas adaptativas, que de otra forma nunca se hubieran producido al ser extremadamente improbables. En este sentido, como vamos a ver, la selección es un proceso creativo.

Una definición de «crear» es «producir el ser: causar la existencia». El papel creador de la selección natural no debe entenderse en el sentido de creación «absoluta» o general, mencionado más arriba y que la teología cristiana predica del acto divino por el que el

universo fue creado de la nada. Pero aunque la selección natural no es la causa de la existencia, no crea los genes a partir de la nada, sí crea combinaciones genéticas adaptativas que de otra manera no podrían haber existido.

La selección natural es creativa en un sentido similar al de un artista. El pintor no crea el lienzo ni las pinturas, pero sí el cuadro. La selección natural no crea los átomos de los que están hechos un ojo, un riñón, una persona, pero es responsable de que lleguen a formarse combinaciones adaptativas de tales átomos, tal como se encuentran en el ojo, en el riñón o en los seres humanos.

La probabilidad de que un cuadro, como *La Gioconda* de Leonardo da Vinci, apareciera por una combinación al azar de pigmentos es tan infinitamente pequeña que nadie la tomaría en serio. De la misma forma, la combinación de genes que llevan la información hereditaria responsable de la formación del ojo de los vertebrados, nunca hubiera surgido por el azar, sino que resulta del proceso organizador de la selección natural. Aun teniendo en cuenta los tres mil quinientos millones de años de vida sobre la tierra, la complicada anatomía del ojo, así como el exacto funcionamiento del riñón, no pueden haber resultado de un proceso aleatorio, sino del proceso organizador y creativo de la selección natural.

La selección creadora

Cómo la selección natural, un proceso puramente material, puede organizar información y generar novedad, se puede ilustrar con el siguiente ejemplo. Algunas cepas de la bacteria del intestino *Escherichia coli* necesitan cierta sustancia para reproducirse, el aminoácido histidina, que se les debe proporcionar en el medio de cultivo. Cuando se añaden unas pocas bacterias a un centímetro cúbico de medio de cultivo, se multiplican rápidamente y se producen unos dos mil millones de bacterias en pocas horas. En las bacterias surgen mutaciones espontáneas que las hacen resistentes a la estreptomina, a tasas del orden de una en 100 millones (1×10^{-8}) de

Procesos y conceptos en evolución

células. En el cultivo del ejemplo, esperaríamos 20 bacterias (2×10^9 bacterias $\times 10^{-8}$ mutaciones = 20) resistentes a la estreptomocina debido a mutaciones espontáneas.

Veamos lo que pasa en el cultivo cuando hay selección natural. Primero, se añaden unas gotas de estreptomocina, que destruye a todas las bacterias, excepto a las 20 portadoras de mutaciones resistentes. Pero estas bacterias supervivientes comenzarán inmediatamente a reproducirse, y en unas horas se producirán, como al principio del cultivo, dos mil millones, excepto que ahora son todas resistentes a la estreptomocina.

Entre bacterias que necesitan histidina como factor de crecimiento, surgen mutaciones espontáneas, que las hacen capaces de reproducirse en ausencia de histidina, con una tasa de cuatro en 100 millones de bacterias (4×10^{-8}), es decir, aproximadamente 80 en el cultivo, las cuales, si se las pasa a un medio de cultivo sin histidina, serán las únicas capaces de multiplicarse. Pero éstas se multiplicarán, produciendo eventualmente dos mil millones de bacterias, que ni serán vulnerables a la estreptomocina ni necesitarán histidina para multiplicarse.

La probabilidad de que ambas mutaciones ocurran en la misma bacteria es de cuatro en diez mil billones ($1 \times 10^{-8} \times 4 \times 10^{-8} = 4 \times 10^{-16}$) de células. Un acontecimiento de tan baja probabilidad es difícil que ocurra aun en un enorme recipiente de cultivo (en vez del tubo con que se hizo el experimento). Debido a la intervención de la selección natural, terminamos no sólo con una sino con todas las bacterias poseyendo las propiedades apropiadas, que les permiten adaptarse al medio en que ahora se encuentran. Lo que es tremendamente improbable se convierte en un resultado común; algo así como con el cuadro, que no puede producirse por azar, pero es el simple resultado de la actividad del pintor.

Los monos mecanógrafos

Una crítica frecuente de quienes desconocen la teoría de la evolución consiste en alegar que los procesos aleatorios no pueden producir entidades organizadas o con sentido. Por ejemplo, dicen, una serie de monos golpeando al azar las teclas de una máquina de escribir nunca escribirían *El origen de las especies*, ni tan siquiera si los dejamos durante millones de años aporreando las máquinas de escribir.

La crítica sería válida si la evolución dependiese sólo de procesos al azar, como son la mutación y la deriva genética. Pero no son éstos los que explican la evolución adaptativa, sino el proceso no aleatorio que es la selección natural, el cual promueve la adaptación, esto es, selecciona mutaciones y combinaciones de ellas que «tienen sentido», que sobreviven y se multiplican en el ambiente en que existen.

La analogía de los monos sería más apropiada si ocurriera que, primero, cada vez que un mono produjera una combinación de dos o varias letras con sentido, tales palabras fueran seleccionadas y se convirtieran en las teclas de una nueva máquina de escribir. Al aporrear al azar estas teclas, cada vez que se produjera una combinación de palabras con sentido, la frase resultante se convirtiera de nuevo en una tecla en una nueva máquina de escribir. Y así sucesivamente. Es evidente

que al final se producirían páginas e incluso capítulos de libros perfectamente inteligibles, aun cuando no necesariamente *El origen de las especies*. Esta observación es importante, puesto que la selección no tiene objetivos concretos, de manera que vaya a producir necesariamente ciertos organismos particulares, sino que produce organismos adaptados a su ambiente sin

La selección natural promueve la adaptación, esto es, selecciona mutaciones y combinaciones de ellas que «tienen sentido», que sobreviven y se multiplican en el ambiente en que existen.

La selección natural es enteramente oportunista. La especie o bien responde a cada desafío ambiental con adaptaciones apropiadas o se extingue.

previa especificación de qué configuración específica vayan a tener. Esta es una observación a la que retornaré un poco más adelante.

En cualquier caso, no necesitamos llevar la analogía de los monos muy lejos, ya que ninguna analogía es completamente satisfactoria; pero la cuestión por aclarar no es que la evolución sea el resultado de puros procesos al azar, sino que existe un proceso de selección, que «escoge» combinaciones adaptativas, simplemente por el hecho de que éstas se reproducen en forma más eficaz. Estas combinaciones adaptativas constituyen, a su vez, nuevos niveles de organización sobre los que siguen operando la mutación (azar) más la selección (dirección), en un proceso que continúa de manera indefinida, pero que es más similar a una espiral que a un círculo, puesto que los eventos posteriores actúan sobre resultados obtenidos anteriormente.

Como ilustramos con el ejemplo bacteriano, la selección natural actúa paso a paso y así produce combinaciones de genes que de otra manera serían altamente improbables. El ojo de los vertebrados no apareció repentinamente con su actual perfección, sino que es el resultado de la apropiada integración de muchos genes que fueron acumulándose a través del tiempo, pasando de un ojo primitivo a uno cada vez más complejo y eficaz. Los antepasados de los vertebrados de hace más de 500 millones de años, tenían ya órganos sensibles a la luz. La percepción de la luz y la visión fueron importantes para la supervivencia y el éxito reproductivo de estos organismos. En consecuencia, la selección natural favoreció genes que se acumularon gradualmente y condujeron por fin al muy complejo y eficaz ojo de los vertebrados.

La selección natural puede explicar la evolución de órganos y de organismos que nunca hubieran existido bajo la sola acción aleatoria de la mutación. En este sentido, aun cuando no crea el material bruto (los átomos y moléculas) sobre el que actúa, la selección natural es un proceso creativo.

¿Por qué existen tantas especies?

Un artista constituye una mala analogía de la selección natural en un aspecto importante. Un pintor tiene una preconcepción de lo que quiere pintar y, conscientemente, elabora el cuadro para que represente lo que él quiere. Por el contrario, la selección natural no tiene previsión, no opera de acuerdo con algún plan preconcebido, sino que es un proceso resultante de las interacciones entre entidades fisicoquímicas y biológicas. La selección natural es simplemente una consecuencia de la multiplicación diferencial de los seres vivos. Si tiene alguna apariencia de propósito, esto se debe a que responde a las condiciones del ambiente y a las necesidades de los organismos. Pero la selección natural ni tiene objetivos preestablecidos ni anticipa el futuro; cambios ambientales drásticos pueden ser insuperables para organismos que previamente eran prósperos y llevarlos a la extinción.

Por razones semejantes, y como ya señalé, la analogía del equipo de monos mecanógrafos no es tampoco aceptable, puesto que asume que hay «alguien» que selecciona las combinaciones de letras y de palabras que tienen sentido. En la evolución no hay nadie seleccionando las combinaciones adaptativas. Estas se seleccionan a sí mismas, por decirlo de algún modo, porque se multiplican más eficazmente que las menos adaptadas. Pero hay un aspecto en el que la analogía de los monos mecanógrafos es mejor que la del artista, puesto que no supone que ha de obtenerse un resultado preestablecido, sino simplemente cualquier relato que tenga sentido. Como he reiterado, la selección natural no trata de producir clases predeterminadas de organismos, sino sólo organismos que estén adaptados a su entorno.

Las características seleccionadas dependen de las variaciones presentes en un determinado momento y en un lugar concreto. Ello a su vez depende del proceso aleatorio de la mutación, así como de la historia previa de los organismos (es decir, de qué tipo de organismos se trata, lo cual es consecuencia de su evolución previa). Por tanto, la selección natural es un proceso «oportunista». Las variables que determinan en qué dirección irá son el ambiente, la constitución preexistente de los organismos y las mutaciones.

La selección natural es enteramente oportunista. La especie o bien responde a cada



Aeon M. Pineda

desafío ambiental con adaptaciones apropiadas o se extingue. Además, la adaptación a un mismo ambiente puede ocurrir de diferentes formas. Podemos tomar como ejemplo las adaptaciones de las plantas a vivir en el desierto. La adaptación fundamental es la resistencia a la sequedad, que amenaza con el riesgo de desecación. Durante la mayor parte del año, a veces durante varios años consecutivos, no llueve. Las plantas llevan a cabo la urgente necesidad de ahorrar agua de diferentes maneras. Los cactus han transformado sus hojas en espinas y han convertido sus troncos en barriles que contienen reservas de agua; la fotosíntesis se realiza en la superficie del tronco en lugar de en las hojas. Otras plantas no tienen hojas durante la estación seca, pero después de la lluvia estallan en hojas y flores, y producen semillas. Hay, además, plantas efímeras que germinan de sus semillas, crecen, florecen y producen a su vez nuevas semillas en unas pocas semanas, mientras hay agua de lluvia disponible; el resto del año las semillas permanecen inactivas en la tierra.

El carácter oportunista de la selección natural es también aparente en el fenómeno de la radiación adaptativa. La evolución de las

moscas *Drosophila* en Hawai es una radiación adaptativa relativamente reciente. Hay alrededor de 1500 especies de *Drosophila* en el mundo y la tercera parte de ellas ha evolucionado en el archipiélago hawaiano, cuya superficie es pequeñísima, menor del cuatro por ciento de la superficie de Colombia. Además, la diversidad morfológica, ecológica y comportamental de las *Drosophila* hawaianas excede a la de las *Drosophila* del resto del mundo.

¿Por qué ocurrió tan «explosiva» evolución en Hawai? La superabundancia de drosófilas allí contrasta con la escasez o ausencia de otros insectos. Los antepasados de las *Drosophila* hawaianas llegaron al archipiélago antes de que lo hiciera la mayoría de los otros grupos de insectos y, por tanto, encontraron muchos recursos inexplorados y lugares en donde vivir. Respondieron a estas oportunidades con una rápida radiación adaptativa. Aunque las especies actuales derivan de una única especie colonizadora, se adaptaron a la diversidad de oportunidades disponibles en los distintos lugares y en los diferentes momentos por medio de adaptaciones apropiadas, creando así una diversidad de especies mucho mayor que la que se da en otras partes del mundo.

Los dos ejemplos anteriores muestran el carácter oportunista y creador de la selección natural. La evolución ocurre en respuesta a las condiciones ambientales y como resultado de la interacción de dos tipos de procesos, uno aleatorio (la mutación) y otro determinístico (la selección natural). Es la confluencia de azar y necesidad la que hace que la evolución sea un proceso creador. El azar y la necesidad están profundamente engranados en la creación de los organismos, las entidades más complejas del universo, entre las que se encuentra el hombre, capaz de pensar y amar, y aun de analizar el proceso mismo de la evolución que le ha creado.

** Este artículo está adaptado, con modificaciones importantes, de los capítulos 8 y 9 de mi libro La teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética, que será publicado por la editorial Temas de Hoy, de Madrid, España.*

La adaptación biológica

Algunas tesis de comprensión

Germán Amat-García

Profesor investigador

Unidad de Ecología y Sistemática (Unesis)

Grupo de Epistemología, Facultad de Ciencias

Pontificia Universidad Javeriana

Orlando Vargas-Ríos

Director, Departamento de Biología

Grupo de Epistemología, Facultad de Ciencias

Pontificia Universidad Javeriana

Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

nocimiento en torno a la relación con la selección natural, señalan las ambigüedades metodológicas en el reconocimiento de adaptaciones y profundizan las explicaciones sobre la significación adaptativa de ciertos caracteres (programa adaptacionista).

La construcción de modelos teóricos que aclaren cómo interactúan los factores adaptativos, parece ser una de las estrategias

Introducción

Los antiguos naturalistas griegos definieron "armonía" como la perfecta relación existente entre los seres vivos y la *physis* o naturaleza. Esta concepción ya entrañaba los fundamentos que, en el marco de las teorías evolucionistas del siglo XIX, dieron origen a la noción de adaptación en la biología. La teoría sintética de la evolución, al explicar la complejidad adaptativa y sus causas, hace de la adaptación uno de los componentes centrales junto con el concepto de la selección natural.

La noción de adaptación ha tenido un gran desarrollo conceptual en la biología contemporánea, y esto es explicable por los múltiples objetos de estudio y por el tratamiento que se le da en las diferentes disciplinas biológicas. La mayoría de biólogos incorporan en sus teorías explicativas adaptaciones morfológicas, fisiológicas, genéticas, ecológicas y evolutivas, en el sentido de procesos biológicos casi que independientes y circunscritos a cada una de estas disciplinas.

Un número no reducido de biólogos y epistemólogos de la biología contemporánea revalidan la base darwiniana de la adaptación, replantean algunos problemas de co-



a

“ Explicar el fenómeno
de la adaptación
es uno de los objetivos
fundamentales
de la ciencia natural
y de la epistemología. ”

Francisco Ayala

orientadas no sólo a los propósitos de unificación teórica sino también a generar debate en torno a las imprecisiones surgidas.

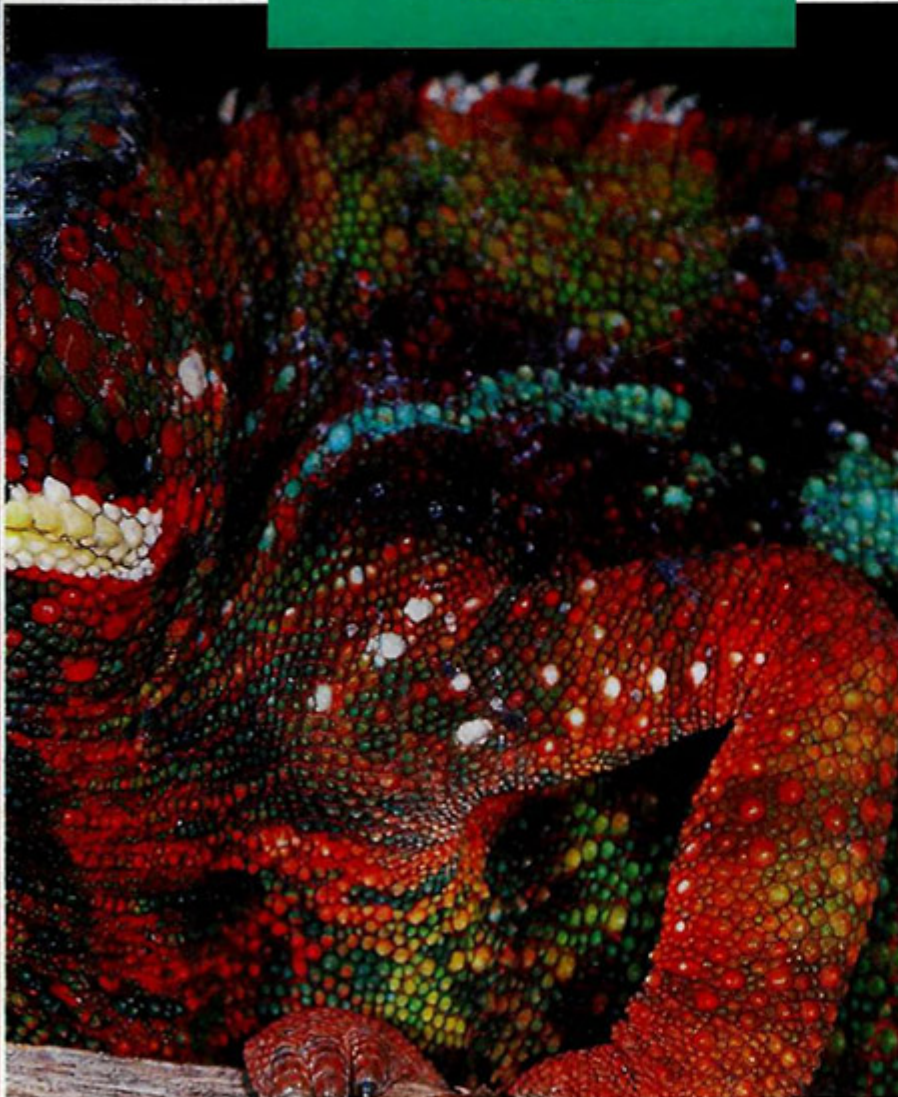
En este ensayo se examinan los antecedentes históricos, las diversas nociones sobre la adaptación en la biología, y se exponen los principales planteamientos que, con un carácter problematizante, perfilan visiones holísticas y pluralistas.

Los antecedentes

Hacia 1809 Lamarck proponía la adaptación como un resultado directo de la relación del organismo con “sus circunstancias”. Las modificaciones adquiridas en esta relación se perpetuaban generacionalmente, con el propósito de mantener un impulso interno hacia la perfección. A partir de esta tesis lamarckiana de filiación teleológica, se deducía que las variaciones en los caracteres de los organismos eran adaptativas.

Aunque Lamarck no utilizó el término «adaptación», sin duda percibió el fenómeno y la problemática. El concepto de *adaptación* corresponde a un caso típico en que la formulación del problema es anterior al momento en que la palabra fuera aplicada o importada de otro dominio teórico. Para Lamarck, si los seres vivos no siguen el plan divino del Creador es porque tienen que seguir al medio en sus cambios y la alternativa que tienen es modificarse de una manera adecuada para vivir en el nuevo ambiente, haciendo uso de su capacidad adaptativa.

Antes de 1859, año en que Darwin publicó *El origen de las especies*, la adaptación era aceptada como un hecho sin explicación de su causa o como una ejecución del plan divino. Darwin introdujo el concepto de adaptación en la teoría de la evolución, con el principio de que las variaciones favorecían la supervivencia de un individuo y aumentaban su éxito reproductivo¹⁷. Sus múltiples observaciones sobre la variación de los caracteres a través de los procesos evolutivos, lo condujeron a la idea de una adaptación diferencial regida por la selección natural; para él las variaciones proporcionaban a los organismos diferentes grados de adaptación y si se originaban de manera espontánea no eran necesariamente adaptativas¹⁸.



Definiciones en torno a la adaptación

Una vez postulada la teoría sintética de la evolución, los biólogos han proporcionado explicaciones «generalistas» y «disciplinares» con referencia a la adaptación.

Lewontin¹⁷ expresaba de una manera generalista sobre la adaptación biológica: "Es el proceso del cambio evolutivo mediante el cual el organismo 'procura' una solución cada vez mejor al problema impuesto por el ambiente".

Existen definiciones «disciplinares» que se inscriben dentro del cuerpo teórico de un área de conocimiento particular en la biología:

1. En fisiología, se define como un ajuste fenotípico del organismo a un factor del medio, que puede ser medido en condiciones experimentales²⁰. Se considera aquí la aparición progresiva de respuestas frente a modificaciones del estado funcional normal. En la noción «fisiológica» de la adaptación se retoma el pensamiento de Bernard⁵ en torno a las regulaciones del organismo y se descubren en la biología las acepciones "euri" y "esteno", conocidas hoy ampliamente por el biólogo contemporáneo¹⁴.

2. En genética, el tratamiento que se da al fenómeno adaptativo aparece a partir de la premisa darwiniana según la cual la selección natural actúa sobre la variación genética, dando origen al incremento del valor adaptativo o eficacia biológica ("fitness"). El valor adaptativo, en el sentido darwiniano, es la contribución de descendientes a la próxima generación; está determinada por la constitución genética del individuo y se le considera una medida de la selección natural. En esta tesis se nota la preponderancia de la supervivencia y la reproducción como elementos explicativos de la adaptación genética. Autores como Levins¹⁶ y Valentine²⁸ denominan estrategias adaptativas a aquellas adaptaciones, regidas por sistemas genéticos, mediante las cuales los organismos hacen frente al

influjo de un factor ambiental. Factores causales de la variabilidad genética como la edad del individuo, el tamaño de la población, su distribución geográfica y el grado de estabilidad del hábitat ocupado, son responsables de tales estrategias adaptativas y desencadenan la expresión de uno o más alelos calificados desde muy generalizados hasta muy especializados. Para más detalle véase a Valentine²⁸, que describe un modelo molecular de las estrategias genéticas de la adaptación.

3. En ecología, las adaptaciones cobran su expresión en las llamadas teoría del nicho y teoría de las estrategias del ciclo de vida ("life history traits"). Para el ecólogo un nicho es un espacio dimensional en el que se contemplan tanto los requerimientos abióticos de una especie como los factores de interacción con otras especies; constituye así una unidad o rango a la que se ajusta una única especie en un ecosistema.

Según el modelo explicativo de Hutchinson¹⁵, existen dos tipos de nichos: el actual y el potencial. Este último representa la suma de las adaptaciones en términos de tolerancias ambientales y de relación con otras especies. Colinvaux⁷ expresa: "Todo lo que la especie hace para sobrevivir y para mantenerse adaptada, en sentido darwiniano, es un nicho". El biólogo contextualiza las adaptaciones en la ecología al afirmar que "no ocurren en el vacío sino en los ecosistemas, que son las máquinas de la evolución"^{2,19}.

El estudio de las estrategias de adaptación también tiene como objetivo investigar cómo las fuerzas evolutivas «diseñan» el ciclo de vida de los organismos. Las características del ciclo de vida son aspectos individuales y cuantitativos que pueden expresarse como variaciones no sólo intraespecíficas sino también interpoblacionales e intrapoblacionales; todos estos aspectos están contemplados en los parámetros demográficos clásicos. Los componentes principales de una historia de vida son el tamaño, las tasas de crecimiento y desarrollo y la reproducción²³.

El tiburón (a), el ictiosaurio (b) y el delfín (c) pertenecen a tres clases diferentes de vertebrados; sin embargo, sus formas son muy parecidas (hidrodinámicas), como ajuste al medio de vida marina. Este es un caso de convergencia y quizá un ejemplo de «adaptación» de diferentes grupos a un mismo medio.



Procesos y conceptos en evolución

En la teoría de las historias de vida se estudia cómo las características fenotípicas interactúan y afectan la eficacia del individuo (medida de su reproducción y supervivencia). Se relacionan las ecuaciones demográficas con las de reproducción, crecimiento y supervivencia; también se estudian con frecuencia la edad de maduración sexual, el número de descendientes, la longevidad y mortalidad³.

La teoría de la evolución de las historias de vida, acompañada de una infinidad de modelos, sólo tiene un fin: explicar la variación de animales y plantas de acuerdo con la teoría de la selección natural.

4. En biología evolutiva, se considera que las variaciones de los organismos se explican por razones de genealogía, es decir, de su relación con los ancestros. La otra explicación es adaptativa o de relación con los mecanismos de selección natural y con las condiciones de vida. Esto último obliga a diferenciar las adaptaciones de origen genético y las de origen ambiental; las primeras, o adaptaciones «evolutivas», están determinadas por un incremento de la eficiencia biológica ("fitness" o adecuación) de las especies y por la acción de fuerzas selectivas actuando a nivel genético, individual o de grupo. El individuo con su genotipo es por excelencia una unidad de selección, mediante la cual poblaciones y especies evolucionan en el espacio y en el tiempo^{9,10}.

Selección natural y adaptación: la piedra angular del debate biológico

Dilucidar la relación entre la selección natural y la adaptación es uno de los problemas centrales en la biología evolutiva. Como elementos aclaratorios en el debate se exponen las siguientes tesis:

1. La selección natural, en su concepto moderno o genético, se define como la reproducción diferencial y no al azar de los genes.

2. La selección natural es el único factor hasta hoy conocido que explica las adaptaciones favorecedoras de la supervivencia de los individuos y las especies¹³.

3. Selección y adaptación están estrechamente ligadas, aunque no de manera recíproca; se puede afirmar que la segunda es el resultado de la primera y que la selección no conduce necesariamente a una adaptación¹⁷.

4. Se reconocen diferentes niveles jerárquicos en los cuales actúa la selección: genético, individual y de grupo²⁹.

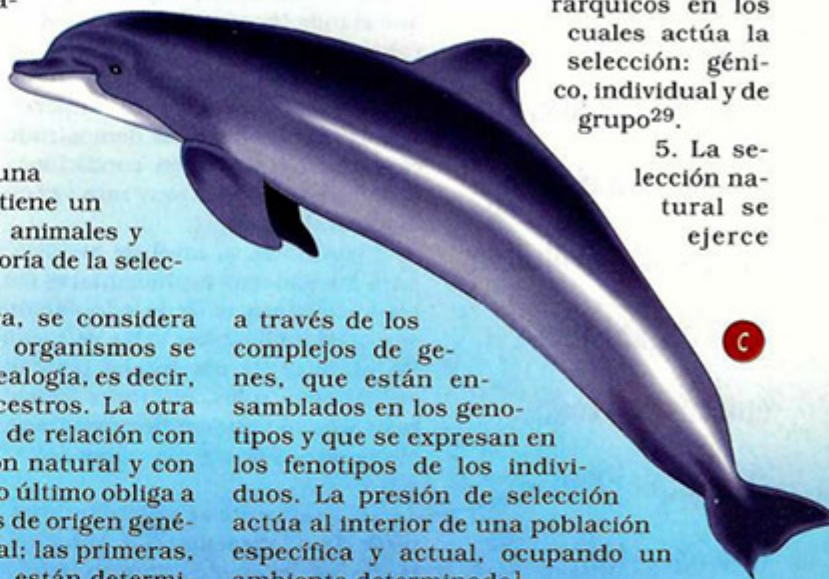
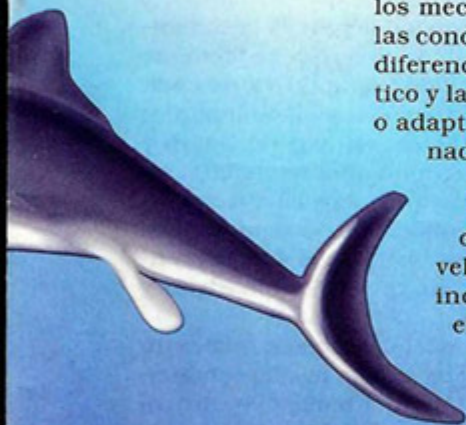
5. La selección natural se ejerce

a través de los complejos de genes, que están ensamblados en los genotipos y que se expresan en los fenotipos de los individuos. La presión de selección actúa al interior de una población específica y actual, ocupando un ambiente determinado¹.

La búsqueda de adaptaciones

Los fundamentos metodológicos que el biólogo ha empleado para el reconocimiento de adaptaciones están basados en la comparación, el apriorismo y la comprobación hipotético-deductiva de la supervivencia diferencial en una población. Por otra parte, es indudable que la predicción central de la explicación darwiniana sobre la evolución es la adaptación.

La observación del cuello largo de las jirafas y el cuello corto de los búfalos, las preferencias alimentarias por los brotes arbóreos en los primeros y de las gramíneas en los últimos, permiten hipotetizar que el cuello largo está adaptado para la búsqueda de alimento en sustratos arbóreos. Darwin y otros biólogos evolucionistas hicieron su aporte con base en explicaciones fundamentadas en estos tipos de comparaciones; sin embargo, estas explicaciones eran dadas *ad hoc*, imposibles de ser contrastadas en la realidad y menos aún de conducir a generalizaciones⁶.



“Un enfoque pluralista podría reubicar en el seno de la teoría evolutiva a los organismos enteros con toda su complejidad desconcertante, pero aún inteligible.”

En el apriorismo se parte de la función hasta llegar al órgano para argumentar la adaptación; "... animales que viven en regiones árticas en las que el suelo está cubierto de nieve resultan más difíciles de ver si son blancos, y un gran número de ellos de hecho lo son. En este caso, algunas adaptaciones son más complejas que lo que el más imaginativo de los naturalistas podría haber visto"²¹.

En el tercer caso, el de las hipótesis comprobables sobre la supervivencia diferencial, se ha demostrado experimentalmente en condiciones de laboratorio, pero muy rara vez en la naturaleza.

Según sea el nivel de análisis, para los biólogos evolucionistas las tesis explicativas de la adaptación son tesis infalsables; si las ventajas adaptativas de un órgano pueden ser demostrables, entonces tienen la razón, y si no son demostrables, suponen que de alguna manera existen^{26,27}.

Actualmente se postulan hipótesis de adaptación con enfoques cladistas; bajo este criterio se construyen predicciones basadas en comparaciones de caracteres apomórficos (derivados) con caracteres plesiomórficos (primitivos)⁶. En estas metodologías de naturaleza filogenética se discriminan las adaptaciones a partir de las explicaciones sobre la evolución de un carácter; para constituirse en adaptativo, un carácter debe proveer al organismo de una utilidad y haberse generado históricamente a través de la acción selectiva⁴.

Obstáculos de comprensión

El problema lógico en la identificación y el reconocimiento de las adaptaciones radica en factores intrínsecos, dada la complejidad de las condiciones reales en las cuales operan los mecanismos de la adaptación, y en factores de carácter externalista, relacionados con el sujeto que postula hipótesis acerca de las formas de expresión adaptativa. En unos casos los biólogos tienden a identificar los caracteres que le confieren una aptitud particular a un organismo, pero en otros o bien no parece claro el fenómeno ante sus ojos o no existen tales adaptaciones. A continuación se señalan algunos problemas lógicos:

1. Existen desaciertos frente a la noción de función, ya que con frecuencia se confunde una adaptación con un proceso funcional²⁵.

2. El carácter en cuestión es adaptativo pero no evidente. Al respecto, se sabe que no todas las adaptaciones son en principio morfológicas o fisiológicas; pueden estar en el ámbito de la conducta, independientemente de que su factor generador sea ambiental o genético.

3. El carácter no es adaptativo, pero es el resultado directo de la acción de la selección natural.

4. El carácter no es adaptativo pero está ligado a otros que sí lo son.

5. El carácter no es adaptativo y surge como una consecuencia secundaria de los cambios en las velocidades de crecimiento de los órganos.

En las tesis explicativas de las adaptaciones existen problemas metodológicos como las interpretaciones subjetivas; en este caso, las interpretaciones acerca de la utilidad adaptativa varían de un biólogo a otro o de una época a otra.

Otro carácter metodológico es la "atmización" del organismo, con lo que se pretende comprender la utilidad adaptativa de cada una de las partes tomadas aisladamente¹¹. Son bien conocidas las críticas de Gould y Lewontin¹² al programa adaptacionista, en el cual se considera que todos los caracteres responden a una adaptación particular. Ellos demuestran que los obstáculos de comprensión responden a concepciones utilitaristas y a reduccionismos.

Finalmente, estos autores¹² expresan: "El programa adaptacionista nos ha conducido frecuentemente a una biología evolutiva basada en las partes de los organismos y en sus genes, pero no tiene en cuenta a los organismos mismos. Este programa subestima la importancia del desarrollo y la arquitectura. Un enfoque pluralista podría reubicar en el seno de la teoría evolutiva a los organismos enteros con toda su complejidad desconcertante, pero aún inteligible".

Conclusiones

El carácter problematizante en la búsqueda de una noción unificada sobre la adaptación en la biología es uno de los elementos centrales en las reflexiones del biólogo actual en torno a la evolución de la vida y de los organismos. Si bien es cierto que la genética y la biología de poblaciones han esclarecido en los últimos 10

Procesos y conceptos en evolución

años serían dudas sobre las expresiones del fenómeno adaptativo, todavía se vislumbran nuevas respuestas a partir de las tesis actuales, lo que ensancha el panorama en el terreno de la epistemología. A manera de conclusiones, se puntualizan los siguientes aspectos:

- No existe una única definición sobre la noción de adaptación en la biología.
- La adaptación debería definirse por sus efectos y no por sus causas (factores intrínsecos), ya que éstas son excesivamente difíciles de precisar y menos aún de cuantificar. En el primer caso, las adaptaciones son la expresión de los mecanismos de selección al interior de las poblaciones.
- Cuando el sujeto lanza hipótesis acerca de adaptaciones se requeriría conocer el contexto que le da a la dimensión temporal, ya que existen adaptaciones a corto y

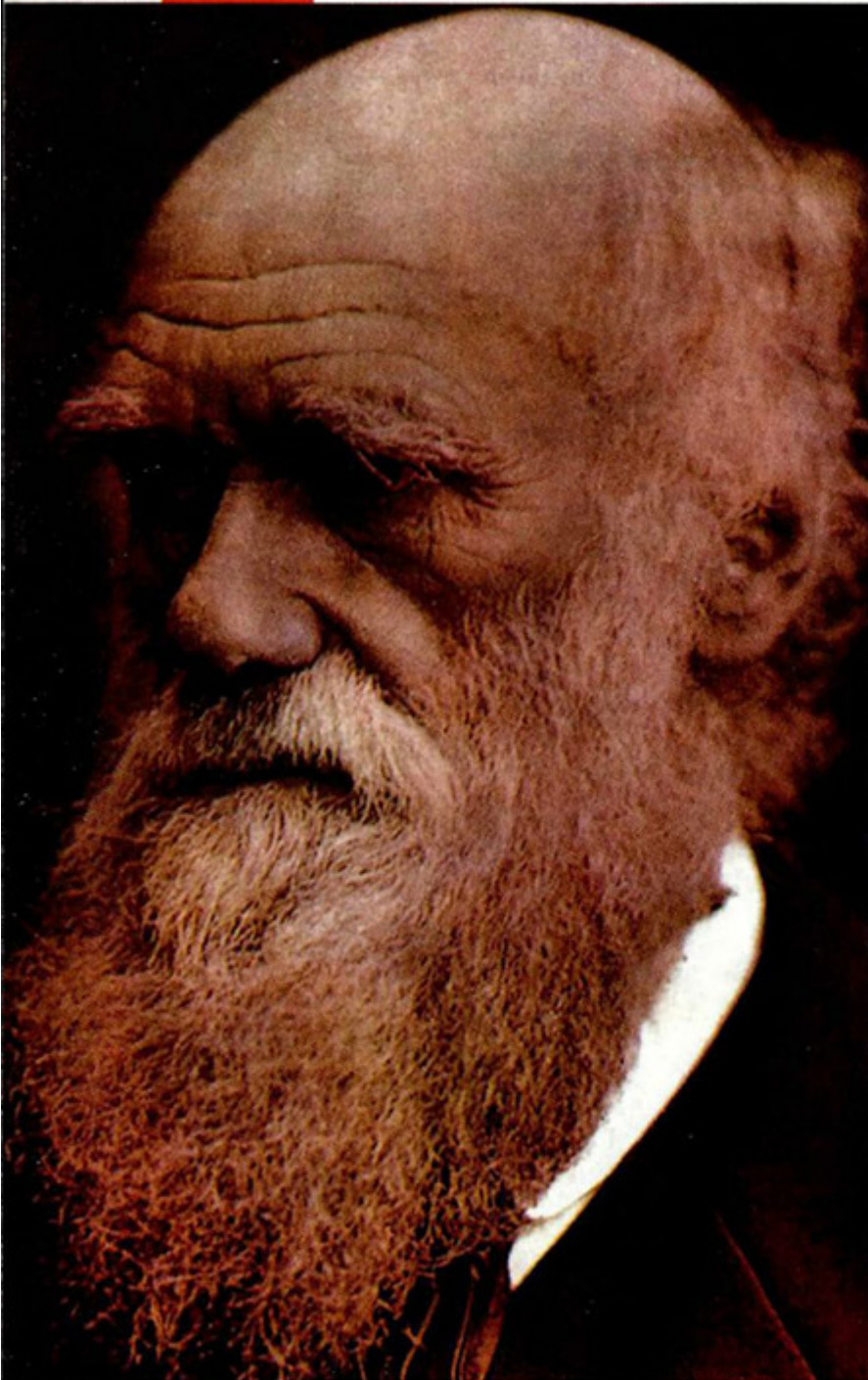
a largo plazo (estudios microevolutivos y macroevolutivos de la adaptación). Así mismo, es primordial conocer las categorías a las cuales se restringen las explicaciones adaptativas.

- La «compartimentalización» de los caracteres en un organismo es uno de los obstáculos extrínsecos más importantes en la elaboración de explicaciones sobre fenómenos adaptativos.
- La casi incapacidad en la comprobación de ventajas adaptativas en casos concretos, posibilita la prevalencia del programa adaptacionista.
- El peligro de mantener un círculo lógico (problema de la circularidad lógica) en las explicaciones adaptativas radica en definir la vida por la capacidad adaptativa y viceversa (Morgan: "La adaptación está en todo y sin ella no es posible la vida. No pueden existir seres vivos inadaptados").

Bibliografía

1. **Ayala F:** *Teleological explanations in Evolutionary Biology. Philosophy of Science* 3(1): 1-15, 1970.
2. **Backer H:** *Reasoning about adaptations in ecosystems. Bioscience*, 1966.
3. **Barbault R:** *Body size, ecological constraints and the evolution of life-history strategies. In: Hecht M, Wallace B, Prance G (eds.): Evolutionary Biology, Vol. 22. Plenum Press, New York, 1988, 291 pp.*
4. **Baum D, Larson A:** *Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. Syst Zool* 40(1): 11-18, 1991.
5. **Bernard C:** *Introducción al estudio de la medicina experimental. Ed. El Ateneo, Buenos Aires, 1959, 267 pp.*
6. **Coddington J:** *Cladistics tests of adaptational hypotheses. Cladistics* 4: 3-22, 1988.
7. **Colinvaux P:** *Por qué son escasas las fieras. Una introducción a la ecología. Biblioteca de Divulgación Científica, Ed. Orbis, S.A., Barcelona, 1986, 185 pp.*
8. **Clutton-Brock T, Harvey P:** *Comparison and adaptation. Proc Roy Soc Lond B* 205: 547-565, 1979.
9. **Dobzhansky T, et al.:** *Evolution. Freeman, San Francisco, 1977.*
10. **Futuyma D:** *Evolutionary Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 1986.*
11. **Gould S, Lewontin R:** *The spandrels of San Marcos and the Panglossian paradigm. A critic of the adaptationist program. Proc Roy Soc Lond B* 205: 581-598, 1979.
12. **Gould S, Lewontin R:** *La adaptación biológica. Mundo Científico* 3(22): 214-223, 1983.
13. **Grasse P:** *Evolución de lo viviente. Ed. Blume, Madrid, 1977, 393 pp.*
14. **Hill R:** *Fisiología animal comparada: un enfoque ambiental. Ed. Reverté, Barcelona, 1980, 901 pp.*
15. **Hutchinson G:** *Introducción a la ecología de poblaciones. Ed. Blume, Barcelona, 1981, 492 pp.*
16. **Levins R:** *Evolution in Changing Environments: Some theoretical explorations. Princeton University Press, New Jersey, 1968.*
17. **Lewontin R:** *Adaptación. En: Investigación y ciencia, Ed. Labor, Barcelona, 1984, 173 pp.*
18. **Limoges C:** *La selección natural. Ed. Siglo XXI, México, 1976.*
19. **Margaleff R:** *Sucesión y evolución: su proyección biogeográfica. 20: 7-26, 1986.*
20. **Marx Ch:** *Los procesos de adaptación en biología, pp. 29-74. En: Piaget J, et al. (ed.): Los procesos de adaptación. Ed. Nueva Visión, Buenos Aires, 1977, 227 pp.*
21. **Maynard-Smith J:** *La teoría de la evolución. Ed. Blume, Madrid, 1975, 372 pp.*
22. **Meyer F:** *El concepto de adaptación, pp. 13-27. En: Piaget J, et al. (ed.): Los procesos de la adaptación. Ed. Nueva Visión, Buenos Aires, 1977, 227 pp.*
23. **Morales E:** *Diferentes enfoques para entender las adaptaciones de los organismos: Estrategias de ciclo de vida. Revista Ciencias (México) (2): 37-43, 1988.*
24. **Moya A:** *Sobre la estructura de la teoría de la evolución. Ed. Anthropos, Nueva Ciencia 5, Barcelona, 1989, 174 pp.*
25. **Pranger R:** *Towards a pluralistic concept of function: function statements in Biology. Acta Biotheoretica* 38: 63-71, 1990.
26. **Ruse M:** *Adaptation. Philosophy of Science* 39: 525-528, 1972.
27. **Ruse M:** *Sociobiología. Ed. Cátedra, Madrid, 1980, 312 pp.*
28. **Valentine J:** *Estrategias genéticas de la adaptación. En: Ayala F (ed.): Evolución molecular. Ed. Omega, Barcelona, 1985, 285 pp.*
29. **Williams G:** *Adaptation and Natural Selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, 1966.*

Selección y neutralidad



Alvaro Cadena Monroy
Universidad Nacional de Colombia
Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

¿Cómo cambian los organismos? Cambian gracias a los fenómenos de la variabilidad y de la selección, diría Darwin. Primero se presenta una variabilidad en los organismos, la cual no tiene ninguna direccionalidad; en esa medida, puede considerársela como aleatoria; después se presentaría la selección de las variantes mejor adaptadas. En *El origen de las especies*, publicado en 1859, dice Darwin: "A esta conservación de las variaciones y diferencias individualmente favorables y la destrucción de las que son perjudiciales, la he llamado selección natural o supervivencia de los más aptos"^a.

Si bien es cierto que la selección natural logra explicar cambios en los organismos, ello no quiere decir que sea el único agente de cambio. El mismo Darwin afirmaba lo siguiente: "Estoy convencido de que la selección natural ha sido el principal, pero no el único medio de modificación"^b. Actualmente se cree que existen muchos cambios que no tienen ningún significado selectivo: "En mi opinión, la mayoría de los genes mutantes que sólo se detectan por las técnicas de la genética molecular son selectivamente **neutros**, es decir, no tienen adaptativamente ni más ni menos ventajas que los genes a los que sustituyen; a nivel molecular, la mayoría de los cambios evolutivos se deben a la 'deriva genética' de genes mutantes selectivamente equivalentes"^c. **Selección o neutralidad.** ¿Qué postura adoptar? Quisiera presentar este problema desde una nueva perspectiva; para ello me es necesario acudir a algunos elementos de la mecánica estadística y de la teoría de la información.

Sobre la mecánica estadística

Boltzmann quería relacionar la **segunda ley de la termodinámica** con la teoría atómica de la materia. El resultado de su

¿antagónicas?

trabajo fue el presentar probabilísticamente la segunda ley. Así, esta ley establecería la ruta que seguirían con mayor probabilidad los fenómenos físicos, y no un único rumbo inexorable. Este fue el comienzo de la mecánica estadística.

En el estudio termodinámico de un sistema, la mecánica estadística distingue un macroestado y un microestado. Mediante un sencillo ejemplo, Allis y Melvin^d nos aclaran estos conceptos. Dos copias fotográficas pueden aparecer ante nuestros ojos como idénticas. Miradas con microscopio, las distribuciones exactas y precisas de los granos de la pintura —salvo una milagrosa y casi impensable coincidencia— serán distintas. La imagen que se presenta directamente ante nuestros ojos correspondería al macroestado del sistema, y la distribución exacta de los granos de la pintura, correspondería al microestado del sistema. Con este maravilloso ejemplo, podríamos abordar un nuevo concepto, la **entropía**, según la presentación que de ella hace Boltzmann. Resulta que del mismo negativo podemos sacar cuantas copias quisiéramos; todas ellas se nos presentarían (macroscópicamente) como idénticas a simple vista; pero miradas al microscopio, como mencioné, serían distintas. De esta manera, una misma imagen macroscópica sería compatible con muchas distribuciones microscópicas de los granos de la película. Pues bien, en mecánica estadística, al número de **microestados compatibles con un único macroestado** se le denomina probabilidad termodinámica, y su valor numérico será mayor o igual a uno. Boltzmann relacionó esta probabilidad termodinámica con la entropía: una y otra serían directamente proporcionales. A mayor número de microestados compatibles con un único

macroestado, mayor entropía en el sistema; estas palabras resumen el famoso teorema de Boltzmann.

Sobre la teoría de la información y la complejidad

Por su parte, Claude E. Shannon^e parecía ir por la vía contraria a la de Boltzmann, pues buscaba una medida de cuánta **información** se generaría en un proceso de selección de alternativas presentes en una fuente de información. Shannon sugirió que a mayor número de grupos de alternativas (o mayor número de clases de alternativas distintas), la fuente generaría, en promedio, mayor información durante el proceso de selección. Esto es lo que dice, en palabras, el teorema de Shannon. Sorprendentemente —lo cual puede ser probado sin mayor dificultad—, el teorema de Boltzmann resultaría ser un caso particular del teorema de Shannon.

Por otra parte, también estaría por resolver el problema de encontrar una medida de la **complejidad** de los sistemas. Intuitivamente uno tiende a creer que, por ejemplo, un arrecife de coral es mucho más complejo que una monótona pradera de gramíneas. Esta imagen intuitiva es bastante acertada, como lo enseñan R. Margaleff y J. Wagensberg^f. A mayor número de especies en un ecosistema, mayor será su complejidad. Diversidad y complejidad estarían ligadas; y como tener un buen número de especies es similar a tener un buen número de clases alternativas en una fuente de información, entonces es posible sugerir, como lo hacen Margaleff y Wagensberg, que el teorema de Shannon puede constituirse en una buena medida de la complejidad de un sistema. De esta manera, los tres conceptos, a saber,

El mismo Darwin

afirmaba:

“Estoy convencido

de que la selección

natural ha sido

el principal, pero no

el único medio

de modificación”.

Habría desorden
(entropía) donde no
hubiesen clases
—y, por tanto, no podría
presentarse selección
alguna—, y habría
orden (información
y complejidad) donde
hubiesen clases
y selección.

entropía, información y complejidad, estarían fuertemente ligados: habría desorden (entropía) donde no hubiesen clases —y, por tanto, no podría presentarse selección alguna—, y habría orden (información y complejidad) donde hubiesen clases y selección. Tendríamos así dos "regiones": una región de entropía y otra de información. Y el proceso que las diferencia es precisamente el de la selección.

A continuación esbozaré algunos elementos que, teniendo en cuenta las anteriores ideas, nos puedan conducir en un tiempo relativamente cercano a una nueva y más amplia interpretación del proceso evolutivo.

Complejidad y evolución

La evolución de las especies ha mostrado que ellas deben su adaptación a formas complementarias de vida. Esto es un discurso exquisitamente darwiniano. Pienso que debemos empezar por ahí. Escribía Darwin en su cuaderno de notas: "Puede decirse que hay una fuerza, como la de cientos de miles de cuñas, que tratan de obligar a todo tipo de estructura a penetrar en los huecos que deja la economía de la naturaleza"^h. Sugiero que la población específica y su nicho ecológico se relacionan por **complementariedad en sus complejidades o estructuras**: una y otro tendrían grados de complejidad o de estructura complementarios; las especies complejas estarían asociadas a nichos poco complejos, en tanto que las especies poco complejas se relacionarían con nichos complejos.

La mencionada relación complementaria podría entenderse como realimentación negativa o **feed-back negativo**. En un feed-back de este tipo, las alternativas tomadas por uno de los dos eslabones del bucle de realimentación son las alternativas dejadas de lado por el otro eslabón. Allí donde logremos percibir feed-backs negativos internos (los que presentan entre sí las partes de un sistema), apreciaremos estructura, complejidad.

Antes de continuar, es necesario distinguir entre lo que podría llamarse **nicho**

posible (o esperado), y el **nicho «real»**. Por definición, la complejidad o estructura del nicho esperado será exactamente complementaria a la de la especie: si cambia tal complejidad, es decir, si cambia la estructura de los organismos de la especie, entonces cambiará complementariamente la estructura del nicho posible. Por su parte, el nicho «real» estará constituido por todos aquellos elementos del entorno con los cuales interactúa «realmente» la especie. Esta interacción, especie-nicho «real», es fundamentalmente un intercambio asimétrico de información a través del cual los organismos se complejizan o se descomplejizan.

La mayor parte del tiempo, la especie permanecería sin mayor cambio estructural. El cambio estructural básico de la especie se presentaría en un lapso de tiempo relativamente corto. Al cambiar la estructura de la especie, cambia complementariamente la estructura de su nicho esperado. Deberíamos preguntarnos ahora lo siguiente: ¿cómo es que cambia la estructura de la especie? Cambia porque el nicho «real» selecciona aquellas variaciones estructurales de la especie (más preciso sería decir población específica) que mejor se adaptan a él. La adaptación toma aquí la forma de complementariedad estructural: aquellos cambios estructurales de la especie que se adaptan complementariamente a la estructura del nicho, serán seleccionados por él. Al cambiar la estructura de la especie haciéndose complementaria de la estructura del nicho «real», van coincidiendo cada vez más las estructuras



Procesos y conceptos en evolución

del nicho posible y del nicho «real». Lo esperado se va ajustando cada vez más a lo encontrado. **La selección darwiniana sería así un feed-back negativo, es decir, una relación de información.**

Selección normal y selección invertida

En los períodos de **selección por complementariedad estructural**, la iniciativa corre principalmente por cuenta del nicho «real». El es el agente selectivo. En estos períodos, las poblaciones específicas se adaptan a sus nichos. Pero esto no es suficiente para explicar el fenómeno evolutivo. Los organismos no son

agentes pasivos de sus nichos. No sólo transforman activamente sus nichos, sino que los crean, delimitan, configuran, seleccionan y sustituyen. A este acto creativo de los organismos se le podría denominar período de **selección invertida**, porque en él la iniciativa corre totalmente por cuenta de los organismos. En la medida en que los organismos hacen que los elementos de su entorno interactúen con ellos como una unidad (el nicho), en esa medida, los organismos crean sus nichos ecológicos: «clasifican» los elementos de su entorno e interactúan dinámicamente con ellos, de tal manera que le dan la unidad a su nicho. Al igual que cualquier clasificación, la

selección invertida es arbitraria y por tanto no puede ser adaptativa por sí misma. Su adaptabilidad dependería del contexto histórico de los organismos.

Si la selección invertida de los organismos encuentra un refuerzo en el entorno, es decir, si lo esperado, mal que bien, coincide con lo encontrado, entonces, el proceso vuelve a invertirse, y el nicho recién creado pasará a seleccionar las variantes estructurales que mejor se le adapten. Al comienzo, el cambio estructural es rápido. Luego, se va haciendo gradual y estacionario. Como consecuencia de la selección invertida, emergen una nueva especie y un nuevo nicho ecológico. Se ha creado un nuevo nivel de complejidad. Así como he denominado selección invertida a los períodos en que los organismos tienen la iniciativa selectiva, así mismo, creo que se podría denominar a los períodos en que la iniciativa selectiva corre por cuenta de los nichos, períodos de selección normal, por ser aquellos que corresponden a lo que conocemos normalmente como selección: la selección darwiniana. La selección invertida es sólo un



El nuevo discurso evolutivo debería construir un modelo jerárquico en el cual se incluyesen microestados sucesivos dentro de macroestados también sucesivos.

instante creativo efímero a través del cual las especies entran en un nuevo período de selección normal; por ello, es de esperarse que las formas intermedias entre las dos especies sean casi imperceptibles.

Lo macro y lo micro

Podría decirse que el cambio que se presenta durante los períodos de selección normal es gradual, en tanto que el cambio que corresponde a los períodos de selección invertida es abrupto. Dado que lo gradual y lo no gradual dependen del observador, entonces, lo que desde un nivel de resolución aparece al observador como un «simple» cambio gradual, desde otro nivel se presentará como cambio abrupto, es decir, como la emergencia de un nuevo sistema. El cambio será gradual o abrupto dependiendo del nivel de resolución del observador¹. De todas maneras, desde un nivel de resolución cualquiera, algo aparecerá como cambio gradual y otro

algo se presentará como cambio abrupto.

Lo anterior indicaría que el proceso evolutivo debería plantearse en términos jerárquicos. Por supuesto que el número de niveles jerárquicos en que sea clasificado tal proceso, dependerá de las necesidades culturales. Culturalmente se seleccionarán aquellas clasificaciones que se consideren mejor adaptadas al «objeto» de estudio. No pueden desconocerse los efectos del observador en el proceso de conocimiento¹. Debería esperarse que el proceso bifásico de selección invertida y selección normal descrito aquí, se presentase en todos los niveles en que clasifiquemos los procesos de cambio.

Creo que el proceso evolutivo puede ser analizado por medio de varios niveles jerárquicos. Admitiendo varios **niveles de selección**, tendríamos lo siguiente: toda variación de una parte del sistema será seleccionada por su complementariedad con el resto del sistema; los sistemas serán seleccionados

por su complementariedad con el resto del macrosistema, etc. En cada frontera jerárquica habría una interacción selectiva, es decir, un feed-back negativo: las selecciones invertidas micro, serán seleccionadas (selección normal) a nivel macro. Toda selección invertida deberá inscribirse dentro de una selección normal macro, so pena de perderse irremediablemente.

Por medio de sucesivas selecciones invertidas micro, se lleva a la perfección los derroteros establecidos de antemano por una selección invertida macro. El cambio de los organismos debe ser buscado en su entraña microscópica, en tanto que la estabilización y la tendencia a la conservación se encontrarán en su periferia macroscópica.

La entropía y la selección invertida

La selección de Darwin es uno de los argumentos más maravillosos para explicar el proceso evolutivo. A pesar de ello, no debe magnificarse su poder explicativo; ella no puede dar cuenta de todos y cada uno de los cambios evolutivos. Eso sería pedirle demasiado. El mismo Darwin admitía (según dije antes) limitaciones a la selección. Toda presión selectiva, cualquiera que ella sea, tendrá ciertos niveles sensitivos, más allá de los cuales será ciega. Cualquier variación que se presente más allá será imperceptible para ella. Esas variaciones imperceptibles se denominan neutras en el lenguaje del biólogo. Y en el lenguaje termodinámico, **todo el conjunto de combinaciones de las variaciones neutras serán los microestados compatibles con el macroestado dado, es decir, la entropía o desinformación del sistema seleccionado**. La presión selectiva, al no poder clasificar esas variaciones neutras, las percibirá como idénticas. Al no percibir clases allí, la presión selectiva no podrá obtener información alguna del conjunto de variaciones neutras.

Ahora bien, como cada microestado (cada combinación de variaciones neutras) puede llevar implícitamente una selección invertida con él, entonces puede sobrevenir el cambio: si el nuevo nicho esperado, mal que bien, corresponde al nicho «real», entonces, el proceso se invierte y se da paso a una selección más fina: se seleccionarán aquellas variaciones del microestado que mues-

Procesos y conceptos en evolución

tren mayor «afinidad» con el nuevo entorno (mayor complementariedad estructural). Se habrá dado paso a un nuevo nivel de selección. Lo microscópico se amplifica y se vuelve macroscópico. De levísimas diferencias, se llega a especies y nichos completamente distintos a través de una selección invertida. **El cambio de los organismos late silencioso en su entraña neutra y microscópica.** Y así se pasaría del caos al orden, de la entropía a la información, de la neutralidad a la selección. Pero como lo macroscópico y lo microscópico dependen del observador, el nuevo discurso evolutivo debería **construir un modelo jerárquico en el cual se incluyesen microestados sucesivos dentro de macroestados también sucesivos. Dentro de una jerarquía así, en lo microscópico reinaría la neutralidad (o entropía), y en lo macroscópico regiría la selección (la generadora de información).** Pienso que un modelo así sería muy adecuado para abordar el cambio de las especies y, en general, el cambio de los sistemas abiertos. Pienso también que esta propuesta puede conducir a unificar consistentemente las tres principales teorías evolutivas actuales: el neodarwinismo, el neutralismo y el equilibrio puntuado^k. Estas tres teorías, más que antagónicas, son complementarias.

Notas

- a. Darwin Ch, 1983, p. 136.
- b. Citado en Gould SJ, 1985, p. 50.
- c. Kimura M, 1987, p. 232.
- d. Allis WP, Melvin AJ, 1952, pp. 136-137.
- e. Shannon CE, 1949, pp. 18 y ss.
- f. Wagensberg J, 1981 y 1985.
- g. Varias de las ideas que vienen a continuación las he desarrollado, en mayor o menor medida, en dos trabajos anteriores: en mi Tesis de Grado como estudiante de biología y en el Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista".
- h. Citado en Huxley J, Kettlewell HDB, 1984, p. 105.
- i. Cadena A, 1994 (Seminario sobre holismo y reduccionismo).
- j. El conocimiento y la evolución presentan, según se percibe entre líneas, una analogía profunda. Cadena A, 1990, 1994 (Seminario sobre Konrad Lorenz).
- k. SJ Gould (1989) hace una propuesta jerárquica interesantísima para el proceso evolutivo, aunque habla únicamente de dos niveles: micro y macroevolución.

Bibliografía

1. Allis WP, Melvin AJ: *Thermodynamics and statistical mechanics*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1952.
2. Cadena A: *De Empédocles y Darwin hacia una teoría generalizada del conocimiento*. Tesis de Grado, Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Nov. 1990.
3. Cadena A: *Teoría epistemológica de Konrad Lorenz*. En: *Memorias del "Seminario Konrad Lorenz sobre etología"*, Sept. 19, 1991. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Memorias, No. 2, Santafé de Bogotá, 1994.
4. Cadena A: *Ni holismo ni reduccionismo: azar y necesidad*. En: *Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista"*, Mayo 26-28, 1993. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Memorias, No. 1, Santafé de Bogotá, 1994.
5. Darwin Ch: *El origen de las especies*. Sarpe, 1983.
6. Gould SJ: *El pulgar del panda*. Ediciones Orbis, S.A., Barcelona, 1985.
7. Gould SJ: *Propuestas para una nueva teoría general de la evolución*. En: *Revista El Paseante*, No. 13, Ramblas, 1989.
8. Huxley J, Kettlewell HDB: *Darwin*. Salvat Editores, S.A., Barcelona, 1984.
9. Kimura M: *Teoría neutralista de la evolución molecular*. En: *Genética molecular*, 1a. edición. Editorial Prensa Científica, Barcelona, 1987.
10. Shannon CE: *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 1949.
11. Wagensberg J: *La necesidad del azar*. Mundo Científico, 01(32), 1981.
12. Wagensberg J: *Ideas sobre la complejidad del mundo*. Tusquets Editores, Barcelona, 1985.



Especie

Introducción

Si existe un concepto que es objeto de invocación continua en amplias esferas del quehacer humano, y que es aludido en infinidad de formas de comunicación académica e informal, es el de **especie**. La especie, como ente biológico, está en boca e intereses de biólogos, conservacionistas, políticos, economistas y muchas otras personas, desde múltiples puntos de vista.

Es tan común esta palabra en nuestros entornos, que podríamos inclinarnos a pensar que la especie es una de las entidades más fáciles de delimitar y entender en biología. Si no fuera así, ¿por qué todos hablamos de especie? ¿Por qué largos catálogos y monografías de aves de tal o cual país o región? Un gato es un gato, y todos los gatos

son una misma especie. ¿Dónde está, entonces, el **problema de la especie**?

Infortunadamente, aquello de lo que más hablamos no necesariamente es aquello que más conocemos. Y la especie es un problema importante, no sólo en la sistemática y la evolución sino incluso en esferas aparentemente distantes como la conservación, ecología, economía o las leyes. El problema de aceptar una delimitación de especie puede afectar a todos, si el grupo en cuestión tiene algún interés económico, agrícola, médico o biotecnológico.

Desde hace mucho tiempo filósofos y naturalistas han entendido este problema y han propuesto soluciones. Desde la revolución neodarwiniana el problema adquirió mayores dimensiones. Las últimas décadas han sido testigo de propuestas firmes, dominadas principalmente por el concepto biológico de espe-

Fernando Fernández
Universidad Nacional de Colombia

Julio Mario Hoyos
Pontificia Universidad Javeriana

Daniel Rafael Miranda
Universidad Nacional de Colombia
Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

¿es o son?

cie de Ernst Mayr, hasta las nuevas aproximaciones filogenéticas de los cladistas. Como resultado, tenemos un mosaico de definiciones, cada una enfatizando diferentes aspectos (**tabla**); cada definición necesariamente posee ventajas y desventajas.

La definición de especie: una aproximación biológica y filogenética

Que la especie exista o no (o los taxa), es un problema que llega al terreno filosófico y de él no nos ocuparemos ahora. Presentamos en la **tabla** una pequeña muestra de las definiciones de especie, desde comienzos de siglo, para concentrarnos en los conceptos que pueden considerarse de mayor relevancia actual: el concepto biológico de especie (BSC, por su sigla en inglés) y el filogenético (PSC, ídem). El primero fue popularizado por Mayr (1963) y modificado por Mayr y Ashlock (1991), y el segundo por Eldredge y Cracraft (1980).

Como podemos ver, no hay mucha diferencia entre la primera y la última de las versiones del BSC, ya que ambas están fundamentadas en el **aislamiento reproductivo**, por lo que las críticas que se le han hecho siguen siendo válidas. Estas críticas han sido reforzadas por autores modernos, involucrados en un tratamiento diferente de este concepto.

Bock, en 1979, escribe: "Ya que el concepto de especie es no-dimensional, no es posible hablar de edad de las especies u origen de una especie". Esta crítica es recogida por Ax (1987), para quien todo lleva a pensar que una condición básica, y necesaria, para resolver la historia de los organismos vivos, es probar que los taxa objeto de sistematización son reflejos reales de la naturaleza viviente y no, tal vez, una creación arbitraria del hombre. Por tanto, necesitamos por lo menos una definición de especie que nos permita reconocer esta **realidad** directa o indirectamente en la naturaleza.

Es obvio que estas definiciones deben poseer unas condiciones espacio-temporales especiales que permitan incluir a todos los organismos de la naturaleza, con el fin de considerarlos como entidades evolutivas.

El concepto biológico de especie no cumple con algunas de estas características

esenciales, puesto que carece de delimitación espacio-temporal, es decir, es un criterio no-dimensional (Panchen, 1992; Ax, 1987).

La principal objeción de Ax se centra en que el concepto no es suficiente para interpretar la especie como la unidad básica de evolución. En primer lugar, por la falta de delimitación objetiva de las especies en espacio y tiempo.

Como consecuencia de la definición, el BSC puede extenderse sólo a poblaciones que coexisten en tiempo y espacio, y así a especies sincrónicas y simpátricas dentro de las cuales los cruces son posibles en el presente, y entre las que operan de hecho los mecanismos de aislamiento reproductivo.

De esta forma, el BSC deja por fuera cualquier idea acerca de los fósiles como especies, debido a la imposibilidad de analizarlos desde el punto de vista de sus **potencialidades reproductivas**, y por tanto de su capacidad de entrecruzamiento. Entonces los fósiles dejarán de ser considerados especies para pasar a ser tan sólo restos de individuos.

Desde el punto de vista estrictamente espacial, el obstáculo reside en la imposibilidad de identificar poblaciones como de una misma especie si no se establece su realidad de entrecruzamiento, que sólo se puede hacer con trabajo en laboratorio, que no siempre es concluyente, ya que puede presentarse el caso de organismos que produzcan descendientes, pero infértiles más allá de la primera generación.

Para Panchen (1992), el concepto no-dimensional de Mayr de su BSC sería aquel utilizado en considerar una serie de especies simpátricas relacionadas. El interés del taxónomo sería entonces decidir si dos o más poblaciones coexistentes son o no de la misma especie. El énfasis se haría en descubrir diferencias significativas entre ellas y, particularmente, evidencia de **aislamiento genético**.

Para Ax (1987) es más importante aún el escenario temporal del que carece el BSC, debido a que la no-dimensionalidad en este sentido implica que las especies que se reproducen actualmente nunca pudieron ser las del pasado reciente, aunque sean del mismo linaje, ya que lo importante son las poblaciones que son entrecruzables entre sí, y éstas no pueden identificarse en el pasado.

Tabla

PRINCIPALES DEFINICIONES DE ESPECIE*

CONCEPTO	AUTOR	CRITERIO	DEFINICION
Evolutivo	Simpson, 1961	Evolutivo	Conjunto de poblaciones que comparten un destino evolutivo común
Evolutivo	Wiley, 1979	Evolutivo	Linaje individual de poblaciones ancestro-descendiente que mantiene su identidad frente a otros linajes y que tiene su propia tendencia evolutiva y destino histórico
Biológico (BSC) o de aislamiento	Mayr, 1940 - 1942	Aislamiento reproductivo	Grupo de poblaciones naturales real o potencialmente entrecruzables, aisladas reproductivamente de otras
Biológico (BSC) o de aislamiento	Mayr, 1991	Aislamiento reproductivo	Conjunto de poblaciones que comparten un mismo lugar y están reproductivamente aisladas de otras
Biológico (BSC)	Dobzhansky, 1935	Aislamiento reproductivo	La especie es la más grande e inclusiva población mendeliana (población mendeliana: comunidad reproductiva de individuos sexuales con fertilización cruzada que comparten un pool común de genes)
Biológico (BSC)	Grant, 1981	Aislamiento reproductivo	La unidad básica de la clasificación formal
Biológico (BSC)			Los grupos más pequeños consistente y persistentemente distinguibles por métodos ordinarios
Filogenético	Eldredge y Cracraft, 1980; Cracraft, 1983, 1989	Cladístico	Conjunto basal e irreducible de organismos diagnosticablemente distintos de otros conjuntos, y dentro del cual existe un patrón parental de ancestro-descendiente
De reconocimiento	Paterson, 1985	Sistema de fertilización	La población más inclusiva de organismos biparentales que comparten un mismo sistema de fertilización
Cohesivo	Templeton, 1989	Cohesión fenotípica	Conjunto más inclusivo de organismos que comparten los mismos mecanismos de cohesión fenotípica
Ecológico	Van Valen, 1976	Ecológico	Linaje o conjunto de linajes afines que evoluciona en forma independiente y ocupa una zona adaptativa determinada (ocupa un nicho)
Ecológico	Du Rietz, 1930	Ecológico	Las poblaciones naturales más pequeñas permanentemente separadas de otras por una discontinuidad distinta en las series de biotipos
Agámico	Cain, 1954	Reproductivo	Grupo de poblaciones con reproducción uniparental
Selectivo	Slobodchikoff, 1976	Presión de selección	Población genéticamente homogénea que mantiene su coherencia por presiones selectivas
Económico	Ghiselin, 1975	Económico	La más amplia unidad en la economía natural en la cual existe competición reproductiva entre sus miembros
Morfológico (morfoespecie)	Cain, 1954	Semejanza morfológica	Individuos que forman una población morfológica y geográficamente independiente de otras
Paleontológico	Simpson, 1961	Cronológico	Linaje cronológicamente definido
Fenético	Michener, 1970; Sokal, 1973	Numérico	Poblaciones fenéticamente similares por cualquier carácter medible
Pragmático	Cronquist, 1978	Utilitarista	Conjunto más pequeño de organismos diagnosticablemente diferenciables de otros
Folclórico		Folclor	Lo que cada población local, etnia, etc. asimila como "especie"
Autoapomórfico	Queiroz y Donogue, 1988	Cladístico	Unidad más pequeña cladísticamente resuelta (que posee al menos un carácter que la diferencia de otras)
Genético	Lotsy, 1914	Genotípico	Cada genotipo reconocible que puede ser tratado como una especie
Genético	Escuela de Britton y Uvarov	Fenotípico	Cualquier entidad merecedora de un nombre puede considerarse de nivel especie (no referido a subespecies y razas)
Relativista	Mishler y Brandon, 1987	Utilitarista	Lo que cada investigador juzgue para cada grupo bajo su estudio

* La tabla recoge la formulación con la fecha más conocida y/o reciente de tal definición por el autor y no contempla la primera fecha de formulación. Dentro del concepto evolutivo se han separado las ideas de Simpson y Wiley por considerarlas diferentes, lo mismo que las formulaciones de Dobzhansky y Mayr, aunque en ambos casos se utilicen los mismos rútilos.

Procesos y conceptos en evolución

La crítica más clara que se le ha hecho al BSC es la que hace alusión a la imposibilidad de identificar como especies individuos no sexuales y sin fertilización cruzada. Tales organismos formarían clones y la cladogénesis en el sentido normal no podría ocurrir. La posición de Panchen es muy clara en el sentido de que el término **especie** no debe utilizarse sin una cualificación sistemática de tales organismos, posición que compartimos sin reservas. Sin embargo, dentro de las diversas definiciones de especie, ninguna es explícita en esto último.

El BSC entraña otros problemas, como la enmarañada creación y aplicación de términos como **superespecie**, **semiespecie**, **paraespecie**, **subespecie** y toda una variedad de calificativos de especie para ajustar los datos sobre poblaciones y todo el edificio de definiciones bajo la égida del *omnipresente* BSC. Además, existen problemas en la misma estructura del concepto: confunde un producto —el aislamiento—, con el proceso —la especiación—. De otro lado, se presenta el aislamiento reproductivo como la causa de especiación y no como una de las tantas consecuencias de este fenómeno.

La creciente suma de reparos al BSC, junto con el surgimiento y expansión de la escuela cladista de clasificación, han propiciado una alternativa al problema de la definición de especie. En 1980, Eldredge y Cracraft proponen el concepto filogenético de especie (PSC), el cual privilegia la idea de reconocimiento y no la de aislamiento reproductivo (**tabla**). Esta definición obviamente recoge la idea de patrón ancestro-descendiente formulada décadas atrás por Simpson y después por Wiley, que es diferente de la concepción darwiniana de ancestro-descendiente.

El PSC posee ventajas operativas y se desprende de muchos de los problemas del BSC, tales como el aislamiento reproductivo, criterio que ya no es decisivo. Sin embargo, como toda propuesta, no escapa a sus propios problemas y dificultades; por ejemplo, no es fácil definir

diagnosticablemente distinto en especies o poblaciones con amplia variedad. De hecho, una consecuencia extremadamente importante de la aplicación de este concepto en la biología, podría ser la **multiplicación** inmediata del número de especies. Por ejemplo, muchas poblaciones categorizadas como subespecies, cambiarían su status por el de especie, y en grupos donde es común la presencia de especies politípicas (con varias subespecies) se podrían dar **súbitos** aumentos en la diversidad.

Un ejemplo ilustrativo podría ser el de las hormigas de la región neotropical. Según el catálogo de Kempf (1972), se registran 2233 especies, 549 subespecies y 740 variedades dentro de la familia. Aun cuando muchas de ellas sean sinonimizadas sucesivamente, otras tantas adquirirían el status de especie. Asumiendo arbitrariamente que un 50% de estas formas sean *buenas especies*, tendríamos unas 600 especies más, y el total de especies de hormigas neotropicales aumentaría a 2800, es decir, un incremento aproximado del 27%. No se trata sólo de números, pues más especies significan nuevas apreciaciones en ecología, conservación, estudios de especiación, patrones biogeográficos y demás asuntos.

Otro aspecto importante en los anteriores conceptos de especie, está en su influencia sobre el descubrimiento y comprensión de los procesos evolutivos. Para los cladistas el BSC tiende a enmascarar u ocultar procesos evolutivos en las poblaciones, constituyéndose en un obstáculo al estudiar la filogenia.

Como ejemplo de las **consecuencias empíricas** de la aplicación del BSC o del PSC a procesos de diversificación en la naturaleza, veamos brevemente uno de los casos presentados por Cracraft (1989) sobre especiación. Existe un género de aves australianas, *Daphoenositta*, que se ha estudiado con detalle desde hace varias décadas, del cual se conocen cinco grupos bien diferenciados geográficamente (**figura 1A**). Hacia finales de los cuarenta estas cinco poblaciones eran consideradas

La especie es un problema importante, no sólo en la sistemática y la evolución, sino en esferas aparentemente distantes como la conservación, la ecología, la economía o las leyes.

DAPHOENOSITTA

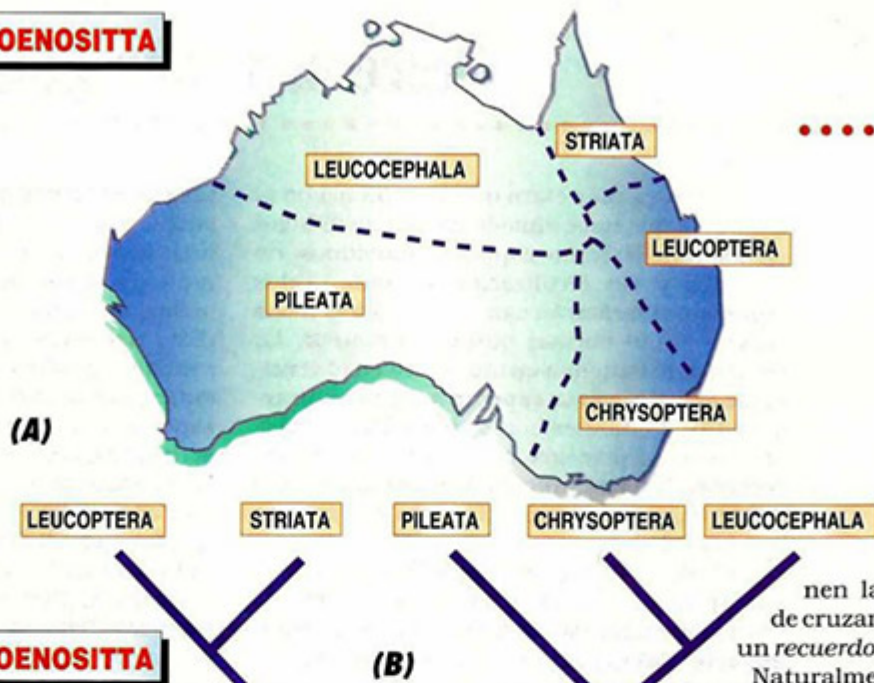


Figura 1. Distribución geográfica (A) e hipótesis de filogenia (B) de las especies de sitelas australianas (género *Daphoenositta*). [Tomado de Cracraft, 1989. En: Otte D, Endler JA (eds.): *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Massachusetts].

alopátricas (sin contacto entre sí) y se definían como cinco especies; estudios posteriores mostraron que sus rangos eran mayores a los conocidos y que incluso estas especies hibridaban en ciertos lugares. La hibridación implicaba la no existencia de aislamiento reproductivo, lo que condujo a algunos investigadores a considerar a todos estos grupos como una sola especie politípica (con varias subespecies), y se llegó a proponer una compleja historia en la génesis, contracción y ulterior expansión de los cinco grupos debido a cambios climáticos en el continente.

Cracraft duda de que este sea un caso ilustrativo del BSC. ¿Cuál es aquí la **unidad de evolución**?, ¿la especie en conjunto o cada una de las subespecies? Un análisis cladístico (figura 1B) muestra las relaciones filogenéticas dentro de los taxa. Esta hipótesis indica relaciones entre las especies que sugieren procesos que en el pasado provocaron una separación de algunas poblaciones que constituirían las actuales especies. Esta propuesta puede compararse con la de otros grupos donde se busca congruencia entre los patrones de relación histórica y la distribución espacial. Al parecer, el análisis filogenético en el género, y la aplicación del PSC, muestra una historia compleja y muy diferente al cuadro observado bajo el criterio del BSC. Colocar todo este proceso bajo la etiqueta de una sola especie enmascara patrones y procesos que merecen la atención del investigador. La hibridación no reforzaría la idea de una sola especie, sino de especies diferentes que retie-

nen la capacidad de cruzamiento como un **recuerdo del pasado**. Naturalmente, no todos los casos se ajustan a la situación expuesta. La inmensa variedad de formas de vida implica procesos y patrones que en muchos casos no se pueden entender fácilmente bajo las miras de las definiciones de especie discutidas. Tanto los adeptos del BSC como los cladistas encuentran buenos ejemplos para defender sus posiciones, pero en estos casos, como en tantos otros, probablemente las conclusiones de los investigadores están sesgadas por los resultados que se espera obtener o por la posición que se defiende.

Ningún investigador puede evitar ver cada teoría, o conjunto de datos, sin el matiz de su propia interpretación.

El concepto de especie, cualquiera que sea, debe incluir (pero no basarse exclusivamente) en su definición el punto de vista de ésta como una unidad de evolución, tal como lo sugiere Wiley (1981), sin que por ello tenga que aceptarse de inmediato su **concepto de especie evolutiva**.

Algunas preguntas acerca de nombres, conceptos e ideas

El problema central de una definición de especie está en lo que esperamos de esta definición; al fin y al cabo hay quienes piensan (e.g. Mishler y Brandon, 1987) que especie es lo que cada investigador piensa que es. Por otra parte, puede ser que, como recientemente lo ha hecho notar O'Hara, el problema de la especie como objeto de definición sea simplemente insoluble: no por falta de conocimiento sino por el problema mismo de la **definición**. ¿Hemos de dejar este problema de lado?

Procesos y conceptos en evolución

Si se habla de distintas cosas, surge la pregunta de si es necesario algún concepto sobre la cosa, en este caso la **especie**. Cuando nos referimos a la naturaleza, vemos en ella una serie de situaciones y fenómenos continuos, sin límites o distinciones entre ellos; a su vez, vemos una serie de discontinuidades y diferencias que nos obligan a pensar que dentro de ese mar casi homogéneo existen diferencias que se pueden hacer explícitas, y por tanto puede aplicarse un sustantivo a ellas para comunicarnos. Tal diferenciación entre pedazos del mundo es un concepto referencial, dado por el marco o el instrumento para observar. Tomemos el caso de una fotografía en tres visiones distintas: a 100 metros de distancia, a distancia normal o vista bajo el estereoscopio. De hecho, los organismos poseen una definición espacio-temporal y la única al alcance del investigador es el aquí/ahora. Una unidad es, en relación con las demás partes, de acuerdo con **aquello (propiedades)** que posee la unidad y no los demás o viceversa, pero esta diferenciación que nos permite distinguir en primera instancia **algo** de los **demás** nos ciega a otras propiedades que unen y distinguen las partes.

La respuesta a la pregunta hecha antes es afirmativa, ya que no es posible hablar de un continuo, sino que debe aplicarse un criterio (cualquiera) de reconocimiento de la realidad; pero algunos conceptos (todos) sobre la diferenciación ocultarán parte de los fenómenos que unen y desunen las partes, ya que distinguir es relacionar (se es en relación con, y nunca en el vacío); dependiendo, además, del nivel de referencia/resolución del observador y siempre ligado al que observa.

Así, si consideramos la especie una metáfora para referirnos a la realidad continua, de tal forma que exista un nexo comunicativo entre los seres humanos, se darán mejores o peores formas de enfrentarla. He aquí algunas guías para una metáfora apropiada a las condiciones:

1. Aunque se supone que el criterio (concepto vs. definición) debe ser operativo, debe a la vez sospecharse de la alta instrumentalización de la idea.

Corolario: Los criterios deben asumirse o suponerse, y no pueden ser hechos explícitos de facto en la descripción de la especie; no deben ser usados, a riesgo de vivir asumiéndolo todo.

2. Cualquiera que sea el concepto, debe definir clara y explícitamente los límites de

aplicación, tanto a nivel de resolución/marco de referencia, como de las circunstancias espacio/temporales de los organismos en cuestión.

3. Ya que no se puede privilegiar un único punto de vista para la definición de especie, debe tomarse alguno como referencial y clarificarse en relación con quién o quiénes es o son especie o especies.

¿Existe (o existirá) algún concepto que defina tales problemas?

Las metáforas basadas en lenguaje natural «agotan» la verdadera dimensión del concepto y se convierten en teorías o modelos totalmente aceptados que olvidan la labor temporal de la metáfora, y en algunos casos se llega a plantear la *ontología de la especie*.

A manera de cierre de la discusión se pueden plantear tres soluciones:

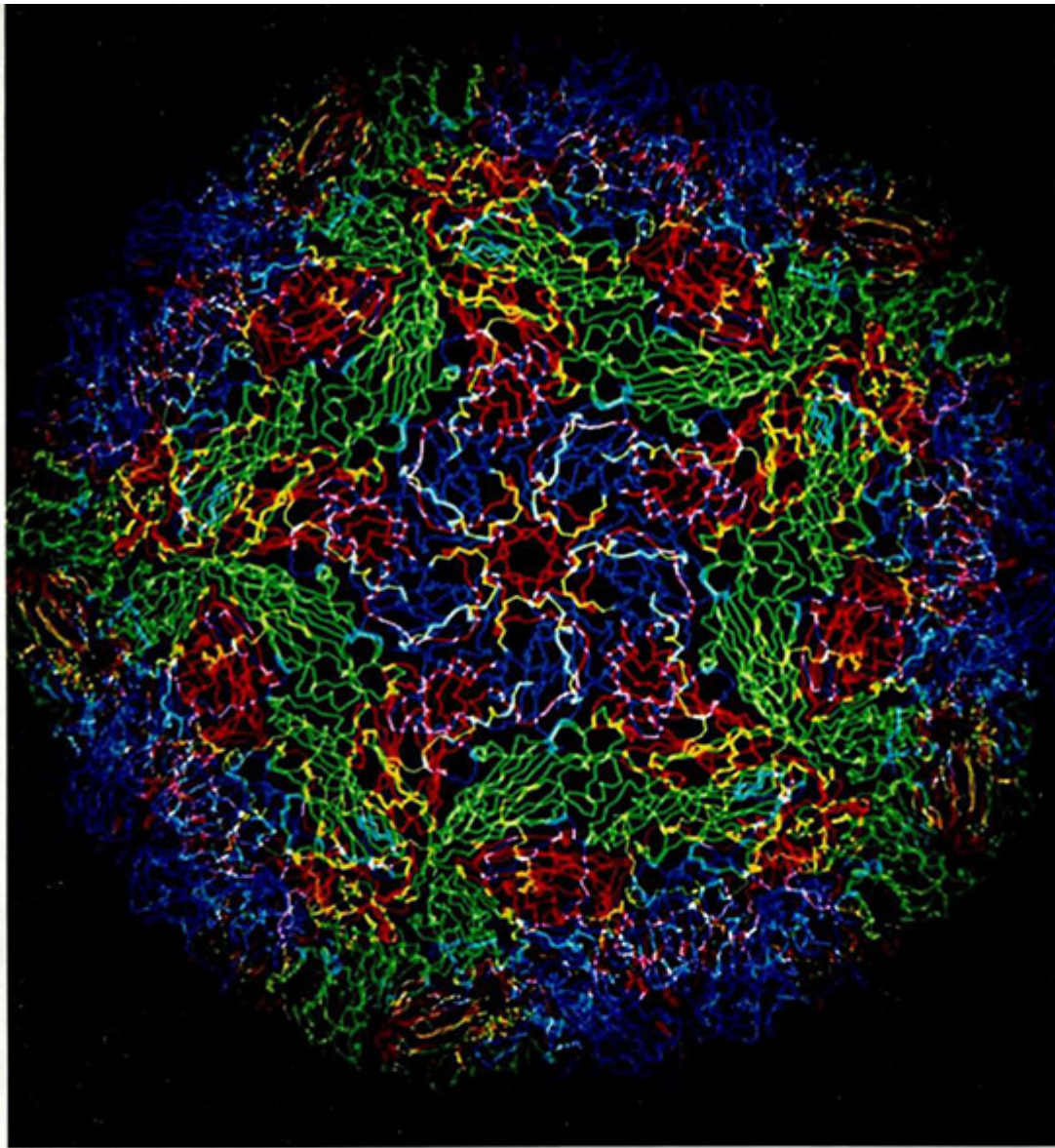
1. Llegar a un concepto **unificado** de especie que sea aplicable a todos los grupos y las situaciones de los seres vivos, tal como lo pretendía Mayr a través del BSC. Aunque este parece ser el ideal de algunos, la evidencia acumulada se aleja de tal desideratum.

2. Eludir el problema y no preocuparse por definir la especie.

3. Generar una definición para cada grupo o situación biológica, que puede ser quizá la mejor respuesta. Obviamente, para cada caso se deben clarificar los límites espacio-temporales de la definición. Esta última apreciación indica que las especies no son comparables al considerar distintos trabajos o puntos de vista, aspecto que está en contraposición con la primera propuesta. Quizá esta sea la mejor recomendación para el trabajo transdisciplinario: varias concepciones que permiten un trabajo enriquecido desde múltiples perspectivas.

Lecturas adicionales

1. **Ax P:** *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the Basis of Their Phylogenesis.* John Wiley and Sons, Chichester, 1987.
2. **Mayr E, Ashlock P:** *Principles of Systematic Zoology.* McGraw-Hill, U.S.A., 1991.
3. **Panchen A:** *Classification, Evolution, and the Nature of Biology.* Cambridge University Press, U.S.A., 1992.
4. **Eldredge N, Cracraft J:** *Phylogenetic patterns and evolutionary process.* Columbia University Press, U.S.A., 1980.
5. **Wiley EO:** *Phylogenetics. The theory and practice of Phylogenetic Systematics.* Wiley & Sons, New York, 1981.



Los virus para el e

Andrés Moya
Alma M. Bracho
Departamento
de Genética,
Facultad de Biología,
Universidad
de Valencia
Valencia, España

Figura. Estructura tridimensional del serotipo C del virus ARN de la fiebre aftosa.

La individualidad genética y el éxito evolutivo

La biología siempre ha tenido por delante, cuando se ha enfrentado al problema de la explicación, el reto de la complejidad, especialmente la complejidad de formas o estructuras. La biología, según García-Bellido², estudia formas (moléculas, células y organismos), sus interacciones y transformaciones. La complejidad de formas puede abordarse de manera numérica, simplemente evaluando el tipo y número de estructuras que aparecen dentro y entre diferentes niveles de organización biológica. Se trata de un interesante ejercicio que nos va a llevar a una conclusión relevante. Hay cuatro nucleótidos, y sesenta y cuatro codones para el código genético universal. Son constantes. La longitud de las secuencias nucleotídicas de los genes, en cambio, varía enormemente, desde apenas una centena hasta varios órdenes de magnitud mayores. También es variable el número de genes en los diferentes organis-

mos, aunque el rango de variación no es tan elevado como en el caso anterior. El rango para el número de clases de células, tejidos y órganos no va más allá de uno a unos cientos. Cuando accedemos al rango en individuos nos encontramos desde especies con número mínimo a especies con cifras astronómicas. Lo mismo puede decirse del rango de variación del número de especies, que, siendo menor que el rango de variación del anterior nivel, va desde pocas especies para grupos concretos, a grupos millonarios. Si seguimos con escalas superiores, encontramos que el número de categorías taxonómicas disminuye, así como el rango de variación de las mismas.

El ejercicio del que hablábamos anteriormente es el de tomar los máximos correspondientes a los diferentes conjuntos establecidos para los diferentes niveles de organización biológica y compararlos. El resultado es el siguiente: si hacemos abstracción de las categorías para clasificar por niveles de organización y comparamos solamente los números

de ARN como modelos udio de la evolución experimental

máximos a que tales categorías nos han llevado, observamos el carácter preponderante, numéricamente hablando, que tienen los individuos. En comparación con ellos, hay pocas clases de nucleótidos, pocos codones, pocos genes, pocos tipos celulares, tejidos y órganos, pocas especies y categorías taxonómicas superiores. La forma de la distribución de este número no es necesariamente piramidal, pero el máximo de estos máximos es indudable que corresponde al individuo. Se puede argumentar que esta clasificación por máximos es falaz, atendiendo a que la introducción de nuevas categorías en la clasificación haría que el máximo correspondiera ahora a una nueva categoría. Por ejemplo, si introducimos la categoría de especie molecular, nos encontramos con que el máximo en un momento dado de una molécula concreta, relevante biológicamente, puede ser varios órdenes de magnitud mayor que la del número de individuos de la especie más numerosa. O también el número de células de un organismo, o el número de un tipo celular concreto.

Hay, no obstante, un criterio auxiliar para seguir haciendo preponderante el número de individuos de una especie. Se trata de cualificar el número de individuos, o individualizar. De una especie molecular dada pueden haber cifras astronómicas en un momento dado, pero son formas de un tipo dado. Lo mismo puede decirse de, por ejemplo, el número de células de un tipo dado. Es otra cuestión decidir qué es eso de individualizar, y es motivo de preocupación de más de un biólogo¹. Parece el individuo un éxito evolutivo, una conquista, al menos numéricamente hablando. La teoría de la selección natural, aunque no exclusivamente ella, puede darnos cumplida respuesta a por qué las especies varían tanto numéricamente, y ello tiene que ver con el éxito relativo, en términos reproductivos, que tienen los individuos componentes de unas frente a otras⁷. La individualidad biológica es, en buena medida, individualidad genética, formada por un conjunto de genes, con sus variantes alélicas más o menos particulares.

La individualidad es una propiedad de las entidades biológicas, y tiene nombres particulares dependiendo del nivel de organización biológica en el que nos movamos. Si atendemos a la individualidad genética, la forma de reproducción clonal, que asegura copias idénticas en los descendientes, puede hacernos suponer que especies con esa forma de reproducción carecen de la propiedad. Esto no es absolutamente cierto, pues los cambios mutacionales que acontecen en los descendientes hacen que, con el tiempo, exista diferenciación genética. El grado de individualidad genética de una especie se puede plantear teóricamente en términos de probabilidad, de forma tal que especies donde dos de sus individuos, tomados al azar, son idénticos, son especies de individualidad genética nula, y especies donde dos de sus individuos al azar son totalmente distintos constituirían especies de individualidad genética uno. Ambos extremos son difíciles de conseguir. La mutación en uno hace distintos dos individuos que, por ejemplo, vienen clonalmente de un ancestro. Las relaciones de parentesco genético hacen que el otro extremo sea difícil también, pues un porcentaje de los genomas de dos individuos será idéntico al proceder de un ancestro común hace una cantidad dada de tiempo.

Los virus de ARN

Parece, por tanto, que el número de individuos, matizado con la individualidad genética, suponen un logro y definen el éxito evolutivo. Si nos atenemos a este doble criterio encontramos que los virus de ARN han tenido gran éxito evolutivo. Siguiendo el criterio de número, difícilmente vamos a encontrar concentraciones mayores de partículas por unidad de volumen que las que se estiman para este tipo de estructuras. El tamaño, puede pensarse, ha debido actuar negativamente en contra del criterio de número, pues, en general, grandes tamaños requieren grandes recursos, y pequeños tamaños recursos menores, de tal suerte que para la misma unidad de volumen de recursos podemos

El número de individuos, matizado con la individualidad genética, suponen un logro y definen el éxito evolutivo.

tener mayor número de los que son de menor tamaño. Pero parece cierto, también, que la individualidad genética, en general, acompaña más a los individuos de mayor tamaño, matizando apropiadamente el éxito numérico del que hablábamos antes. Los virus de ARN constituyen estructuras de gran éxito en ambos sentidos: por su capacidad de generar grandes números en poco tiempo y espacio y, lo que puede ser más interesante, son de un elevado grado de individualidad genética.

De la primera propiedad no es necesario dar detalles. Sólo hay que mirar datos relativos a la productividad en los sistemas de reproducción clonal y asexual. Pero sí merece algún detalle ir en torno a la segunda propiedad. El elemento clave para entenderla es la tasa de mutación. Un virus de ARN tiene alrededor de 10 kilobases, con estructura y modo de reproducción variable, en cuyos detalles no entramos. Lo cierto es que, siendo conservadores, una nueva partícula viral tendrá al menos 1 de cada 10.000 nucleótidos distinto del de la secuencia original. En otras palabras, la probabilidad de que dos nucleótidos, original y derivado, sean distintos es 10^{-4} . (Es importante hacer notar, no obstante, que hay estimaciones del orden de 1 cambio cada 100 nucleótidos y otras de 1 cambio cada 1000 nucleótidos).

Con arreglo a nuestro criterio, y teniendo en cuenta que es despreciable la probabilidad de que el nucleótido mutado sea el mismo en dos partículas virales descendientes, nos pone ante la situación de que si una partícula viral infecta una célula, las eventuales cien partículas virales descendientes serán distintas en un nucleótido entre sí y con respecto a la partícula paterna. En otras palabras, tendremos un nivel uno de individualidad genética en nuestra población. La razón

que explica tan elevada tasa de mutación es que la polimerasa viral, la molécula encargada de la replicación del virus, no tiene un sistema de reparación de errores, como el de las polimerasas que replican ADN, que corrija la incorporación errónea de nucleótidos en la replicación de la cadena paterna. Un virus de ARN no puede llevar volúmenes de información muy superiores al número de kilobases antes mencionado. Su propia capacidad de generar mutaciones a alta frecuencia le llevaría a perder la capacidad de tener codificados eficazmente todos y cada uno de sus genes si tuviese tamaño mayor. Hay una conocida relación entre el tamaño máximo que puede tener un genoma y la tasa de mutación a la que está sometido. Es lo que se conoce como umbral de error⁵. Los virus de ARN, como posiblemente otras estructuras replicativas en las primeras fases de la evolución prebiótica, tienen unos límites de tamaño y, por tanto, de complejidad genética.

¿Por qué la individualidad genética es clave de éxito evolutivo?

Nada nuevo decimos que no esté enmarcado dentro del programa neodarwinista de investigación. Estudios clásicos en *Drosophila* han mostrado que la variabilidad genética, un parámetro estimable en las poblaciones, tiene un papel predominante en el éxito relativo de las mismas frente a situaciones que supongan nuevas adaptaciones. De hecho, el éxito de la relativamente más alta individualidad genética de una población o especie de *Drosophila* frente a otra se traduce en una mayor productividad de individuos por unidad de recurso. No obstante, el problema asociado a este tipo de trabajo con organismos es el de la nítida dilucidación de

VIRUS DE ARN DE CADENA "MAS"



VIRUS DEL MOSAICO DEL TABACO



REOVIRUS

VIRUS DE ARN BICATENARIO



PICORNAVIRUS

Procesos y conceptos en evolución

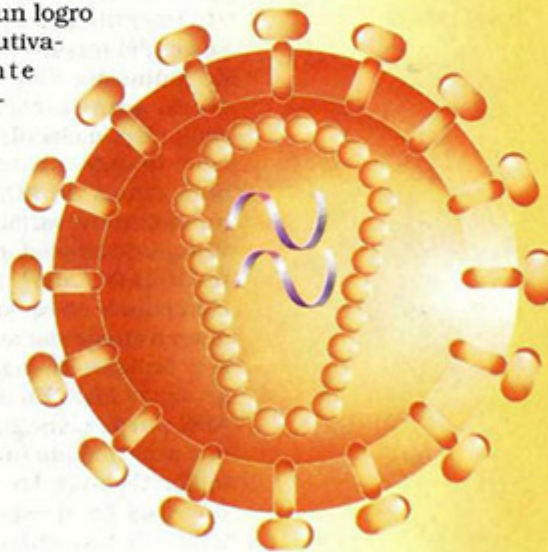
cuáles son los genes que están contribuyendo a que, genéricamente, exista tal incremento en la productividad relativa. Y segundo, de la presencia continua de tal variación se hace una extrapolación muy verosímil, que está avalada por infinidad de ejemplos tomados de la historia evolutiva, a saber: se puede llegar a nuevas situaciones biológicas, incluso nuevas especies. Sin embargo, dos cuestiones hacen siempre duro el programa neodarwinista: una es determinar cuáles son los cambios genéticos que se han producido y que implican mayor éxito selectivo, y la otra es demostrar que la acción continuada de la selección de una población frente a la otra, pueda tener relevancia evolutiva como la que, por otra parte, se observa cuando se mira la historia evolutiva misma, y que lleva a pensar de una manera muy consistente que, por ejemplo, la aparición de nuevas especies es producto de la acción positiva de la selección diferencial a favor de poblaciones más variadas genéticamente. Es el clásico problema de que no hay experimentador que pueda vivir los tiempos geológicos necesarios para asistir a la transformación explicable en los términos que supone la teoría de la selección natural.

El estudio de los virus de ARN puede ayudar en gran medida a la resolución de estos dos problemas. El primero, el de la complejidad genómica, queda reducido necesariamente, pues hay unos límites impuestos a la capacidad de los virus de ARN de poder generar sistemas más complejos, en términos de longitud genómica. Pequeños genomas permiten abordar el problema de cartografiar qué cambios genéticos están determinando cambios en la capacidad reproductiva de una estructura viral, mejor que en genomas estructural y funcionalmente mucho más complejos, donde siempre se puede argumentar el papel desempeñado por la ontogenia (es decir, el desarrollo), así como la relevancia

de la individualidad genética. Por tanto, el problema de las leyes de transformación que regulan el paso del genotipo al fenotipo, y que ponen de manifiesto que no se pueden hacer fáciles extrapolaciones de un espacio al otro sin conocer las citadas leyes⁴, queda sustancialmente mitigado con este tipo de organismos, puesto que, o bien la correspondencia es bastante biunívoca, y un cambio a nivel genotípico supone un cambio a nivel fenotípico, o es menos difícil la determinación de la relación entre ambos tipos de cambios que en organismos más complejos.

La segunda cuestión es la de la experimentación. La individualidad genética de los virus de ARN es bastante general, y esa propiedad es similar a la de organismos más complejos, aunque sea un logro evolutivamente con-

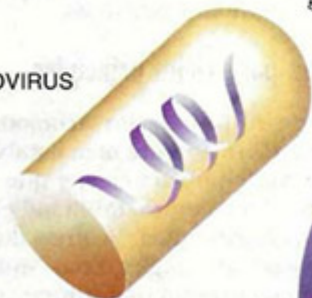
CELULA
HOSPEDERA



VIRUS DE
IMUNODEFICIENCIA
HUMANA

RETROVIRUS

RABDOVIRUS



VIRUS DE ARN
DE CADENA
"MENOS"



ORTOMYXOVIRUS

Un virus de ARN

puede conseguir

en un año los cambios

que experimenta

un organismo de

ADN en un millón

de años.

vergente. La cuestión es si podemos probar los efectos evolutivos, en las poblaciones de virus de ARN, de la citada propiedad, por ejemplo disponiendo de poblaciones con diferente grado de individualidad (variabilidad genética). La cuestión se puede enfocar de otra manera, y es recurriendo a la tasa de mutación y a la acumulación (fijación) de mutaciones con el tiempo. Un virus de ARN puede sufrir,

en un período de un año natural, cambios genéticos equivalentes a los que sufriría un organismo de ADN en un millón de años.

El razonamiento es el siguiente. Entendemos por sustitución nucleotídica el proceso por el cual un cambio mutacional de un nucleótido se extiende o fija a toda la población o especie. La comparación de conjuntos de genes de un virus ARN aislados en momentos diferentes proporciona estimaciones de sus tasas de sustitución nucleotídica del orden de 10^{-3} sustituciones por nucleótido y año (como se ve, del mismo orden también que la tasa de mutación; Kimura³ es una excelente referencia para entender la teoría neutral de la evolución molecular). La misma aproximación, llevada a cabo con grupos de genes de organismos de ADN de diferentes especies, aunque muy variables en sus tasas, provee valores de alrededor de 10^{-9} sustituciones por nucleótido y año⁶. A escala molecular la lección parece clara: los genomas de ARN consiguen transformaciones evolutivas en tiempos seis órdenes de magnitud más bajos que los genomas ADN. En otras palabras, un virus de ARN puede conseguir en un año los cambios que experimenta un organismo de ADN en un millón de años. La capacidad exploradora de un virus en el espacio de secuencias es un millón de veces mayor, para la misma unidad de tiempo, que la de un organismo de tipo ADN. Lo interesante en este caso es que la unidad de tiempo puede ser aceptable para un observador humano: podemos llegar a observar grandes acontecimientos evolutivos en el mundo de los virus de ARN.

Hay evidencias de la historia evolutiva de los virus de ARN que hacen verosímiles las cifras que estamos dando. En la actualidad la mayor parte de las patologías humanas, animales y vegetales que resisten con persistencia a los tratamientos con vacunas proceden

de organismos de tipo ARN (gripe, hepatitis, sida, fiebre aftosa, tristeza del naranjo, por poner algunos ejemplos). Incluso somos capaces de apreciar la supuesta aparición espontánea de nuevas patologías que, muchas veces, vienen asociadas con la identificación de un nuevo tipo viral. En consecuencia, no resulta descabellado pensar que los virus de ARN, en especial si están desarrollando estrategias de resistencia frente

al sistema inmune o sistemas de vacunación, lo que hacen es sondear en su espacio genotípico, a una velocidad mucho mayor que organismos tipo ADN. La lección evolutiva puede ser importante, y también su conexión con la génesis de novedades evolutivas, incluidas especies virales nuevas (si es que es definible en estos términos).

Tenemos unas entidades altamente individualizadas, que generan poblaciones muy heterogéneas desde el punto de vista genético. Para describir la heterogeneidad se habla de las poblaciones de virus de ARN como cuasiespecies, término acuñado inicialmente por Eigen y que ha tenido relativo éxito en el campo de la literatura virológica sobre variabilidad genética. La lección que se extrae de la observación a corto plazo de los cambios genéticos de los virus de ARN es que la selección darwiniana parece tener un papel preponderante en la evolución de estas entidades, de tal manera que la fijación de mutaciones (sustitución nucleotídica de la que hablábamos antes) se produce como consecuencia de la superior ventaja selectiva de variantes que aparecen con cierta periodicidad. Su frecuencia, relativamente alta, hace difícil el camino de la investigación a aquellos grupos empeñados en el desarrollo de vacunas antivirales.

Nuevas entidades para viejos principios

Los virus de ARN parecen acomodarse bien a principios teóricamente bien establecidos en la genética de poblaciones, y que han tenido, o tienen, difícil contrastabilidad experimental en otros organismos. Veamos dos de ellos. Uno es el conocido en inglés como «Muller's ratchet» y que nos permitimos traducir como *rueda dentada de Muller*. El principio indica que una población finita de organismos con reproducción asexual, una vez que pierdan,

Procesos y conceptos en evolución

como consecuencia de un cuello de botella, la clase de organismos con menos mutaciones, pasarán a formar una población con menos eficacia que la población original, precisamente porque la mayor parte de las mutaciones existentes son de tipo deletéreo. Cuando virus de ARN han sido sometidos a tal tipo de dinámicas experimentales, haciendo pasar a sus poblaciones por cuellos de botella periódicos, se ha observado una caída sistemática en la eficacia de las poblaciones, en una forma funcionalmente dependiente del tamaño efectivo de la población, parámetro muy sensible a la presencia de cuellos de botella.

El juego evolutivo no se ha acabado aquí. Esas mismas poblaciones, con una gran merma en su eficacia biológica, han sido sometidas, de nuevo, a grandes expansiones o crecimientos exponenciales, aprovechando en buena medida todo el potencial de los virus de ARN para generar variantes esporádicas con gran eficacia. En tales circunstancias se ha podido comprobar la recuperación de eficacia de las poblaciones. La recuperación ha sido tan rápida y espectacular como lo fue la pérdida. Y todo en intervalos de tiempo accesibles a un experimentador humano. Se ha podido comprobar, adicionalmente, que agrupados en clases, por su proximidad genética, los componentes de una población viral sufren incrementos progresivos en la eficacia de su adaptación al medio celular donde viven, con respecto a las clases de partida. En otras palabras, no sólo hay competencia viral, pues las clases difieren en eficacia entre ellas, sino que las clases en cuestión cambian más o menos a la par, y siempre en incremento, su eficacia, hasta el momento en que aparece una mutación de gran eficacia en una de ellas, que determina la desaparición rápida del resto de clases, simplemente porque son mucho más efectivas en su capacidad de dejar réplicas. El incremento en eficacia de las clases virales de una forma paralela está conforme con la hipótesis de la Reina Roja, de gran trascendencia, por ejemplo, para la comprensión de la evolución de especies que compiten por recursos similares en los ecosistemas naturales. El hecho de que una clase viral desplace al resto está conforme con el principio de exclusión competitiva.

Contingencia y teoría evolutiva

La historia evolutiva es contingente. Certo, no parece ser fácil encontrarse con regularidades o repeticiones en la historia evolutiva.

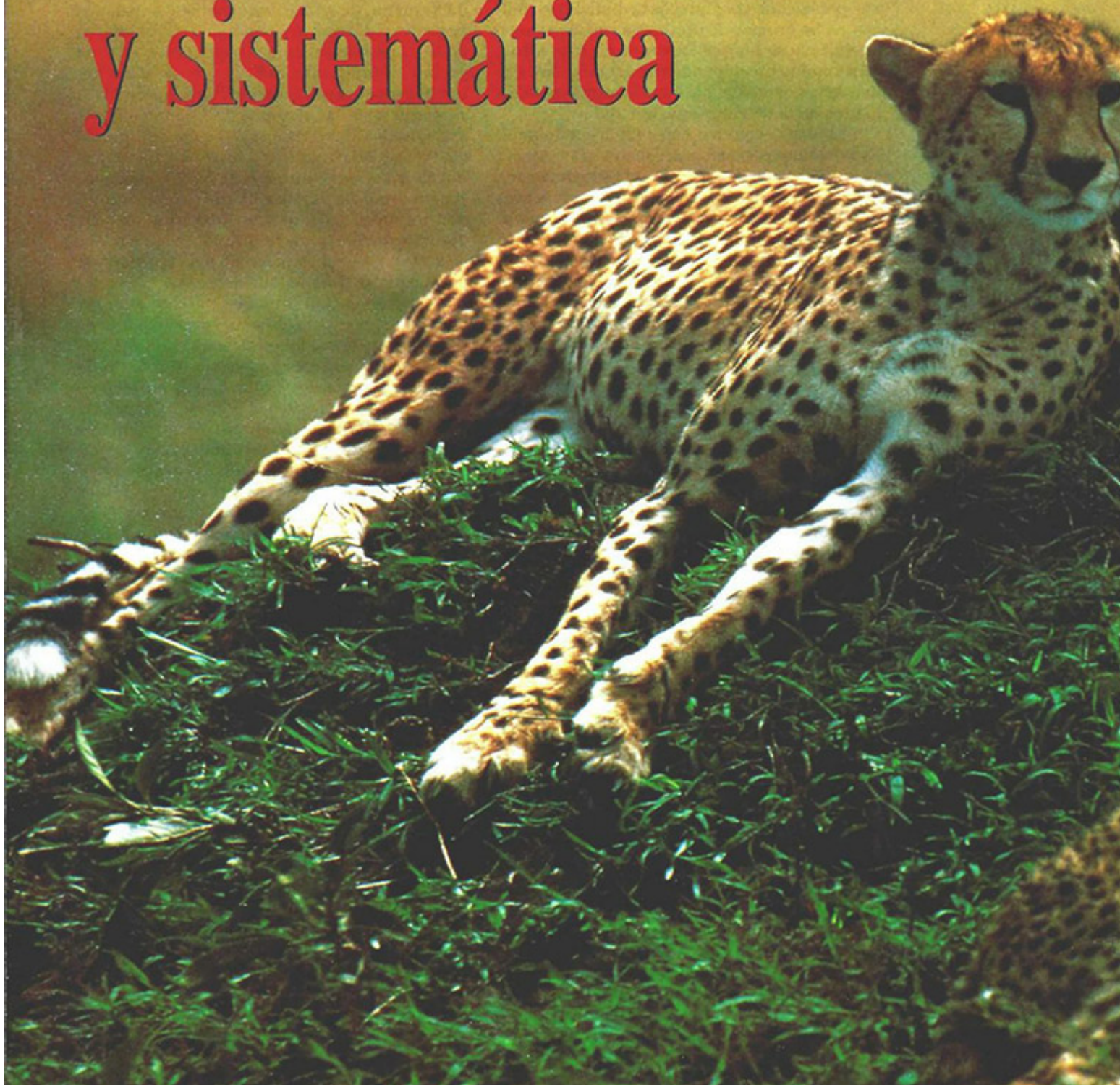
Por ello no podemos garantizar que los mismos principios darwinistas que parecen controlar la evolución de los virus de ARN sean aplicables a organismos más complejos. Pero tenemos una serie de observaciones que nos pueden llevar a una conclusión relevante, aunque sea por inducción. Así, si a) tenemos evidencia experimental de que los virus de ARN operan en forma darwiniana, de que generan transformaciones evolutivas relevantes siguiendo la selección natural; b) tenemos evidencias, más difíciles de probar estadísticamente, de que la selección también opera en organismos basados en ADN; c) vemos que la numerosidad, junto con la individualidad genética, parecen ser propiedades comunes de éxito evolutivo en entidades tan alejadas como un virus de ARN, una bacteria, un protozoo, un insecto o la especie humana; entonces ¿por qué no podemos razonar inductivamente y decir que la evolución por selección natural es la teoría más consistente para explicar el cambio biológico?


La observación b) puede parecer muy reductiva y hacer poco énfasis en todo lo que se conoce sobre la evolución clásica de las diferentes especies. Pero la observación b) junto con la c) tratan de poner de manifiesto que los diferentes niveles de organización biológica por debajo del individuo son logros evolutivos parciales que han llevado a la individualización, de tal forma que individualidad tienen virus de ARN, bacterias, protozoos y organismos unicelulares, pero no la tienen aquellas organizaciones biológicas por debajo del nivel de individuo pluricelular ni, por supuesto, por encima de él.

Literatura citada

1. **Buss L:** *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1987.
2. **García-Bellido A:** *Genética del desarrollo y de la evolución*. *Arbor* CXLVII: 97-110, 1994.
3. **Kimura M:** *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
4. **Lewontin RC:** *Las bases genéticas del proceso evolutivo*. Ed. Omega, Barcelona, 1974.
5. **Maynard-Smith J:** *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford, 1989.
6. **Nei M:** *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, 1987.
7. **Williams GC:** *The Units of Selection*. Oxford University Press, Oxford, 1993.

Filogenia y sistemática





Existen múltiples formas de ver y estudiar la evolución. Tradicionalmente hemos acudido, y lo seguimos haciendo, a importantes fuentes de información como la morfología comparada y el registro fósil. Pero recientemente se han propuesto nuevas metodologías —como el cladismo o el uso de técnicas de biología molecular— para responder a la inquietud de las relaciones de parentesco de y entre los organismos. Ritmos y mosaicos en evolución, el problema de los fósiles y la conciliación entre datos morfológicos y moleculares, constituyen los artículos de esta sección.

Filogenia genómica en mosaico

Daniel Piñero

Departamento de Ecología Evolutiva,
Centro de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D.F., México

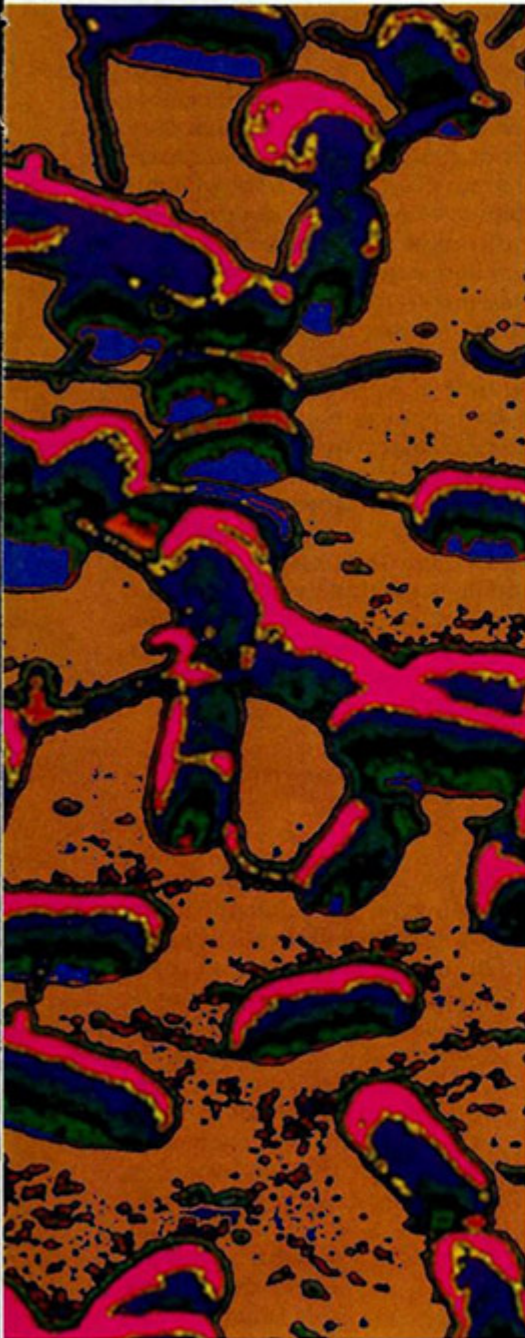
Mosaico está definido como lo relativo a Moisés, según el diccionario. Otra acepción es que el nombre proviene de un verbo que quiere decir relativo a las musas. Por último, el diccionario dice que un mosaico es aquello que está compuesto de piezas de diferentes colores. En la teoría evolutiva, el origen en mosaico significa que las diferentes partes de un individuo tienen orígenes distintos (Ridley, 1993). Esta es la historia de los diversos orígenes de los genomas de bacterias fijadoras de nitrógeno en frijoles.

Los frijoles y sus bacterias

Hay cuatro especies de frijoles que se cultivan, *Phaseolus vulgaris*, el frijol común, *Phaseolus acutifolius*, frijol de zonas áridas norteamericanas, *Phaseolus lunatus*, el frijol de zonas bajas, y *Phaseolus coccineus*, el frijol de alta montaña que además sobrevive varios años⁷. Hasta hace poco se habían estudiado muy pocas poblaciones de *Rhizobium* que hacen nódulos en las raíces de los frijoles y fijan nitrógeno. Cada bacteria aislada de frijoles se denominaba *Rhizobium phaseoli*. De la misma manera, las bacterias aisladas de habas (el género *Vicia*) se llaman *Rhizobium viciae*. Esta era una clasificación ecológica de los tipos de bacterias.



en bacterias fijadoras de nitrógeno



Las clasificaciones de las especies

Existen otras maneras de clasificar a las especies de plantas y animales. Por ejemplo, se podrían clasificar por la apariencia (la existencia de pelo, de vértebras y de placenta describe a los mamíferos; la existencia de flores con partes masculinas y femeninas describe a las plantas, etc.).

Una de las formas más aceptadas por los evolucionistas para clasificar a las especies de plantas y animales es mediante sistemas de clasificación que tomen en cuenta el origen de las especies. Así, bajo este sistema, la clasificación de especies cercanas se hará con base en si tuvieron un ancestro común más reciente que con otras especies (figura 1). Así, por ejemplo, el hombre comparte un ancestro común más reciente con los perros que con los peces. Mientras que con los perros, el ancestro común más reciente vivió hace entre 50 y 100 millones de años, el ancestro común más reciente entre nosotros y los peces vivió hace aproximadamente 300 a 400 millones de años. Por eso en las clasificaciones estamos más cerca del perro que del pez.

No hay que olvidar que además es común encontrar una correlación entre la similitud en la apariencia de dos especies y el tiempo des-

de que existió el ancestro más reciente de ambas. Es decir, las clasificaciones basadas en la morfología normalmente son indicadores de la historia evolutiva de las especies.

La clasificación de las bacterias fijadoras de nitrógeno

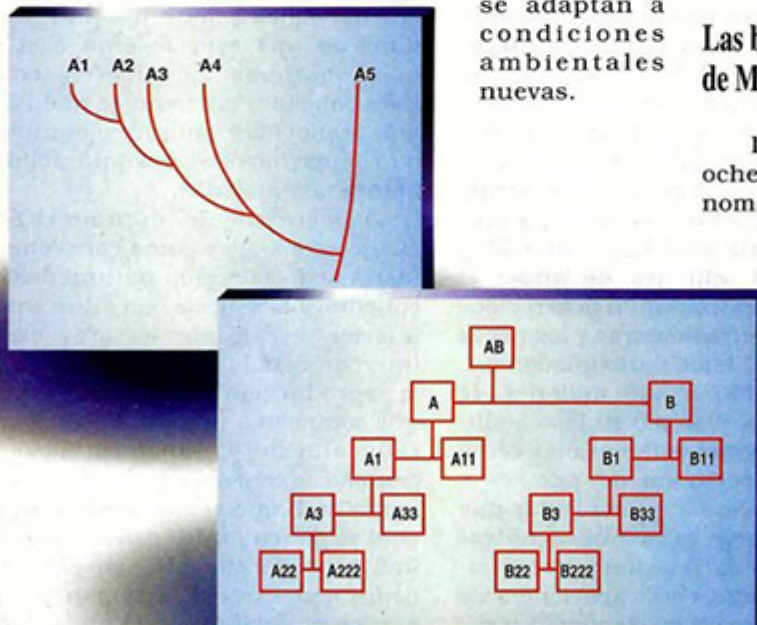
En algunos casos, como el de las bacterias fijadoras de nitrógeno, la clasificación se hace con base en características metabólicas y de apariencia de las colonias que se forman en una caja de Petri en medio de cultivo⁴. Por ejemplo, si una bacteria crece en este o aquel aminoácido, si crece o no con cierto metal, si produce cierto polisacárido, entonces se describe como una cierta especie. En particular, *Rhizobium* se define como una bacteria aislada de nódulos fijadores de nitrógeno en leguminosas, que crece en un medio especial (PY, de que está compuesto) y forma colonias mucilaginosas normalmente de color crema.

La especie como un mosaico de genes

El concepto de especie se ha ido haciendo cada vez más abierto durante la segunda mitad de este siglo (Ridley, 1993). En los siglos XVIII y XIX la concepción de especie era tipológica y muy fija (todos los individuos de una especie eran casi iguales y había barreras muy fuertes entre ellas). Este concepto proviene de que las especies más conocidas entonces eran mamíferos que tienen barreras bastante sólidas que las mantienen aisladas.

Posteriormente, durante el primer tercio de este siglo y como consecuencia de la teoría de la selección natural de Darwin, se concibió a la especie con alta variabilidad al interior y en la que los individuos podían intercambiar material genético a través de la reproducción sexual. Se dice, entonces, que comparten una poza génica común. En este contexto, la dinámica filogenética del genoma se concebía de la misma forma, pero había un límite al mecanismo por medio del cual se ponen juntos genes diferentes en un individuo. Por ejemplo, consideremos el caso de los genes que determinan el color de los ojos en el hombre. Si un individuo tiene un padre con los ojos claros y la madre es de ojos oscuros, entonces él tendrá una de las copias de ese gen (alelo) igual a su madre y la otra igual a su padre. En otras palabras,

Figura 1. La reproducción sexual (representada en la parte inferior de la figura) genera árboles familiares que unen distintos linajes (el linaje A y el B) en un solo individuo (marcado aquí como AB). Este proceso es opuesto al fenómeno de diferenciación entre clones distintos (parte superior de la figura), que a medida que la evolución avanza hace cada vez más diferentes a los clones.



los orígenes de los dos alelos serán diferentes (figura 1), pero la reproducción sexual los pone juntos y forma combinaciones novedosas que pueden enfrentar condiciones ambientales distintas.

Es la reproducción sexual el mecanismo por medio del cual se ponen juntas nuevas combinaciones, pero debe ser ayudado por otros fenómenos evolutivos. Por ejemplo, si las poblaciones con cierta característica son asiáticas y hay migración de individuos a África, donde esa característica no existe, entonces, a través de la reproducción sexual, la poza génica africana puede incorporar la característica asiática. El individuo, la población y la especie son entonces mosaicos de genes provenientes de sus ancestros, ya sean éstos sus ancestros individuales, los abuelos, tatarabuelos, etc., las poblaciones ancestrales de ellas pero pertenecientes a la misma especie, o las especies que dieron lugar a la especie que nos interesa o que estamos estudiando. Los mecanismos de migración y reproducción sexual generan estos mosaicos que desde el punto de vista evolutivo son «provenientes de las musas», en el sentido en que son experimentos nuevos o nuevas creaciones génicas que en algunos casos se adaptan a condiciones ambientales nuevas.

El genoma de las bacterias fijadoras de nitrógeno

Rhizobium, y en particular *Rhizobium phaseoli* (que hace nódulos y fija nitrógeno en frijol), tiene un genoma sencillo como muchas de las bacterias que conocemos. Tiene un cromosoma circular (figura 2) y otros elementos genómicos también circulares que se llaman plásmidos. De los plásmidos de *Rhizobium* sólo nos interesa uno para fines de este trabajo, el llamado plásmido *Sym*, que se refiere a que es en ese plásmido donde se encuentran los genes que ayudan en la simbiosis de esta bacteria formando nódulos y fijando nitrógeno en frijol.

Hace algunos años se observó que *Rhizobium* que no tenían el plásmido *Sym* no eran capaces de formar nódulos y fijar nitrógeno en frijol. Recientemente se ha encontrado y descrito que, efectivamente, los genes *nod*, responsables de la especificidad del hospedero, y los genes *nif*, responsables de la producción de la enzima nitrogenasa que fija el nitrógeno atmosférico y lo convierte en compuestos que pueden ser tomados por la planta para su metabolismo, se encuentran en el plásmido *Sym*¹.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno de México

Desde principios de la década de los ochenta, en la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular en el Centro de Investigación sobre Fijación de Nitrógeno, los doctores Esperanza Martínez y Rafael Palacios y sus grupos de investigación se dedicaron a estudiar cepas de *Rhizobium phaseoli* aisladas en campos de cultivo de frijol en México, y encontraron dos fenómenos relevantes relacionados con la evolución del genoma de esta bacteria. El primero de ellos fue que *Rhizobium phaseoli* es capaz de hacer nódulos y fijar nitrógeno

en varias especies de leguminosas (por ejemplo, en plantas del género *Leucaena*, llamado comúnmente "guaje", de donde proviene el nombre del estado mexicano de Oaxaca, lugar de los huajes) y no solamente en frijol^{3,9}. Esto sugiere que o bien es una especie con genes muy flexibles o que esta especie es un aglomerado de linajes filogenéticos que tienen genes muy diferentes pero que comparten aquellos que les permiten nodular y fijar nitrógeno en frijoles.

El segundo fenómeno que se encontró, y en el que yo inicié mi participación en el proyecto, se refiere a que si se analizan los orígenes filogenéticos de genes que no tienen que ver con la nodulación ni con la fijación de nitrógeno, que están físicamente localizados en el cromosoma, se encuentra que los linajes de *Rhizobium* mexicanos son muy antiguos, de hecho extremadamente antiguos. Además, por la comunicación que se había establecido con el grupo del doctor Peter Young en el John Innes Institute en Inglaterra, sabíamos que los *Rhizobium* mexicanos de *phaseoli* eran tan diferentes de los ingleses que parecían dos especies diferentes. El trabajo de clasificación se inició bajo esa hipótesis y, efectivamente, hasta la fecha se han descrito otras dos especies nuevas de *Rhizobium* que nodulan y fijan nitrógeno en frijol. A una de ellas se le llamó *tropicci* (porque se aisló originalmente de suelos ácidos de Colombia y Brasil) y a la otra se le llamó *etli* que significa frijol en náhuatl⁴.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno de Inglaterra: evidencia de mosaicos genómicos

¿Qué son, entonces, las bacterias nombradas *Rhizobium viceae* que hacen nódulos y fijan nitrógeno en frijoles en Inglaterra? Esta es una pregunta que se había eludido de contestar porque cada vez que se trataba de hacer un estudio de las bacterias llama-

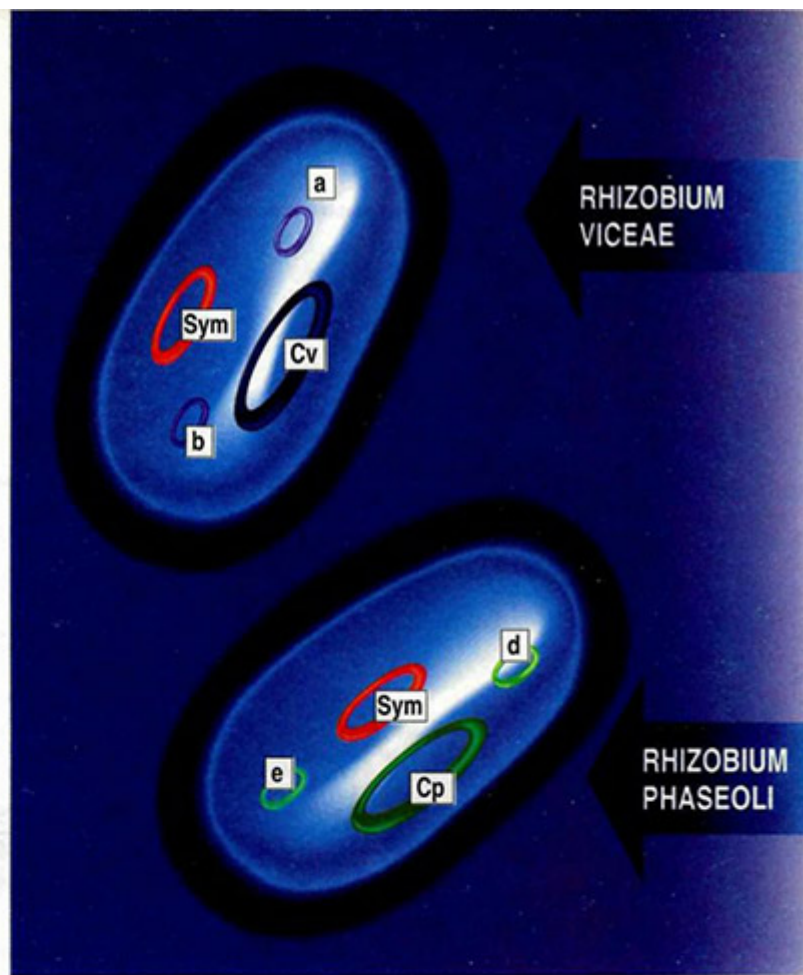


Figura 2. Representación de las células de *Rhizobium viceae* y *Rhizobium phaseoli*. *Cv* y *Cp* representan el cromosoma y *Sym* es el plásmido simbiótico. Los demás círculos representados son otros plásmidos (a, b, d y e).

das *Rhizobium phaseoli* de Inglaterra y otros países y de las bacterias fijadoras de nitrógeno de México, se encontraba que eran extremadamente diferentes y, como se demostró después, de hecho pertenecían a diferentes especies.

Una posible explicación a esto se le ocurrió a Peter Young, entonces en el Instituto John Innes en Inglaterra, quien propuso que los *Rhizobium viceae* de Inglaterra tienen el cromosoma de *viceae*, pero además poseen el plásmido *Sym* de *Rhizobium phaseoli* de México (es decir, comparten el plásmido con especies como *Rhizobium etli* o *Rhizobium tropici*) (figura 2). Este fenómeno sólo puede ser posible si en algún momento en el pasado el plásmido *Sym* de *Rhizobium phaseoli* se pasó a las células de *Rhizobium viceae* de Inglaterra y las habilitó para nodular y fijar nitrógeno en plantas de frijol.

La sexualidad de los plásmidos *Sym*

Hay varias maneras de averiguar si un plásmido ha sido transferido entre diferentes cepas. Una de ellas es poner ambas cepas,

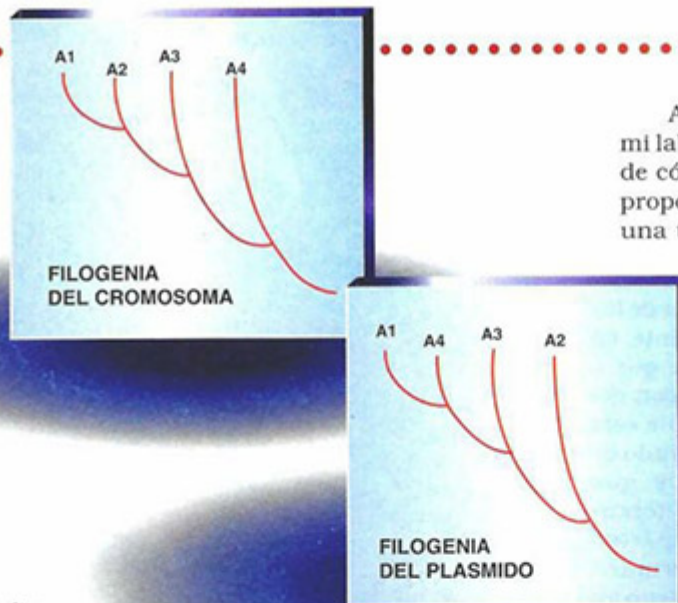


Figura 3. La evolución en mosaico es el resultado de la transferencia de genes. Las topologías mostradas son un ejemplo de lo que se esperaría al reconstruir filogenias con marcadores cromosómicos y plasmídicos.

aquella con el plásmido y aquella sin el plásmido, en condiciones de laboratorio y propiciar que haya transferencia, cambiando las condiciones del medio de cultivo. Este fenómeno ha sido observado por varios grupos de investigación que trabajan con *Rhizobium*. Pero, ¿cómo saber si en condiciones naturales del suelo, en las concentraciones menores que hay, tiene importancia evolutiva la transferencia de plásmidos? Esto es, nos interesa saber no solamente si se transfiere el plásmido sino también si, después de la transferencia, las bacterias con el plásmido sobreviven y sobreviven más que aquellas a las que no se les transfirió el plásmido.

Una manera de entender este fenómeno consiste en analizar los orígenes evolutivos de los plásmidos y compararlos con el origen de los cromosomas. Si los orígenes son diferentes, entonces podremos argumentar que en algún momento en la evolución de *Rhizobium* hubo transferencia de un plásmido de una cepa bacteriana a un linaje alejado que produjo que la evolución sea un fenómeno en mosaico (figura 3).

Ana María Valdés desarrolló su tesis en mi laboratorio, haciendo simulaciones acerca de cómo se pueden hacer estimaciones de la proporción de cepas que han estado sujetas a una transferencia de plásmido, ya sea como donadora o como receptora⁶. Este estudio se basó en la idea de estudiar los orígenes del plásmido y del cromosoma de una misma cepa aislada de un campo de cultivo, mediante marcadores genéticos localizados en cada uno de los dos replicones.

El estudio de Ana María consistió en simular en un computador las condiciones en las que diferentes orígenes nos podían ayudar a estimar la trans-

ferencia de plásmidos. La simulación más sencilla consistió en generar árboles filogenéticos de 30 cepas que sólo estuvieran sujetas a transferencia, y se compararon las filogenias del plásmido y del cromosoma. Se pudo entonces estimar la diferencia en la topología de los árboles y compararla con el número de eventos de transferencia definidos para cada simulación. Al incrementar el número de eventos de transferencia se aumentaba también la diferencia en la topología o forma de los árboles. Este fenómeno se puede describir con una función particular (figura 4).

El paso siguiente fue analizar esta simulación, pero a la que se le añadían otros fenómenos evolutivos que podrían afectar nuestra estimación. Por ejemplo, si simulamos una situación en la que además de haber transferencia de plásmidos hay mutación aleatoria, ¿se afecta nuestra estimación de transferencia? Encontramos que ni la forma de evolución, ni la mutación, ni el número de cepas involucradas ni otras variables importantes afectan nuestra estimación de transferencia usando la topología de los árboles re-

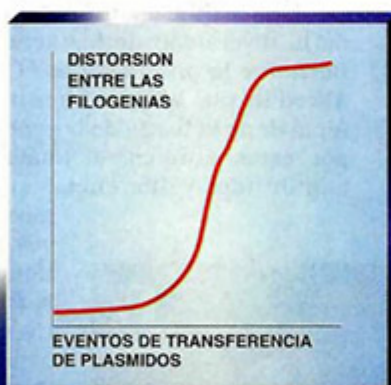
Es claro
que para el grupo
de especies de
Rhizobium estudiado,
la evolución en mosaico
es un fenómeno
permitido en su
proceso evolutivo.

Procesos y conceptos en evolución

construidos. Entonces usamos unos datos para *Rhizobium viceae* generados en el grupo de Peter Young⁹, para preguntarnos si en esos datos podríamos estimar la transferencia ocurrida en los últimos cientos de años. Usando nuestro método pudimos estimar que en promedio el 30% a 40% de las cepas del campo de cultivo estudiado por Young, han sido la fuente o el destino de un evento de transferencia de genes del plásmido *Sym*.

Utilizando el principio de que diferentes orígenes de genes generan topologías evolutivas, pudimos mostrar y estimar la frecuencia con la que se producen estos fenómenos de transferencia de genes asociados a la nodulación y fijación de nitrógeno del plásmido *Sym* en *Rhizobium*, lo que genera un proceso de evolución en mosaico en estas bacterias. Este descubrimiento ha sido apoyado por otros datos obtenidos por Valeria Souza, quien trabajó en poblaciones de *Rhizobium etli* en poblaciones del estado mexicano de Morelos⁵.

Figura 4. Función esperada entre la distorsión entre las filogenias y los eventos de transferencia de plásmidos.



Perspectivas

Quedan muchas preguntas por responder en este proyecto. Sin duda, la pregunta más importante ya ha sido contestada, pero saber si la transferencia afecta a todo el plásmido o a sólo una parte, averiguar qué tanto este fenómeno es general en otras bacterias del suelo y encontrar los mecanismos por medio de los cuales esta transferencia persiste, es decir, es seleccionada en condiciones naturales, son algunas de las

preguntas que debemos enfrentar en el futuro. Es claro que para este grupo de especies de *Rhizobium*, la evolución en mosaico es un fenómeno permitido en su proceso evolutivo y probablemente seleccionado para que, como en los mamíferos, la combinación de genes que no se conocían durante su historia evolutiva sea uno de los mecanismos más importantes en la adaptación de las especies a ambientes cambiantes.

Referencias

1. Cevallos MA, Vázquez M, Dávalos A, Espin G: Characterization of *Rhizobium phaseoli* *Sym* plasmid regions involved in nodule morphogenesis and host range specificity. *Molecular Microbiology* 3: 879-889, 1989.
2. Martínez E, Romero D, Palacios R: The *Rhizobium* genome. *Critical Reviews in Plant Sciences* 9: 59-93, 1990.
3. Martínez-Romero E: Recent developments in *Rhizobium* taxonomy. *Plant and Soil* 161: 11-20, 1994.
4. Segovia L, Young JPW, Martínez-Romero E: Reclasificación of american *Rhizobium leguminosarum biovar phaseoli* type I strains as *Rhizobium etli* sp nov. *International Journal of Systematic Bacteriology* 43: 374-377, 1993.
5. Souza V, Nguyen T, Hudson RR, Piñero D, Lenski RE: Hierarchical analysis of linkage disequilibrium in *Rhizobium* populations: Evidence for sex? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 89: 8389-8393, 1992.
6. Valdés AM, Piñero D: Phylogenetic estimation of plasmid exchange in bacteria. *Evolution* 46: 641-656, 1992.
7. Velásquez VLB, Gepts P: RFLP diversity of common beans, *Phaseolus vulgaris* in its centres of origin. *Genome* 37: 256-263, 1994.
8. Young JPW, Wexler: *Sym* plasmid and chromosomal genotypes are correlated in field populations of *Rhizobium leguminosarum*. *Journal of General Microbiology* 134: 2731-2739, 1988.
9. Young JPW, Johnston AWB: The evolution of specificity in the legume-*Rhizobium* symbiosis. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 341-351, 1989.

Filogenia, forma y fu

Un ejemplo en la familia de las compuestas



1

Susana E. Freire
Profesora de botánica sistemática,
Facultad de Ciencias Naturales
y Facultad de Ciencias Agrarias
y Forestales de La Plata, Argentina

Liliana Katinas
Docente de botánica sistemática,
Facultad de Ciencias Naturales
de La Plata, Argentina



2

Figuras 1 y 2. Analogía en el tipo de alimentación:
1. *Dionaea sp.* (familia de las *nefentáceas*), planta insectívora de la subclase *Dilleniidae*.
2. *Pinguicula sp.* (familia de las *lentibulariáceas*), planta insectívora de la subclase *Asteridae*. (Fotos: J.V. Crisci).



3

Una explicación simple y comprensible de la diversidad de los seres vivos sobre la tierra fue la propuesta por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace hace más de cien años. A partir de la teoría de la evolución formulada por estos autores, el análisis de la forma (similitudes y diferencias entre los organismos) se realiza a través del concepto del tiempo, es decir, de la **filogenia** o historia evolutiva de los organismos. Para Darwin y Wallace, los



4

nción

organismos semejantes estaban emparentados y descendían de un antepasado común.

Sin embargo, la similitud morfológica no siempre es debida al antecesor común (similitud **homóloga**). En otras palabras, la mera similitud morfológica entre diferentes especies no implica siempre la existencia de parentesco. Un ejemplo de ello lo constituyen las plantas insectívoras, donde géneros de distintas familias y aun subclases (*Dilleniidae* y *Asteridae*) adoptaron este tipo particular de alimentación para sobrevivir en suelos pobres en nitrógeno (**figuras 1 y 2**). En este caso, la semejanza de ciertos órganos debido a que desempeñan una misma función, se debe a una convergencia adaptativa o **analogía**. Otro ejemplo interesante es la semejanza de las flores individuales de algunas familias como las aizoáceas o cactáceas con la inflorescencia (grupo de flores) de las compuestas, el capítulo o cabezuela (**figuras 3 y 4**). Formado de numerosas flores, el capítulo semeja una única flor ("pseudoflor" o "pseudanto"), donde las flores del margen simulan pétalos, las flores del centro estambres, y las brácteas involucrales los sépalos. El capítulo constituye una adaptación funcional a la polinización por los insectos, dado que, atraídos por la «falsa flor», pueden polinizar un gran número de flores en una sola visita.

Entonces, la similitud por sí sola no permite el establecimiento de relaciones de parentesco o filogenéticas.

El **cladismo** o escuela taxonómica cladística, desarrollada por el entomólogo alemán Willi Hennig a mediados de este siglo, sostiene que las relaciones que permiten la cohesión de organismos y especies vivientes y extintas, son las relaciones de tipo genealógico. Para el cladismo es importante solamente el parentesco reciente de los taxa y desecha el parentesco lejano, esto es, sólo reconoce la formación de grupos monofiléticos o naturales (que incluyen a todas las especies descendientes de un antecesor común). Por el contrario, los caracteres heredados de un antepasado muy alejado o resultado de una convergencia, definen grupos no naturales, parafiléticos (incluyen al ancestro y algunos de sus descendientes) o polifiléticos (con diferentes ancestros), respectivamente. Según esta escuela, la filogenia se representa en forma de un diagrama jerár-

Figuras 3 y 4.
Analogía en el tipo de inflorescencia:
3. flor de *Mesembryanthemum* sp., de la familia de las aizoáceas (subclase Caryophylliidae). (Foto: J.V. Crisci).
4. capítulo de *Chaetanthera* sp., de la familia de las compuestas (subclase Asteridae). (Foto: L. Katinas).

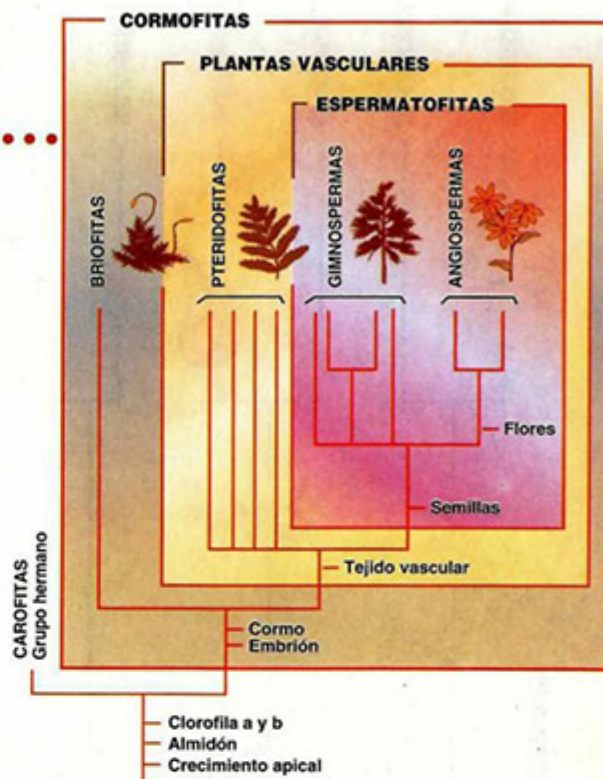


Figura 5. Cladograma simplificado de las plantas terrestres.

quico ramificado o **cladograma**, en donde aparecen los caracteres homólogos evolucionados compartidos o **sinapomorfías**. Para determinar si un carácter es evolucionado o primitivo se usa el método del grupo hermano, es decir, el más afín al estudiado. Si un carácter está presente en los dos grupos (el grupo en estudio más el grupo hermano), es primitivo, ya que se infiere que se ha heredado de un antepasado lejano. Si, por el contrario, el carácter está presente sólo en el grupo estudiado, se supone que es una novedad evolutiva y por tanto es derivado.

La **figura 5** muestra que la presencia de un cormo y de un embrión son los caracteres en común (homologías o sinapomorfías) que hacen evidente la historia única que comparte el grupo monofilético de las «cormofitas» (Reino Plantae). Estas representan la conquista de la tierra firme gracias a la adquisición de raíz, tallo y hoja. Este grupo abarca desde los musgos y hepáticas hasta las plantas con flores más evolucionadas. La adquisición de un cormo permitió en las plantas una mejor división del trabajo en un órgano para la absorción de agua y minerales (raíz), un órgano de sostén y conducción (tallo) y un órgano laminar adaptado para el proceso de fotosínte-

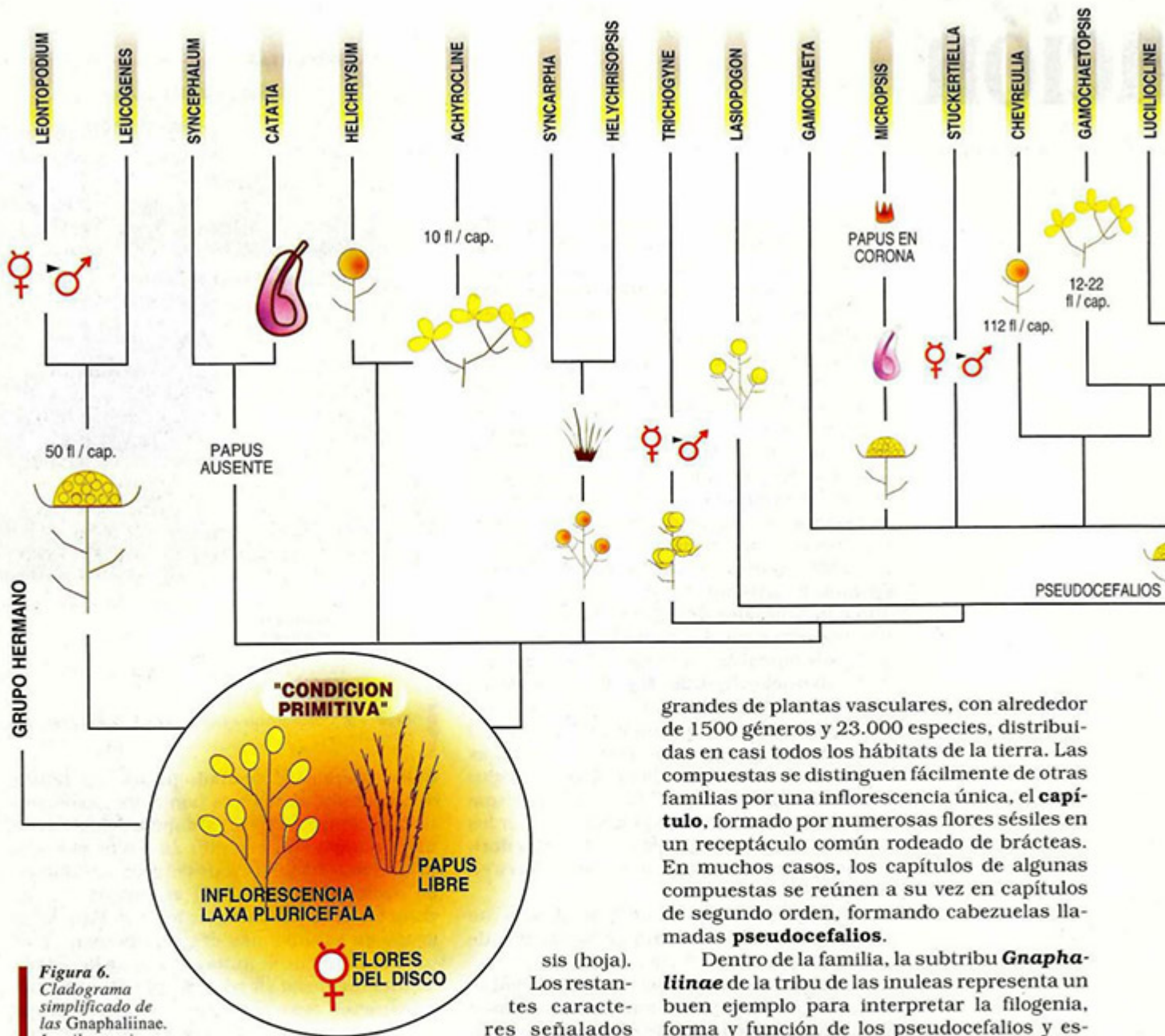


Figura 6. Cladograma simplificado de las Gnaphaliinae. Las ilustraciones representan sólo los estados evolucionados de los caracteres (las inflorescencias laxas pluricéfalas, flores del disco hermafroditas y papus libre representan la condición primitiva).

En los puntos de ramificación del cladograma justifican grupos monofiléticos menores. Un ejemplo es el grupo de las angiospermas o «plantas con flores», definido por un gran número de caracteres, donde se destacan la presencia de un cáliz y corola, las semillas encerradas en un ovario (que más tarde se transformará en fruto) y la doble fecundación en el saco embrionario.

Un ejemplo en la familia de las compuestas

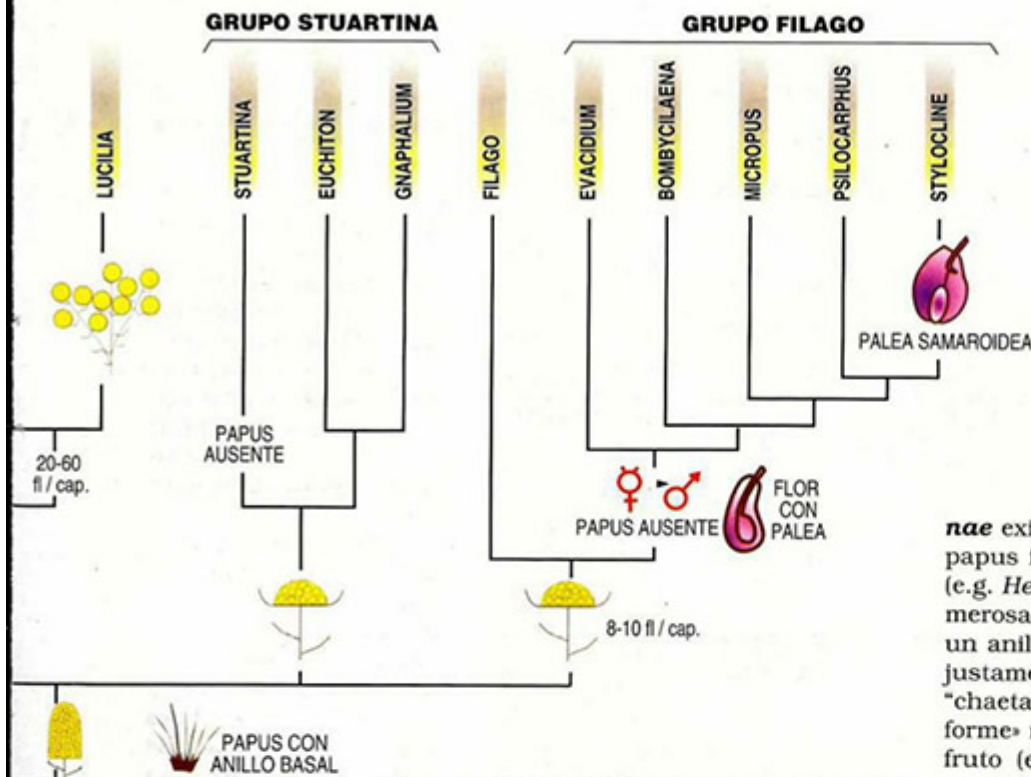
Las compuestas (*Compositae* o *Asteraceae*) constituyen una de las familias más

grandes de plantas vasculares, con alrededor de 1500 géneros y 23.000 especies, distribuidas en casi todos los hábitats de la tierra. Las compuestas se distinguen fácilmente de otras familias por una inflorescencia única, el **capítulo**, formado por numerosas flores sésiles en un receptáculo común rodeado de brácteas. En muchos casos, los capítulos de algunas compuestas se reúnen a su vez en capítulos de segundo orden, formando cabezuelas llamadas **pseudocefalios**.

Dentro de la familia, la subtribu **Gnaphaliinae** de la tribu de las inuleas representa un buen ejemplo para interpretar la filogenia, forma y función de los pseudocefalios y estructuras florales asociadas, en un contexto cladístico. Para ello se han mapeado los tipos de inflorescencias, papus (vilano o pelos que ayudan a la diseminación del fruto), flores y páleas (brácteas u hojas modificadas que protegen a cada una de las flores del capítulo) en el cladograma de las **Gnaphaliinae**, simplificado del trabajo del botánico sueco Arne Anderberg (figura 6).

Variabilidad de los caracteres: forma

Capítulos. En las **Gnaphaliinae** se encuentran los siguientes tipos de agrupación de capítulos: 1. inflorescencias laxas de muchos capítulos (pluricéfalas) (*Syncephalum*).



femeninas del margen. En *Stylocline* las páleas encierran completamente a las flores marginales, y sus bordes se vuelven hialinos y transparentes, otorgándole un aspecto «samaroide» (que recuerda al aparato de dispersión de los frutos del arce, *Acer* sp., o del fresno, *Fraxinus* sp.).

Papus. En las *Gnaphaliinae* existen los siguientes tipos de papus: 1. papus formado por numerosas cerdas libres (e.g. *Helichrysum*); 2. papus formado por numerosas cerdas unidas en la base formando un anillo (e.g. *Gamochaeta*; el nombre alude justamente a este carácter, "gamos" = unión y "chaeta" = cerda); 3. papus paleáceo «coroniforme» reducido a una corona en el ápice del fruto (e.g. *Micropsis*). En algunos casos el papus está ausente, como ocurre en el grupo *Filago*.

Evolución de los caracteres: filogenia

De los caracteres mencionados, los más interesantes para analizar la evolución son los capítulos y el papus, debido a la gran variabilidad morfológica.

Capítulos. Existen dos vías evolutivas a partir de la condición primitiva, es decir, de la inflorescencia laxa: 1. el capítulo solitario por reducción del número de los capítulos, y 2. el pseudocefalio por la agregación y compactación gradual de los capítulos, según ha señalado Stebbins.

En cambio el cladograma de las *Gnaphaliinae* muestra que los distintos tipos de inflorescencias tuvieron un desarrollo independiente en la historia evolutiva de la subtribu, a partir de la condición primitiva inflorescencias laxas y pluricéfalas, y no en una secuencia lineal (figura 7). Solamente los pseudocefalios con involucre se originaron a partir del pseudocefalio sin involucre, con excepción de *Leucogenes* y *Leontopodium* que se originaron a partir de la inflorescencia primitiva.

Papus. La ausencia de papus ha sido interpretada por Zohary, en su análisis evolutivo de las cabezuelas fructificadas de la tribu *Lapsanae* (compuestas), como resultado de un proceso de reducción a partir de un papus formado por numerosos pelos libres. En una primera etapa los pelos se fusionan en un anillo en la base, después sólo queda este

lum, *Catantia*); 2. inflorescencias laxas con pocos capítulos (paucicéfalas) (e.g. *Syncarpha*); 3. capítulos solitarios con numerosas flores (*Helichrysum*, *Chevreulia*); 4. inflorescencias densas (e.g. *Achyrocline*, *Trichogyne*); 5. pseudocefalios globosos o alargados (e.g. *Gamochaeta*); 6. pseudocefalios con involucre, rodeados por brácteas foliáceas muy desarrolladas que pueden ser consideradas como un segundo involucre (e.g. *Micropsis*, "grupo *Stuartina*", "grupo *Filago*").

Número de flores. Junto con la agregación de los capítulos en pseudocefalios generalmente hay una disminución en el número de flores por capítulo; por ejemplo, en el género *Micropsis* hallamos capítulos con nueve flores y en *Psilocarphus* con diez flores. Por el contrario, cuando los capítulos son solitarios hay un aumento en el número de flores, como ocurre en *Chevreulia* (cerca de 100 flores).

Sexualidad de las flores del disco (o del centro). En las *Gnaphaliinae* los capítulos son heterógamos, es decir, con flores femeninas en el margen y flores hermafroditas en el disco. En el grupo *Filago*, por ejemplo, las flores del disco son «funcionalmente» masculinas; esta esterilización de la parte femenina de las flores trae además como consecuencia la disminución en el número de frutos por cabezuela.

Páleas. La mayor parte de las especies de la subtribu *Gnaphaliinae* carece de páleas. En el grupo *Filago*, estas páleas se forman a expensas de las brácteas más internas del involucre, que rodean y envuelven a las flores

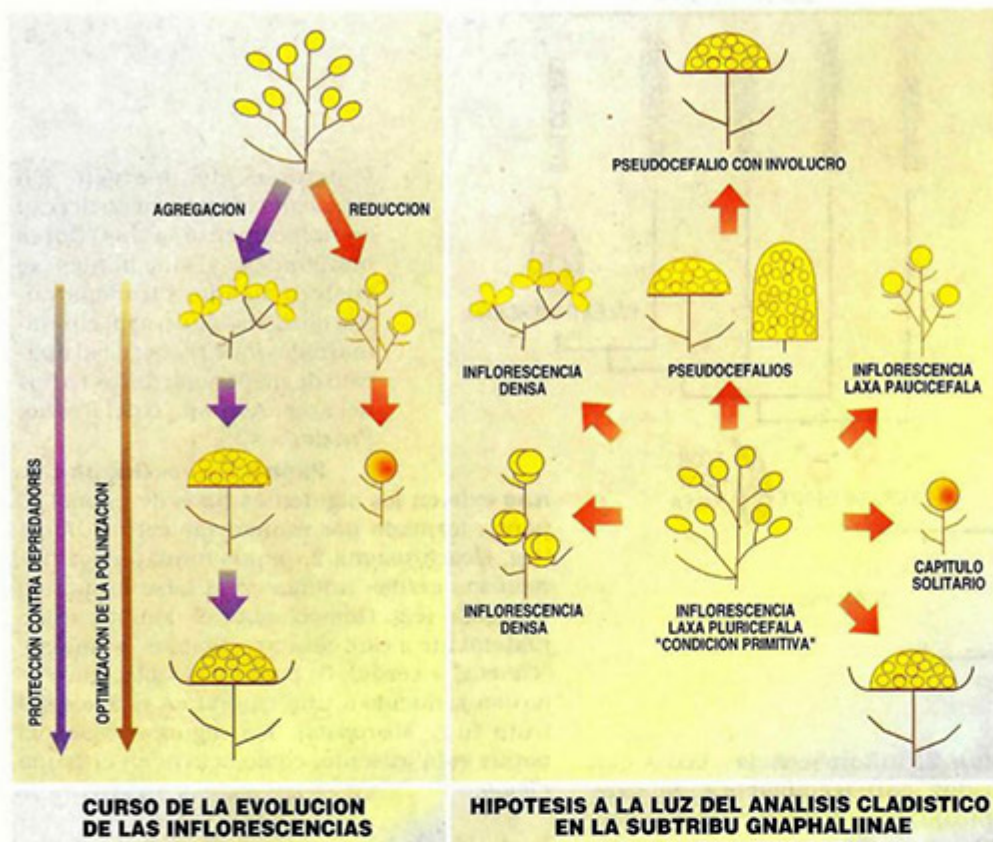


Figura 7. Diferentes hipótesis sobre la evolución de las inflorescencias en las compuestas.

anillo basal a modo de corona en el ápice del fruto, hasta que finalmente desaparece el papus por completo (figura 8). El cladograma de las *Gnaphaliinae* se corresponde en parte con esta evolución, dado que desde un papus libre se llega al coroniforme; sin embargo, la ausencia del mismo se dio a partir del papus con anillo basal. Además, en algunos casos como en *Gnaphalium* y en *Filago*, se retiene la condición primitiva del papus piloso y libre.

Valor adaptativo de los caracteres: función

En un contexto evolutivo, los cambios morfológicos ocurridos en los pseudocefalios podrían estar relacionados con cuatro aspectos funcionales del sistema reproductivo en los capítulos: 1. defensa y protección; 2. polinización; 3. dispersión.

Defensa y protección. Los capítulos deben protegerse de los frecuentes ataques de los insectos que depositan sus huevos en los ovarios de las flores (futuros frutos), y de los efectos del ambiente tales como la desecación. Esta protección se puede lograr a través de estrategias morfológicas de la flor, de los capítulos y de los pseudocefalios.

Uno de los elementos de la flor que podría cumplir con la función de protección es el papus piloso, cuyas cerdas dificultan la en-

trada apical de los depredadores en el capítulo. A medida que ocurre una reducción hacia un papus coroniforme, hasta llegar a su completa desaparición, son las brácteas más internas del involucre (páleas) las que envuelven y protegen lateral y apicalmente a los frutos.

Otra estrategia de protección es la disminución en el número de flores por capítulo. En condiciones favorables, una cabezuela con numerosas flores es ventajosa pues su período prolongado de maduración atrae una amplia gama de polinizadores. Sin embargo, cuando las condiciones del medio son desfavorables, ya

sea por depredadores o por estaciones inestables, un capítulo con pocas flores es una ventaja, porque su rápido desarrollo significa menor tiempo de exposición a estos factores.

La reunión de capítulos paucifloros en un pseudocefalio sería otra estrategia de protección, por la menor exposición de los capítulos centrales y porque al reducir el número de frutos por capítulo (disminución del número de flores o esterilización de las flores del disco) el número de flores dañadas es menor.

Polinización. La reducción en el número de flores del capítulo trae consigo la pérdida de su función como unidad de atracción de los polinizadores. Para recuperar el tamaño de la inflorescencia, Stebbins postuló que es mucho más eficiente la unión de cabezuelas paucifloras que la adquisición de nuevas flores en un solo capítulo, lo que da origen a los pseudocefalios. En los géneros *Leucogenes* y *Leontopodium*, las brácteas que rodean el pseudocefalio se disponen en forma radiada, y su aspecto aterciopelado semeja la corola de una flor, reconstituyendo nuevamente la «pseudoflor».

Dispersión. Una de las funciones primarias atribuidas al papus es la de dispersar a los frutos. Si bien esto sucede en muchas compuestas, en otras como las *Gnaphaliinae* el papus falta por completo, o bien cuando está presente es tempranamente caduco.

Filogenia y sistemática

En estos casos ¿cómo se lleva a cabo la dispersión de los frutos? Una respuesta posible es que en ocasiones las páleas caen junto con los frutos que encierran, disseminándolos a corta distancia por simple gravedad. Un caso de dispersión a una mayor distancia es el del género *Stylocline*, en el cual las páleas «samarioideas» colaborarían en la anemocoria (dispersión de los frutos por el viento).

Si se analiza ahora detenidamente el cladograma de la **figura 6**, se observa que el grupo *Filago* en su mayoría comparte el siguiente conjunto de caracteres: flores sin papus, las del disco estériles y las del margen envueltas en páleas, y capítulos con bajo número de flores reunidos en un pseudocefalio con involucre. ¿Podemos acaso considerar que este conjunto de caracteres constituye una ventaja adaptativa para el "grupo *Filago*"?

Una respuesta posible podría hallarse en la exploración de los factores ecológicos, es decir, en las relaciones de las plantas con su ambiente biótico (polinizadores, depredadores) y abiótico (suelo, viento, humedad), y

así corroborar si determinados caracteres representan estrategias exitosas a un nivel microevolutivo.

Todos los aspectos mencionados permiten evidenciar que las compuestas son un grupo de plantas de gran complejidad, y a la vez muestran la amplia gama de estrategias y relaciones que se establecen entre los organismos para la supervivencia.

El famoso biólogo George Gaylord Simpson en su frase: "La historia de la vida es una extraña fusión de lo dirigido y lo casual, de lo sistemático y lo no sistemático", resumió la controversia existente entre lo estático y lo dinámico, lo mediato y lo inmediato, los patrones y los procesos. La historia de la vida es compleja y es mucho lo que queda aún por conocer de su trama. El misterio final está quizá fuera del alcance de toda ciencia y, posiblemente, más allá de la mente humana. Entretanto, los científicos seguirán postulando hipótesis con el fin de quitar el velo que envuelve inexorablemente a la verdad.

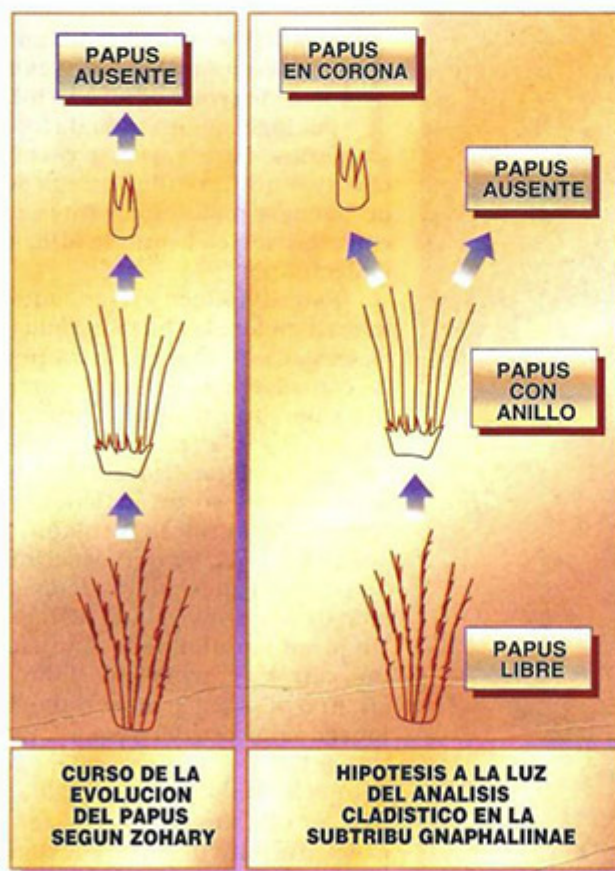


Figura 8. Diferentes hipótesis de la evolución del papus en las compuestas.

Referencias

1. **Anderberg AA:** *Taxonomy and phylogeny of the tribe Gnaphalieae (Asteraceae)*. *Opera Botanica* 104: 5-195, 1991.
2. **Good R:** *The Compositae*. In: Longmans, Grenn and Co. (eds.): *Features of evolution in the flowering plants* 10: 294-323, London, 1956.
3. **Leppik EE:** *Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae*. *Arch Soc Vanamo* 14(2): 162-181, 1960.
4. **Morrone JJ, Cigliano MM, Crisci JV:** *Cladismo y diversidad biológica*. *Ciencia Hoy* 4(21): 26-34, 1992.
5. **Stebbins GL:** *Adaptive radiation and trends of evolution in higher plants*. In: Dobzhansky T, Hecht MK, Steere WC (eds.): *Evolutionary Biology* 1(4): 101-142, New York, 1967.
6. **Stuessy TF, Spooner DM:** *The adaptive and phylogenetic significance of receptacular bracts in the Compositae*. *Taxon* 37(1): 114-126, 1988.
7. **Zohary M:** *Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae*. *Evolution* 4(2): 103-109, 1950.

Morfología, moléculas y

de ortodoxias y herejías

Jorge V. Crisci, Juan J. Morrone
Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva
(Lasbe),
Museo de La Plata, La Plata, Argentina

El explosivo crecimiento en el empleo de caracteres moleculares es quizá el evento de mayor magnitud e influencia en la biología comparada de los últimos diez años. Para apreciar este hecho, basta observar que en cada entrega de las revistas de biología más importantes existe alguna contribución en la que se utilizan caracteres moleculares.

Este dinámico crecimiento de la sistemática molecular ha generado una atmósfera cargada de esperanza, aunque no exenta de controversias, como la perenne cuestión del valor que poseen distintas fuentes de caracteres y la febril búsqueda del «mejor» tipo de carácter. Hace tres años la revista *Science* publicó un artículo en su sección Noticias Científicas titulado "Systematics goes molecular"⁶, que describía la llamada "revolución molecular" producto de la aparición de la tecnología del ADN recombinante. Un joven curador de la Smithsonian Institution cerraba el artículo declarando: "Creo que en 20 ó 30 años el viejo estilo de curador de museo será cosa del pasado". Esta controvertida frase, una aparente herejía, es síntoma de un tiempo difícil en la biología comparada. Por ello mismo, puede ser una ocasión excelente para nuevas reflexiones en torno a viejas cuestiones fundamentales.



la historia de la vida

El problema

Sin temor a equivocarnos, podemos decir que la discusión sobre el valor de distintos tipos de caracteres nació con la clasificación. Cada vez que en los 2000 años de historia de la taxonomía biológica, un avance metodológico o una innovación tecnológica permitieron contar con un nuevo tipo de carácter, la controversia renació con fuerza y las rivalidades produjeron ortodoxias y herejías. (Valdría la pena recordar que muchas veces el hereje de hoy constituye el ortodoxo de mañana).

La aparición en las últimas décadas de las técnicas moleculares y el extraordinario desarrollo de los métodos de reconstrucción filogenética —tanto en sus aspectos teóricos como computacionales— han creado una situación inédita en la historia de la biología, donde la controversia acerca del «mejor» tipo de carácter puede ser analizada en profundidad y desde distintos ángulos. Repasemos entonces la controversia entre la «morfología» y las «moléculas» tal como está planteada hoy día. Para ello, examinemos las ventajas que se adjudican uno y otro lado.

Una de las grandes ventajas de los caracteres morfológicos es que se pueden tomar a partir de ejemplares conservados, ya que, a pesar de que cierta información molecular podría ser obtenida a partir de ejemplares de colecciones, la mayor parte de las técnicas moleculares (por el momento) requieren material fresco o criopreservado. Por otra parte, es posible tomar caracteres morfológicos de fósiles, en clara ventaja sobre los moleculares. La ventaja se acrecienta cuando se trata de caracteres relacionados con el desarrollo del organismo, ya que usualmente las moléculas carecen de ontogenia. Esta falta de conocimiento impide además la aplicación del criterio ontogenético

para la determinación de estados primitivos en caracteres moleculares.

Un punto importante en esta controversia, y no siempre considerado, es el tema del muestreo. Un sistemático utilizando caracteres morfológicos revisa cientos y hasta miles de ejemplares, mientras que un estudio molecular se restringe a unos pocos ejemplares por taxón.

No menos importante, y asociado con el tema del muestreo, es el hecho de que el estudio molecular de un grupo siempre está basado en identificaciones de los taxónomos empleando caracteres morfológicos (salvo en virus y a veces en bacterias).

Un aspecto final a favor de la morfología, es el tema del costo económico de los estudios moleculares, el cual siempre es mayor que el de los estudios morfológicos. El tema del costo económico carece de fundamento biológico, pero eso no le quita la importancia que tiene en la iniciación de proyectos, especialmente en los países en vía de desarrollo.

Las ventajas de los caracteres moleculares son muy sólidas y tan convincentes como las esgrimidas por los morfólogos. En primer lugar, el número de caracteres moleculares producido en un solo estudio es siempre mucho mayor que en un estudio morfológico de ese mismo grupo taxonómico. Los caracteres moleculares reflejan, además, un amplio espectro de niveles filogenéticos que van, de acuerdo con la molécula analizada, desde relaciones interpoblacionales (e.g. ADN mitocondrial) hasta relaciones entre grandes grupos (e.g. ADN ribosómico). Este espectro no siempre se obtiene con los caracteres morfológicos. Por último, la plasticidad fenotípica y otros procesos de variación no heredable que afectan principalmente a los caracteres morfológicos pueden causar enorme confusión taxonómica.

Como se ve, ambos lados de la controversia parecen presentar evidencia casi irre-

El explosivo crecimiento en el empleo de caracteres moleculares es quizá el evento de mayor magnitud e influencia en la biología comparada de los últimos diez años.

futable en su favor. Tal vez una revisión de estudios empíricos comparativos entre los resultados moleculares y los morfológicos de un determinado grupo, ayude a definir con claridad el problema, pues, si los resultados fueran congruentes, la controversia carecería de sentido.

Las *Onagraceae* como ejemplo

La familia de plantas *Onagraceae* constituye uno de los taxa mejor estudiados en la historia de la sistemática y de la biología comparada. Estudios detallados acerca de esta familia comprenden los morfológicos (anatomía, palinología y embriología) y los moleculares. Los análisis filogenéticos llevados a cabo sobre la base de distintos tipos de caracteres han producido los seis cladogramas de tribus que se observan en la **figura 1**, tomados de Conti et al.³ Estos son congruentes en indicar a la tribu *Jussiaeae* como el grupo hermano del resto de la familia, pero muestran cierta incongruencia en las relaciones entre las otras tribus.

Esta congruencia parcial es común en muchos de los estudios donde se han comparado resultados basados en distintas fuentes de caracteres y obliga a preguntarnos, ¿biológicamente, qué deberíamos esperar?

¿Congruencia o incongruencia?

Todos los caracteres heredables de un organismo, ya sean moleculares o morfológicos, son el producto de una misma historia evolutiva, por lo que cuando se los analiza con los métodos apropiados debería esperarse que condujeran al mismo cladograma. Dicho de otra forma, la congruencia debería ser la norma. Sin embargo, muchos ejemplos empíricos nos muestran que esto no es totalmente cierto y que siempre existe un cierto grado de incongruencia entre distintos tipos de caracteres. Cabe entonces

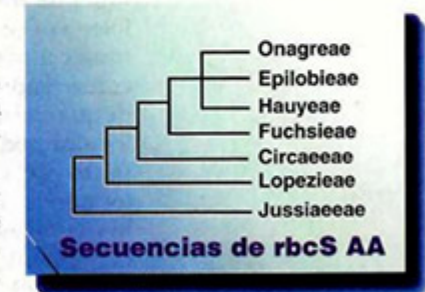
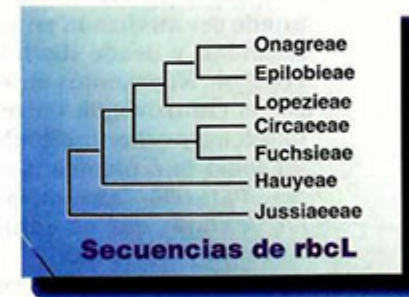
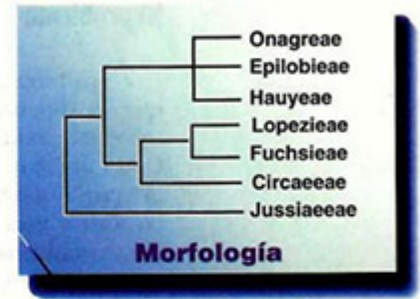


Figura 1. Cladogramas de las tribus de la familia de plantas *Onagraceae* con base en distintas fuentes de caracteres.

preguntarse, ¿qué causa la incongruencia?

Una posible causa de incongruencia es la existencia de errores metodológicos en la obtención y el análisis de los datos (muestreo, determinación de homología, algoritmos de construcción de los árboles y selección del tipo de molécula). Sin soslayar la importancia de las causas metodológicas, las causas más interesantes

Filogenia y sistemática

son, a nuestro entender, aquellas que tienen un fundamento biológico.

Existen diferentes tipos de homología en los genes, los que deben ser distinguidos al analizar datos moleculares. Secuencias homólogas son aquellas que se originan a través de la especiación, en cuyo caso hablamos de genes ortólogos. Cuando las secuencias homólogas se originan por duplicación de genes, sin que ocurra especiación, se habla de genes parálogos.

Esta distinción es necesaria porque sólo las secuencias ortólogas pueden utilizarse para inferir la filogenia de las especies. La confusión entre secuencias ortólogas y parálogas puede resultar en una filogenia de las moléculas que no coincida con la de las especies que las contienen. Consideremos el ejemplo de la **figura 2**, donde la duplicación de un gen en el antecesor de las especies 1, 2 y 3 da origen a dos secuencias parálogas A y B. Subsecuentemente, dos eventos de especiación dan origen a tres especies. Podemos recobrar la «correcta» filogenia de las tres especies si examinamos sólo la secuencia ortóloga A o sólo la secuencia ortóloga B.

Pero si examinamos una secuencia paróloga (por ejemplo, A en las especies 1 y 3, y B en la especie 2), los resultados serán incorrectos acerca de la filogenia de las especies, aunque correctos acerca de la filogenia de los genes.

La hibridación entre dos especies (generalmente asociada con la poliploidía) es un fenómeno común en plantas que puede causar un cierto grado de incongruencia entre distintas fuentes de caracteres. Esta reunión de genes puede llevar a situaciones donde el material génico heredado maternalmente de uno de los padres (cloroplastos y mitocondrias, por ejemplo) puede mostrar relaciones más estrechas con una tercera especie distinta de la otra especie parental.

Finalmente, las diferentes tasas de cambio en diferentes tipos de caracteres es un fenómeno que no debería producir incongruencias si el método de análisis de datos es cladístico. Sin embargo, grandes cambios ocurridos en un breve lapso que afecten a un único tipo de carácter, podrían llegar a provocar ciertas incongruencias incluso bajo un análisis cladístico.

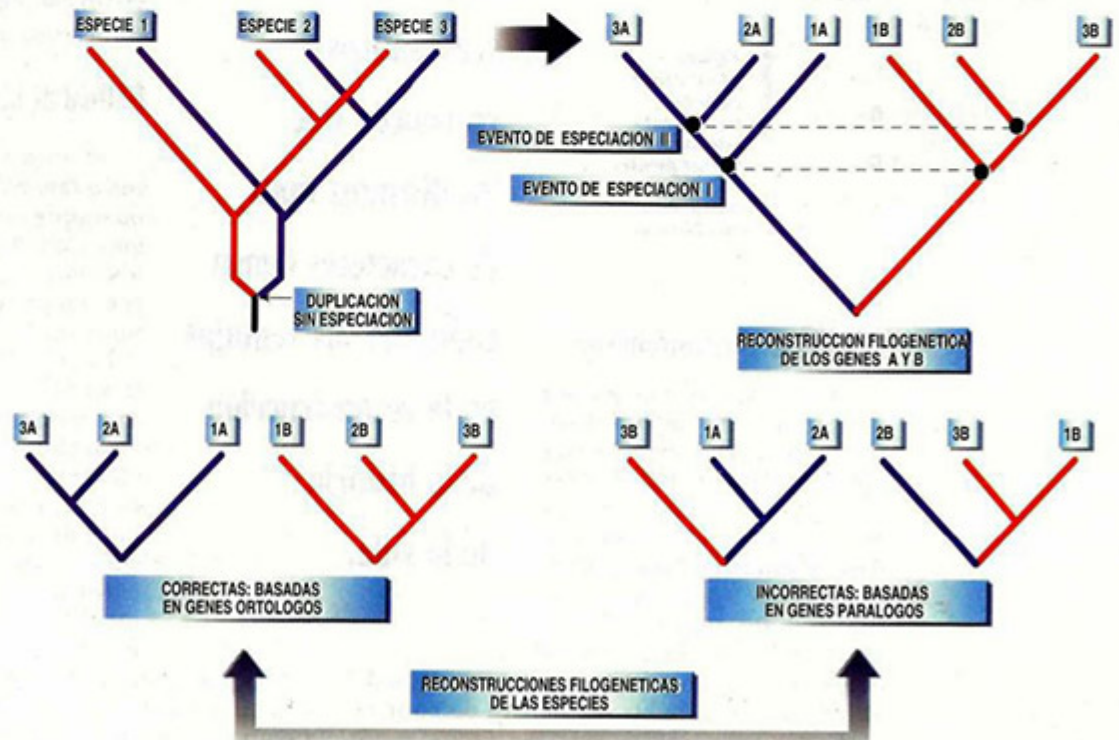


Figura 2. Filogenia de genes y filogenia de especies utilizando genes ortólogos y parálogos.

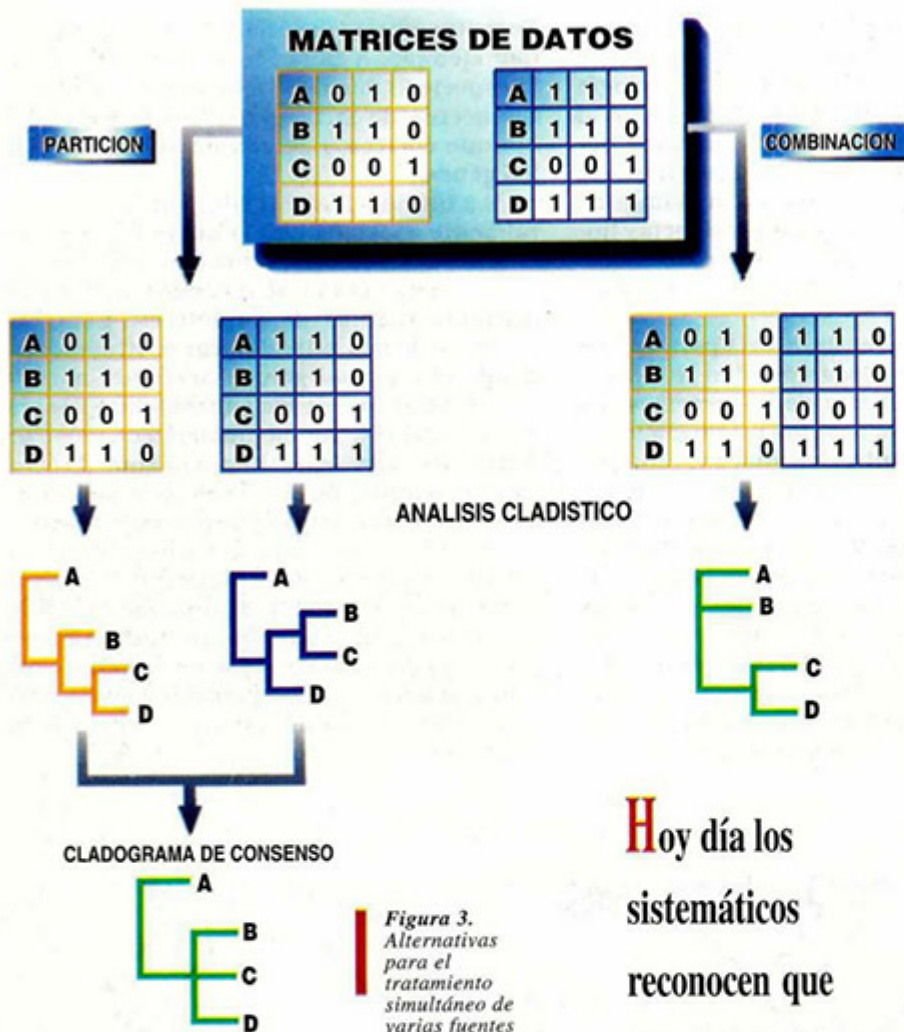


Figura 3. Alternativas para el tratamiento simultáneo de varias fuentes de caracteres: partición y combinación.

¿Conflicto o compromiso?

En contraste con la frase del curador de la Smithsonian Institution con la que iniciamos esta contribución, la mayoría de los autores hoy día tratan de eludir el conflicto y asumen el compromiso cuando analizan varias fuentes de caracteres simultáneamente. La manera en que este "compromiso" puede ser llevado a la práctica, es a su vez motivo de controversias.

Hoy día los sistemáticos reconocen que los distintos tipos de caracteres tienen cada uno sus ventajas en la reconstrucción de la historia de la vida.

Existen dos grandes enfoques de este compromiso: la partición y la combinación de caracteres (figura 3). Básicamente, la partición consiste en analizar independientemente las matrices de datos basadas en distintas fuentes de caracteres, obtener los respectivos cladogramas y luego combinar los árboles de las diferentes fuentes en un único cladograma de consenso. La combinación consiste en reunir en una única matriz de datos la información de todas las fuentes y analizar filogenéticamente esa matriz.

Existen argumentos en contra de uno u otro enfoque. La combinación podría producir una matriz donde la mayoría de los caracteres provenga de una sola fuente y por tanto dar un excesivo peso a la misma. Por otro lado, si las fuentes de caracteres presentan un alto grado de incongruencia, la partición podría derivar en un cladograma de consenso con escasa resolución.

El final de la historia

A pesar de los argumentos a favor de una determinada fuente de datos, hoy día los sistemáticos reconocen que los distintos tipos de caracteres tienen cada uno sus ventajas en la reconstrucción de la historia de la vida. Durante la última década se ha visto un incremento en la calidad y en la cantidad de trabajos que emplean caracteres moleculares, a pesar de lo cual la morfología no ha perdido vigencia. Por ello creemos que el futuro no será moléculas o morfología, sino por el contrario será moléculas y morfología.

Como si se tratara de sombras chinas, percibimos la filogenia y el espacio-tiempo donde ella ocurrió separados de su

naturaleza intrínseca, pues sólo vemos las sombras delineadas en la morfología o el ADN. Pero ambas son proyectadas por un mismo fenómeno, por lo que resulta estéril dejar que un muro separe a los morfólogos de los biólogos moleculares.

Queremos concluir recordando un cuento de Jorge Luis Borges (*Los teólogos*). El mismo narra la historia de dos teólogos, Aureliano de Aquilea y Juan de Panonia, que intentan resolver un mismo problema religioso. Muy pronto las rivalidades entre ellos son más importantes que el problema mismo, y se embarcan en una feroz competencia, que olvida ortodoxias y heterodoxias para hundirse en argumentaciones estériles. Al cabo de múltiples peripecias, Aureliano convence a un tribunal eclesiástico de que Juan ha incurrido en herejía y que merece la hoguera. Aureliano padece luego idéntica muerte a la de su adversario, abrasado por el incendio de un bosque. Allí

el vencedor de la controversia descubre que su triunfo había sido estéril o, mucho peor, acaso ni siquiera había existido como tal. Dejemos a Borges que relate el final de la historia:

"El final de la historia sólo es referible en metáforas, ya que pasa en el reino de los cielos, donde no hay tiempo. Tal vez cabría decir que Aureliano conversó con Dios y que Este se interesa tan poco en diferencias religiosas que lo tomó por Juan de Panonia. Ello, sin embargo, insinuaría una confusión de la mente divina. Más correcto es decir que en el paraíso, Aureliano supo que para la insondable divinidad, él y Juan de Panonia (el ortodoxo y el hereje, el aborrecido y el aborrecido) formaban una sola persona".

Tanto la morfología como el ADN son proyectados por el mismo fenómeno, por lo que resulta estéril dejar que un muro separe a los morfólogos de los biólogos moleculares.

Referencias

1. Bull JJ, Huelsenbeck JP, Cunningham CW, Swofford DL, Waddell PJ: Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Syst Biol* 42: 384-397, 1993.
2. Chippindale PT, Wiens JJ: Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. *Syst Biol* 43(2): 278-287, 1994.
3. Conti E, Fischbach A, Sytsma KJ: Tribal relationships in Onagraceae: Implications from rbcL sequence data. *Ann Missouri Bot Gard* 80: 672-685, 1993.
4. Crisci JV: Taxonomic congruence. *Taxon* 33(2): 233-239, 1984.
5. Doyle JJ: Gene trees and species trees: Molecular systematics as one-character taxonomy. *Syst Bot* 17(1): 144-163, 1992.
6. Gibbons A: Systematics goes molecular. *Science* 251: 872-874, 1991.
7. Kluge AG: A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Syst Zool* 38: 7-25, 1989.
8. Kluge AG, Wolf AJ: Cladistics: What's in a word? *Cladistics* 9: 183-199, 1993.
9. Page RDM: Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst Biol* 43(1): 58-77, 1994.
10. Swofford DL: When are phylogeny estimates from molecular and morphological data incongruent? In: Miyamoto MM, Cracraft J (eds.): *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. Oxford University Press, New York, 1991, pp. 295-333.
11. Sytsma KJ: DNA and morphology: Inference of plant phylogeny. *TREE* 5(4): 104-110, 1990.

Fósiles, sistemática y

Julio Mario Hoyos Hoyos
Unidad de Ecología y Sistemática,
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Pontificia Universidad Javeriana,
Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

como Georgius Agricola, a mediados del siglo XVI. También hay quienes piensan que el término se originó con la publicación del libro *On fossil objects*, del suizo Conrad Gesner, en el año de 1565.

Esta denominación proviene del latín *fossa*, que significa "excavada", por lo que era utilizada para señalar cualquier objeto extraído de la tierra o encontrado en la superficie, sentido que casi se ha conservado hasta nuestros días.

La idea de que los fósiles eran restos de seres vivientes del pasado viene desde el siglo sexto antes de nuestra era, con los filósofos e «investigadores» griegos como Empédocles, Pausanias y Heródoto. Igualmente, Leonardo da Vinci pensaba que los fósiles tenían que ser restos de seres vivientes. Según el historiador Herbert Wendt, Leonardo pensó que las tierras firmes actuales habían sido inundadas repetidamente en épocas pasadas por el mar. En estas marismas habían venido a vivir toda clase de especies de fauna marina. Cuando las aguas se retiraban, la capa que había constituido el suelo del mar se iba endureciendo cada vez más, hasta que se convertía en piedra. Las conchas de los moluscos se llenaban de fango que así mismo se convertía



Fósil es una palabra que siempre ha estado asociada a organismos o estructuras petrificadas, y que nos dice algo acerca de los seres del pasado. La palabra como tal fue «inventada» por el médico alemán Georg Bauer, más conocido

en piedra en el transcurso de largos períodos.

Como se puede ver entonces, la noción actual de lo que son y significan los fósiles no difiere mucho de la antigua, por lo que podríamos decir que desde entonces ya se

evolución

estaba creando lo que es la ciencia que los estudia, la **paleontología**, la cual se ocupa precisamente del descubrimiento y estudio del registro fósil, para de este modo reconstruir la historia de los seres vivos en particular, y de la vida en general.

Pero, en realidad, ¿cuánto nos dice un fósil acerca de la vida pasada?; ¿cuánto acerca del organismo, individuo o especie del cual se supone que son los restos encontrados? La imagen general es que los fósiles dicen a veces mucho más que los organismos actuales acerca de la evolución de un grupo, como por ejemplo, que si no fuera por aquéllos, nunca podríamos determinar los ancestros de éstos. Aunque parezca obvio, es importante resaltar el hecho de que la inmensa mayoría de los fósiles corresponden a las partes duras de los organismos; digo la mayoría, porque ya se han encontrado fósiles de las partes blandas, aunque en mucha menor proporción y en sitios muy precisos donde se llevaron a cabo procesos de fosilización muy especiales, diferentes a los conocidos tradicionalmente para la petrificación de las partes duras.

Así que, aunque parezcan evidentes las respuestas a estas dos preguntas, lo cierto es que no lo son. Como de todos es sabido, estas partes, encontradas en un número bastante bajo (en la mayoría de los casos), han sido suficientes para elaborar toda una historia de la evolución de los seres vivos, desde los "primitivos" unicelulares hasta los llamados "avanzados" vertebrados o las "avanzadas" plantas superiores (fanerógamas o plantas con flores conspicuas), aun sin que estas últimas tengan un registro tan amplio como el de los animales, principalmente (por razones claras) los vertebrados.

Las partes más duras, como son los huesos y los dientes, han sido las evidencias más claras, y en muchos casos las únicas, para crear los llamados **escenarios evolutivos**, es decir, las historias de las causas y

consecuencias del cambio (léase evolución) a lo largo de la vida de un grupo (taxón) de especies, géneros, familias, órdenes, etc. Igual cosa ha sucedido con los restos vegetales hallados, como hojas, partes leñosas y, fundamentalmente, el polen y las esporas, esto es, las células reproductoras simples que

a su vez están guardadas en los órganos reproductores (como las flores o los esporangios) que difícilmente se fosilizan. Esto ha sido tan importante para el desarrollo de la paleontología y de la ecología de los grupos extintos, que se ha creado toda una ciencia conocida como **palinología**, que se encarga de estudiar el polen fósil.

Es típico entre los especialistas desarrollar historias como esta:

"En el Mesozoico, la radiación adaptativa de los reptiles les condujo a ocupar prácticamente todos los ambientes viables, incluida la vida en los mares y en el aire. Algunos volvieron a los mares, adaptándose al medio acuático en sus funciones vitales y reproductoras. Ello les obligó al parto

de crías vivas dotadas de la mayoría de las capacidades de los adultos. Presentaban esa adaptación los ictiosaurios, según atestigua el descubrimiento de una infortunada madre, que quedó enterrada y fosilizada durante el parto..." (Simpson⁵, p. 87).

Este extracto nos muestra la relación que se ha establecido entre paleontología, ecología, hábitos reproductivos y, en general, la evolución de las especies en conjunción con su medio.

La respuesta a las dos preguntas formuladas arriba sería que los fósiles nos dicen muy poco, porque a su vez es muy poco lo que muestran. Entonces, ¿por qué son tan fundamentales para la mayoría de los biólogos y paleontólogos? ¿Por qué pensar que sin ellos no hay manera de estudiar la evolución (transformación) o la filogenia (parentescos)? Tal vez por una simple razón, porque la mayoría de ellos buscan siempre respuestas precisas acer-

La idea de que los fósiles eran restos de seres vivientes del pasado viene desde el siglo sexto antes de nuestra era.

**En la cladística
o sistemática
filogenética, los
fósiles son tratados
como una especie
más, incluyéndose
como si fuera un
taxón actual.**

ca de los orígenes de los taxa (plural de taxón), o, dicho de otra manera, de las relaciones ancestro-descendiente, en las que el fósil siempre es el ancestro y el grupo actual siempre el descendiente, de forma necesaria e irrefutable. Las palabras exactas, respectivamente, son primitivo y avanzado.

Esta forma de utilizar y analizar los fósiles es la usual en una escuela de sistemática conocida como clásica o evolutiva. Cuando hablamos de **sistemática** nos estamos refiriendo al

campo de la biología que se encarga de buscar las relaciones de parentesco entre la diversidad biológica, diferente a la **taxonomía** que trata de la descripción de la diversidad, aunque hay quienes aplican este término para referirse a ambas cosas. Así, la sistemática evolutiva maneja los fósiles como algo muy especial porque es la respuesta a nuestras incógnitas acerca de la procedencia de los organismos que hoy conocemos.

Los evolutivos, así como los paleontólogos, consideran que la datación más antigua significa igualmente que es la edad máxima de los organismos fósiles, pero tal vez sería mejor decir que es la edad mínima, pues no podemos estar seguros de que haya existido antes también, sólo por el hecho de una *scala naturae*, es decir, por aquella que nos dice que la evolución se dio de acuerdo con lo que muestran los propios fósiles, como que los "reptiles" aparecieron antes que los mamíferos, o que éstos aparecieron después que los "peces".

Otro tipo de «empleo» de los fósiles en sistemática, es el que le da la conocida como **cladística** o **sistemática filogenética**. Esta escuela tiene como objetivo fundamental el hallazgo de grupos monofiléticos, es decir, de grupos con un ancestro común y que incluya a éste y a todos sus descendientes.

Pero de ninguna manera este ancestro es un fósil; por el contrario, los ancestros no son identificados y los fósiles son tratados como una especie más, incluyéndose como si fuera un taxón actual.

Uno de los requisitos para identificar un ancestro de manera expresa es que éste posea todos sus caracteres primitivos (cosa que, aparentemente, han logrado los paleontólogos y los sistemáticos evolutivos), lo cual es imposible demostrar pues cada organismo no es más que un conjunto de caracteres primitivos y derivados. De la misma manera,

DINOSAURIOS

ARCHAEOPTERYX
Ave del Jurásico Medio

ORNITHOSUCHUS
Tecodonto del Triásico Superior

COTILOSURIOS

dentro de este lenguaje se oye con frecuencia hablar de grupos o especies primitivas (como los fósiles) o "avanzadas", cuando los que son primitivos o "avanzados" (o mejor, derivados) son los caracteres, y no los taxa. Todo esto entra dentro de

Filogenia y sistemática

las falsas interpretaciones en lo referente al valor de los fósiles en el descubrimiento de las filogenias.

Como ya se dijo antes, los registros fósiles tan sólo son partes de los organismos y, peor aún, nosotros nunca podemos saber cuán completo es el registro conocido en su representación de taxa extintos porque, obviamente, se supone que los fósiles representan grupos ya extintos; en otras palabras, esto significa que los ancestros siempre son extintos.

En cladística la forma de representar las relaciones de parentesco es mediante hipótesis o cladogramas, en los que los ancestros son igualmente hipotéticos y tácitos, diferente a los árboles filogenéticos que muestran siempre relaciones ancestro-descendiente, con estos últimos expresos, pero

que dicen poco o nada acerca de las relaciones de parentesco entre los taxa, a no ser aquellos que se supone provienen del mismo ancestro pero que en algún momento de la historia de la tierra se separaron, por lo que podemos realmente considerar que la «escuela» evolutiva no es de sistemática, sino tan sólo que agrupa a todos aquellos especialistas dedicados a inventar historias no demostrables de los procesos evolutivos, generando así los escenarios a los cuales ya me referí.

Por ejemplo, autores como Tattersall y Eldredge³ han reconocido desde hace tiempo, con respecto a la evolución del hombre, que aunque se ha propuesto una enorme variedad de "árboles" filogenéticos (comillas de los autores) para expresar los diversos puntos de vista del proceso de evolución humana, la mayor parte de tales "árboles" son más escenarios, ya que los datos en los cuales se basan incluyen los elementos precisos para la construcción de éstos, mas no para aclarar las relaciones entre los "ancestros" fósiles y el *Homo sapiens* actual.

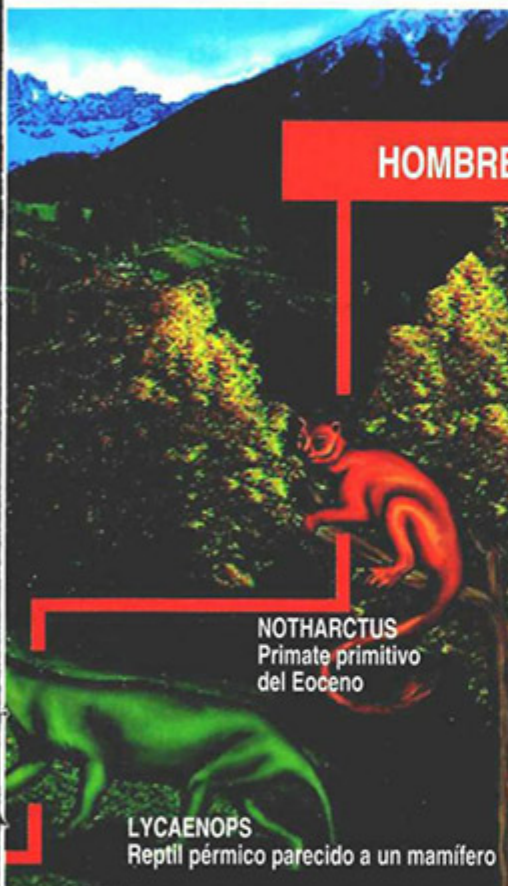
Desde el punto de vista evolutivo, la mayoría de los paleontólogos y de los evolucionistas clásicos siguen viendo a los fósiles tal como los vio Darwin, quien, según J. Cracraft, veía en éstos: 1. una prueba de que la evolución es un proceso excesivamente lento; 2. una prueba de que la transformación de una especie en otra es gradual no sólo temporal sino también morfológicamente, y 3. que las especies no son discretas sino segmentos arbitrarios de un continuum evolutivo.

Un punto de vista diferente ha sido presentado por Niles Eldredge y S.J. Gould, paleontólogos del Museo Americano de Historia Natural y de la Universidad de Harvard respectivamente, quienes, con base en el análisis de los registros fósiles, generaron el modelo conocido como del **equilibrio puntuado**, mediante el cual sugieren que la evolución de los organismos pasa por momentos cortos de dinámica de transformación (especiación) y momentos largos de estasis. En otras palabras, y de acuerdo con Joel Cracraft, se deben hacer dos presunciones del modelo del equilibrio puntuado: que la especiación puede considerarse como un fenómeno geológico instantáneo y que la diferenciación morfológica es concentrada cerca del momento de aislamiento, con la mayoría de especies mostrando estasis morfológica a través del tiempo. El propio Gould compara este modelo con la guerra, en la cual hay períodos muy cortos de batalla con muy largos de silencio. Como conclusión evidente, se puede entonces decir que, para probar y estudiar el modelo del equilibrio puntuado, se requiere un buen registro fósil, tanto espacial como temporalmente, aunque éste no sea un modelo gradualista de la evolución.

Por lo que la pregunta que se sigue es: ¿son necesarios los fósiles para reconstruir la historia de la vida?

Antes de responder a este otro interrogante hay que resaltar el hecho de que existen dos clases de relaciones entre las especies: ancestro-descendiente y relaciones por ancestro común. Como ya hemos visto, para los paleontólogos y los sistemáticos clásicos los fósiles nos dan la respuesta a la primera; pero, ¿y qué con respecto a la segunda? ¿No sirven para establecer esta relación?

Figura. Reconstrucción de la evolución de los vertebrados "superiores", de acuerdo con Simpson².



lución del hombre, que aunque se ha propuesto una enorme variedad de "árboles" filogenéticos (comillas de los autores) para expresar los diversos puntos de vista del proceso de evolución humana, la mayor parte de tales "árboles" son más escenarios, ya que los datos en los cuales se basan incluyen los elementos precisos para la cons-

La mayor parte de los
“árboles” filogenéticos
que se han propuesto
para explicar la evolución
humana, no incluyen
los elementos precisos
para aclarar las relaciones
entre los “ancestros” fósiles
y el *Homo sapiens* actual.

Uno de los puntos de vista más interesantes es el propuesto por Colin Patterson del British Museum (Natural History) de Londres, quien, siendo paleontólogo, es uno de los que más critican la forma como sus colegas “manejan” los fósiles. Una de las principales objeciones es que aquéllos tratan a los grupos actuales como si estuvieran ya fosilizados, además de que muchas de las relaciones establecidas para numerosos taxa han sido determinadas por el registro fósil exclusivamente, aunque éste sea mínimo o, en muchos casos, ausente.

La principal razón por la cual se ha seguido esta tradición, de acuerdo con Patterson, han sido las ideas darwinianas, como que los fósiles son la clave para encontrar la relación ancestro-descendiente, algo que parece que no era lo más importante para sus predecesores. Dicho de otro modo, los naturalistas predarwinianos tenían ideas que hoy día están siendo evaluadas como más científicas por su capacidad de ser probadas, tal como lo hace la sistemática filogenética. Así, lo que les interesaba a los paleontólogos predarwinianos (como Geoffroy St. Hillaire) era cómo están relacionados los fósiles con los grupos actuales, y no lo contrario, como tampoco cómo éstos son relacionados a través de los fósiles (como parece ser el método paleontológico darwinista).

Es muy común dentro de la paleontología —y esta es una de las más fuertes críticas de los cladistas— considerar relaciones de ancestro-descendiente entre grupos supraespecíficos (como reptiles ancestros de las aves y de los mamíferos, etc.). El propio Patterson es

muy crítico en este sentido y anota que este punto de vista no es consistente con la teoría evolutiva porque son sólo las especies, y no los grupos, las que pueden tomar parte en una relación de ancestro-descendiente. (Aunque este no es el momento para discutir acerca de la realidad de la existencia de las especies, sí es importante resaltar

que éstas son las únicas entidades evolutivas en la naturaleza, cuando se trata de fenómenos macroevolutivos, como lo que estamos haciendo en este momento).

Porque ¿qué es un grupo supraespecífico si no tan sólo un conjunto de especies, independiente de si es un género, una familia, un orden, una clase, etc.? De esta manera, no es posible hipotetizar que un conjunto de especies da origen a otro conjunto de especies, siendo que dentro de un grupo monofilético (o natural, es decir, que posee un ancestro común) hay especies muy diferentes unas de otras. Mucho menos aún cuando, como con los fósiles, para establecer estas relaciones, se utilizan algunas partes no muy claramente definidas en muchos casos. Y ya que la información disponible de los fósiles es siempre mucho menor que en los organismos actuales, las relaciones entre aquéllos son siempre más difíciles de especificar o de probar.

Ya sea con fósiles o sin ellos, la idea es encontrar patrones, y estos son los **cladogramas**, que no son más que hipótesis de parentesco. Estos se construyen con base en **sinapomorfías** o caracteres derivados compartidos, los cuales son los únicos que pueden generar patrones de relación entre los taxa. Allí los fósiles tienen cabida, pero uno de los supuestos es que su disposición no puede cambiar la clasificación y deben ser tratados como grupos actuales. De ninguna manera en los cladogramas los fósiles son tratados como ancestros, porque no podemos probar que lo son. La única manera de demostrar la relación ancestro-descendiente es que el primero exista y sea plenamente identificado, además de que debe poseer todos los caracteres primitivos.

Entonces, debemos considerar los fósiles como especies actuales, en la medida en que los caracteres que podamos tomar de ellos nos permitan utilizarlos para elaborar hipótesis de parentescos, y no como elementos resolutorios en la búsqueda de la procedencia de los taxa conocidos; de hecho, ésta siempre será una exploración sin sentido ya que, como hemos visto, nunca podremos probar (ni corroborar ni refutar) una relación de este tipo. Para Patterson, antes del desarrollo de la cladística y del método cladístico, la paleontología fue un obstáculo más que una ayuda, debido a que se había convertido en la base para promulgar injustificadas inferencias acerca de los patrones

Filogenia y sistemática

de evolución en los grupos, y por tanto, que es un mito el que los fósiles sean los únicos medios para determinar las relaciones evolutivas.

Un ejemplo es suficiente para ilustrar en parte lo dicho anteriormente.

Siguiendo el razonamiento clásico, podemos tomar el ejemplo de los "reptiles" como ancestros de los mamíferos y de las aves (figura). Simpson hace una reconstrucción de algunos vertebrados fósiles, a partir de los cuales presenta la evolución de los grupos "superiores". Se ha reconocido desde hace tiempo, que los cotilosaurios ("reptiles" más primitivos) son los ancestros de los "reptiles" extintos como los dinosaurios, y que los reptiles a su vez lo son de las aves y de los mamíferos, debido a que sus registros fósiles son más antiguos. Sin embargo, aquí vemos un "reptil mamíferoide" cuyo registro es más antiguo que el de los tecodontos, a los que se considera los verdaderos ancestros de las aves y de los dinosaurios. De aquí, entonces, se desprenden varias inconsistencias:

1. ¿Cómo es posible que un "mamíferoide" sea más primitivo que un "reptil" (ya que el registro fósil es del Pérmico, y el de los tecodontos es del Triásico)? Si se revisa el tipo de articulación, ¿el de los terápsidos es más "avanzado" que el de los "reptiles"?

2. Ya que el reconocimiento de los ancestros implica que éstos posean todos los caracteres primitivos, y si seguimos una secuencia hasta los grupos actuales de los cuales los fósiles lo son, significa que todos éstos son primitivos y aquéllos son "avanzados", sin importar la especie como tal, pues un taxón como *Cotilosauria* es un conjunto de especies que da origen a otros taxa supraespecíficos.

3. Si una especie es tomada como suficiente para hablar de ella como el grupo que da origen al otro grupo supraespecífico, se pierde la individualidad de las especies como tales.

4. Aun cuando en este caso concreto los "reptiles mamíferoideos" son más primitivos que los tecodontos y que los dinosaurios, a su vez los reptiles vuelven a ser más primitivos porque se supone que los pelicosaurios son los reptiles más primitivos (Carbonífero). Por esto la contradicción aumenta, ya que los ancestros son primitivos y avanzados al mismo tiempo, y dan origen a un grupo (reptiles mamíferoideos) que a su vez es más antiguo que su ancestro.

Por último, si todos los caracteres de los fósiles son primitivos (porque son ancestros reconocidos), ¿cómo los emparentamos con los grupos actuales si no hay caracteres derivados compartidos?

Por consiguiente, los fósiles son útiles si se les da el mismo tratamiento que a grupos actuales y no se emplean para fosilizar a los grupos presentes.

Bibliografía

1. **Cracraft J:** *Phylogenetic analysis, evolutionary models, and paleontology*. In: *Cracraft J, Eldredge N: Phylogenetic Analysis and Paleontology*. Columbia University Press, New York, 1979, pp. 7-39.
2. **Patterson C:** *Significance of fossils in determining evolutionary relationships*. *Ann Rev Ecol Sys* 12: 195-223, 1981.
3. **Tattersall I, Eldredge N:** *Fact, theory, and fantasy in human paleontology*. *Am Sci* 65(2): 204-211, 1977.
4. **Rudwick MJS:** *El significado de los fósiles*. Hermann Blume, Barcelona, 1987, 347 pp.
5. **Simpson GG:** *Fósiles e historia de la vida*. Biblioteca Scientific American, Prensa Científica Editorial Labor, Barcelona, 1985, 240 pp.
6. **Wendt H:** *Antes del diluvio*. Editorial Noguer, S.A., Barcelona, 1968, 459 pp.



ESTOS SON NUESTROS SERVICIOS, ¡UTILICELOS!

Correo ordinario
Correo certificado
Certificado especial
Encomiendas aseguradas
Encomiendas contra reembolso
Cartas aseguradas
Filatelia
Giros
Electrónico burofax
Internacional APR/SAL
"Corra"
Respuesta comercial
Tarifa Postal Reducida
Especiales

Teléfonos para quejas y reclamos: 334 0304 - 341 5536, Bogotá
CUENTE CON NOSOTROS Hay que creer en los Correos de Colombia

Ritmo y modalidades

El caso de los pequeños comedores de hierba

Jordi Agustí
Director del Instituto de Paleontología
Dr. M. Crusasont
Barcelona, España

A la memoria de Oswaldo Reig

La evolución de los équidos (o, más popularmente, la evolución "de los caballos") constituye uno de los ejemplos más divulgados dentro de la casuística de la paleontología evolutiva. Al contrario de lo que sucede con el registro fósil de Europa, en donde esta familia aparece representada intermitentemente, la documentación recogida en Norteamérica permitió elaborar, desde finales del siglo pasado, uno de los primeros modelos de gradualismo filético o evolutivo. Presentado en muchos manuales como una



Figura 1. Los arvicólidos (o microtininos) constituyen un caso excepcional entre los roedores, ya que se trata de una familia de dispersión holártica que en el último medio millón de años ha alcanzado una extraordinaria diversidad de géneros y especies. En la foto, *Arvicola sapidus* (rata de agua europea).

de la evolución

Lo interesante, en el caso de los arvicólidos, es que su diversificación en géneros y especies se ha producido en el último medio millón de años.

"prueba de la evolución", este ejemplo se repitió hasta la saciedad en forma de esquemas bidimensionales, en los que, desde el primitivo *Eohippus*, del tamaño de un perro, hasta el moderno caballo, era posible constatar un cambio aparentemente lineal y progresivo de algunas características anatómicas: además del aumento de talla, las patas reducían sus dedos de tres o cuatro hasta uno, el cráneo se hacía cada vez más largo, a la vez que el cerebro aumentaba también su volumen.

Este aparente gradualismo era roto tan sólo por un carácter, a saber, la forma de los molares. En efecto, en los representantes del Mioceno tardío, estas piezas dentarias parecían sufrir una rápida transformación, que afectaba a la altura de sus coronas. Así, los molares de las formas eocénicas y oligocénicas eran de corona baja, parecidos a los de los actuales tapires y rinocerontes. Su alimentación, se supuso, debió componerse básicamente de hojas y frutos, cuyo carácter blando no debió ocasionar un desgaste muy pronunciado sobre los dientes. Por el contrario, en las formas de finales del Mioceno y hasta la actualidad, la altura de la corona del diente creció de manera considerable, el esmalte se replegó en numerosas crestas y los huecos fueron rellenados con cemento dentario, a fin de proporcionar una mejor fijación de la pieza en la mandíbula.

El paso de molares de corona baja (o braquidontos) a molares de corona alta (o hipsodontos) reflejaba un cambio drástico en las condiciones ambientales, con la apertura de grandes praderas herbáceas. Ahora bien, las gramíneas, principales componentes vegetales de este nuevo biotopo, contienen una alta proporción de sílex en sus tallos, lo que daría lugar a un rápido desgaste de los molares. En este contexto, las poblaciones con molares cada vez más hipsodontos habrían tendido a prevalecer, por encima de aquellas con molares braquidontos. El aumento de altura de los molares y el progresivo repliegue de sus crestas debió suponer un neto incre-

mento de la superficie cortante, a lo largo de la vida del individuo.

El caso de los pequeños comedores de hierba

Aunque menos divulgados en los manuales de teoría evolutiva, el proceso seguido por la dentición de los équidos se ha repetido también en otros grupos de grandes y pequeños herbívoros. Este es el caso de la familia de los arvicólidos, entre los roedores (figura 1). Este grupo, que toma su nombre de la actual rata de agua (*Arvicola*), fue durante mucho tiempo confundido con la familia que agrupa a ratas y ratones, los múridos, con los que, no obstante, guarda un parentesco lejano. Los miembros más famosos de entre los arvicólidos son sin duda los lemmings, conocidos por su comportamiento suicida que, en situaciones de estrés, les lleva a precipitarse al mar. Menos famosos que estos últimos, pero tan interesantes como ellos, son los comúnmente llamados "topillos", formas subterráneas pertenecientes a los géneros *Microtus* o *Pitymys*.

Los arvicólidos constituyen un caso excepcional entre los roedores desde muchos puntos de vista. En primer lugar, se trata de una familia de dispersión holártica que ha alcanzado una extraordinaria diversidad de géneros y especies. Lo interesante en este caso, es que esta espectacular diversificación se ha producido, en su mayor parte, en el último medio millón de años. Su cladogénesis, por tanto, es un fenómeno relativamente reciente que, a diferencia de otros grupos, puede ser estudiado con un elevado nivel de detalle. Por decirlo de alguna manera, constituye uno de los pocos casos en que la evolución puede ser estudiada «en acción» (por cuanto la expansión y diversificación del grupo todavía no ha concluido).

Pero es que, además, los arvicólidos tienen una importante significación de tipo paleoecológico, ligada a su propio origen como grupo. En efecto, el origen y evolución posterior de los arvicólidos parecen estar estrechamente vinculados a la evolución climática de finales del Terciario y del Cuaternario (en los períodos conocidos como Plioceno y Pleistoceno). Es

bien sabido que este lapso de tiempo, que agrupa los últimos tres millones de años, se ha caracterizado por la alternancia de fases climáticas de tipo frío, junto a otras más cálidas. A lo largo de toda su historia evolutiva, las sucesivas expansiones de los arvicólidos parecen ligadas a las primeras de estas fases. Este es el caso de algunos representantes actuales, como los ya mencionados lemmings, o algunas especies de topillos (por ejemplo, *Microtus nivalis*). Otras especies, sin embargo, como *Microtus cabreræ*, aparecen ligadas al desarrollo de un clima de tipo mediterráneo.

Lo que sin duda une ecológicamente a todos los topillos, como en el caso de la evolución de los caballos, es su aclimatación a praderas herbáceas, en las que desarrollan sistemas de galerías que les permiten nutrirse de los tallos de hierba. Como en los caballos, también entre estos pequeños herbívoros encontramos molares de coronas anormalmente altas, que forman pliegues complicados y que en muchos casos se encuentran reforzados por cemento. Como en el caso de los équidos del Mioceno, la expansión de aquel tipo de hábitats durante el Cuaternario ha debido favorecer la dispersión y diversificación de este grupo de roedores.

Figura 3. El estudio de los arvicólidos cobró un rápido auge en Europa, gracias a las monografías de autores como Charles I. Forsyth Major (1902).

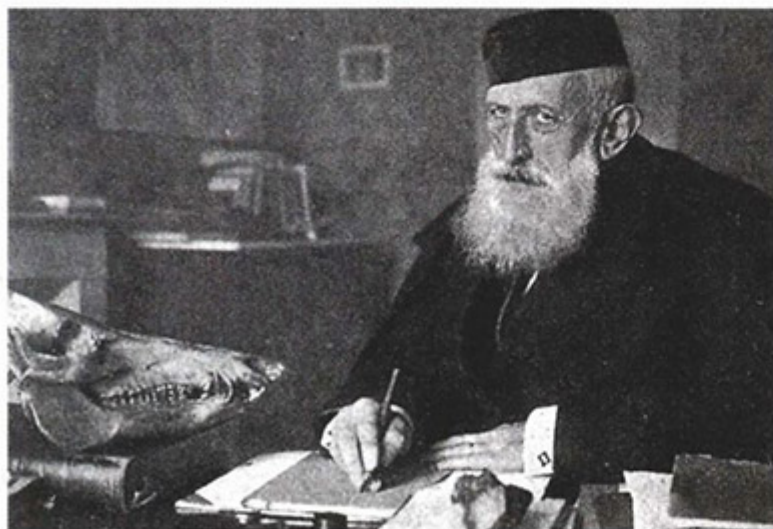


Figura 2. El estudio de los arvicólidos cuenta con precedentes tan ilustres como el propio Georges Cuvier, el fundador de la paleontología, quien en sus *Recherches sur les ossements fossiles* describe y figura un esqueleto de *Arvicola* (figura 13 de la lámina).

Los dientes de los arvicólidos

El estudio de los arvicólidos cuenta con precedentes tan ilustres como el propio Cuvier, quien, en sus *Recherches sur les ossements fossiles*, describe y figura un esqueleto de *Arvicola* (figura 2). La segunda mitad del siglo XIX y los primeros años del XX vieron incrementarse notablemente el número de especialistas y trabajos monográficos dedicados a los arvicólidos fósiles. Esta tradición cobró un rápido auge en los países del centro y norte de Europa, gracias a las monografías de Reinhold F. Hensel en Alemania (1855, 1856), Lajos de Méhely en Hungría (1914) y Charles I. Forsyth Major (figura 3) y Martin A.C. Hinton en Inglaterra (1902 y 1926, respectivamente).

Buena parte de estos primeros especialistas eran en realidad zoólogos que habían extendido su interés por las especies actuales al terreno de los arvicólidos fósiles. Si bien en otros grupos este es un salto arriesgado, no ocurre así con esta familia de roedores, dadas

Filogenia y sistemática

sus peculiares condiciones de fosilización. En efecto, los arvicólidos constituyen la dieta predominante en la mayor parte de rapaces nocturnas; las cuales regurgitan las partes esqueléticas de sus víctimas en forma de unas acumulaciones ovoides llamadas "egagrópi-las". Estas regurgitaciones pueden llegar a formar enormes acúmulos de restos de varios metros de espesor (figuras 4 y 5). Muchos de estos depósitos, pertenecientes a la parte superior del Terciario o del Cuaternario, han llegado hasta nuestros días, fosilizados en el interior de cuevas y macizos calcáreos. No es de extrañar, por tanto, que zoólogos como Hinton o Miller se interesasen también por las extraordinarias acumulaciones de restos procedentes de este tipo de yacimientos, máxime cuando buena parte de las especies están estrechamente emparentadas o son prácticamente idénticas a las poblaciones actuales.

Figura 4. Vista general del relleno cárstico de Moreda, en el sur de España, uno de los yacimientos de micromamíferos más importantes del Plioceno europeo.



Además, a diferencia de lo que ocurre en relación con otros grupos de roedores, zoólogos y paleontólogos podían permitirse el lujo de hablar el mismo lenguaje sistemático. En efecto, se da la circunstancia de que los caracteres que permiten el reconocimiento de las formas actuales de arvicólidos son los mismos que utilizan los paleontólogos para diferenciar a sus especies fósiles, a saber, la peculiar morfología de sus molares. Así, a pesar de que los dientes constituyen uno de los elementos más característicos de un mamífero, los zoólogos rara vez atienden a los caracteres dentarios para definir y reconocer a las especies actuales. Lo más frecuente es que los biólogos recurran a caracteres externos como el color del pelaje, la forma de la oreja o la longitud de la cola. Estos caracteres, por el contrario, son

difícilmente reconocibles en el registro fósil. Sin embargo, en el caso de los arvicólidos, muchas de las especies actuales presentan un aspecto externo muy parecido y, en estos casos, la forma de sus molares constituye uno de los criterios taxonómicos más fiables. Por tanto, ni Hinton ni Forsyth Major tuvieron especiales dificultades para iniciar sus estudios sobre las faunas de arvicólidos fósiles del Cuaternario, ya que el tipo de análisis por realizar era muy parecido al que ya habían utilizado en sus trabajos sobre las faunas recientes de micromamíferos.

Los molares de los arvicólidos son muy característicos, formados por una sucesión de crestas alternantes que rebanan limpiamente los tallos que quedan atrapados entre ellas. En este sentido, los conjuntos de crestas superiores e inferiores actúan como los filos de unas tijeras (figura 6). Es por ello que, a diferencia de los équidos y otros herbívoros, los molares de los arvicólidos presentan una superficie perfectamente plana o, a lo sumo, ligeramente cóncava. Diseños dentarios de este tipo, con molares de superficie plana compuestos por una sucesión de crestas, se encuentran ya hace unos



Figura 5. Detalle de una brecha osífera, repleta de restos de micromamíferos.

diez millones de años en los géneros *Rotundomys* y *Microtocrictetus*. Aunque ambos pertenecen a la familia de los cricétidos, que a su vez dio origen a los arvicólidos, no es probable que exista una relación directa entre ellos.



Figura 6. Los molares de los arvicólidos son muy característicos, formados por una sucesión de crestas alternantes que durante la masticación actúan como los filos de unas tijeras (en la foto, primer molar inferior del arvicólido pliocénico *Mimomys medasensis*).

Los primeros arvicólidos verdaderos tuvieron su origen probablemente en algún lugar de Asia central, hace alrededor de seis o siete millones de años. Es en ese momento cuando se detectan los primeros indicios de una incipiente crisis climática, crisis que en las regiones más septentrionales debió favorecer la sustitución de la flora subtropical típica del Mioceno por otra de carácter más estépico. En ese contexto, los primeros arvicólidos, pertenecientes a los géneros *Microtodon*, *Celadensia* y *Promimomys*, presentan ya las características propias del grupo, pero su diseño dentario es aún muy próximo al de los cricétidos, con molares simples de corona relativamente baja.

El aumento de superficie cortante se produjo en los arvicólidos de manera algo diferente a como hemos visto en los équidos. En primer lugar, la situación de partida de este grupo de roedores era claramente más precaria que en el caso de aquellos grandes herbívoros. Mientras los équidos mantenían su serie molar y premolar completa, el grupo que dio origen a los arvicólidos presentaba una fórmula dentaria en extremo reducida. En efecto, precisamente cricétidos y múridos se caracterizan entre los roedores por carecer de premolares, quedando toda la serie yugal reducida a tres molares por hemimandíbula. En la mayor parte de los équidos, los premolares, lejos de reducirse o desaparecer, se molarizan, es decir, adquieren la misma forma y dimensiones de los molares, aumentando por tanto significativamente la superficie de abrasión. Sin embargo, esta fórmula no ha podido ser seguida por los arvicólidos, dota-

dos tan sólo de tres molares por hemimandíbula. En su lugar, los primeros molares inferiores (y, en menor medida, los terceros superiores) se han ido haciendo cada vez más largos, multiplicando progresivamente el número de lóbulos dentarios. Esta fórmula no es exclusiva de los arvicólidos. Así, *Microtia*, una especie de rata endémica de lo que un día fue la isla de Gargano, en el sur de Italia, muestra también una tendencia a la multiplicación de sus lóbulos dentarios, de una manera que recuerda extraordinariamente a la de aquéllos.

Evolución gradual en los primeros arvicólidos

El esquema del primer molar en los primitivos arvicólidos (**figura 7**) es todavía muy similar al de sus antepasados, los hámsteres del Mioceno: cuatro lóbulos dentarios (que corresponden a las cuatro cúspides principales de cualquier molar de mamífero) más un lóbulo anterior redondeado. Los representantes del género *Promimomys*, originarios de las planicies centrales de Asia, protagonizaron un amplio proceso de expansión a principios del Plioceno, hace unos cuatro millones de años, extendiéndose desde el extremo occidental de Europa hasta Norteamérica. Esta primera fase de dispersión fue probablemente debida a alguna incipiente crisis climática de tipo frío. Con todo, a principios del Plioceno las faunas de Eurasia continúan dominadas por los múridos, el grupo que incluye las actuales ratas y ratones. En este último continente, *Promimomys* es sustituido por *Mimomys*, una forma con molares algo más altos que dará lugar a un gran número de especies distintas, las cuales desplazarán definitivamente a las faunas de múridos persistentes del Mioceno superior. Los arvicólidos devienen entonces, hace unos tres millones de años, los roedores dominantes en las asociaciones de micromamíferos de la región holártica.

Paralelamente, las distintas líneas de *Mimomys* sufrirán, a lo largo del Plioceno, una progresiva tendencia al aumento de la hipodontia y a la adquisición de cemento dentario. Este proceso gradual ha podido ser seguido en detalle por el paleontólogo francés Jean Chaline en el seno de un grupo particular de *Mimomys*, la línea *M. occitanus-M. pliocaenicus*, que

Filogenia y sistemática

Figura 7. Evolución del primer molar inferior en los arvicólidos europeos. A lo largo de los últimos 5 millones de años, la corona se hace cada vez más alta, las raíces dejan de formarse y la parte anterior del diente se complica.

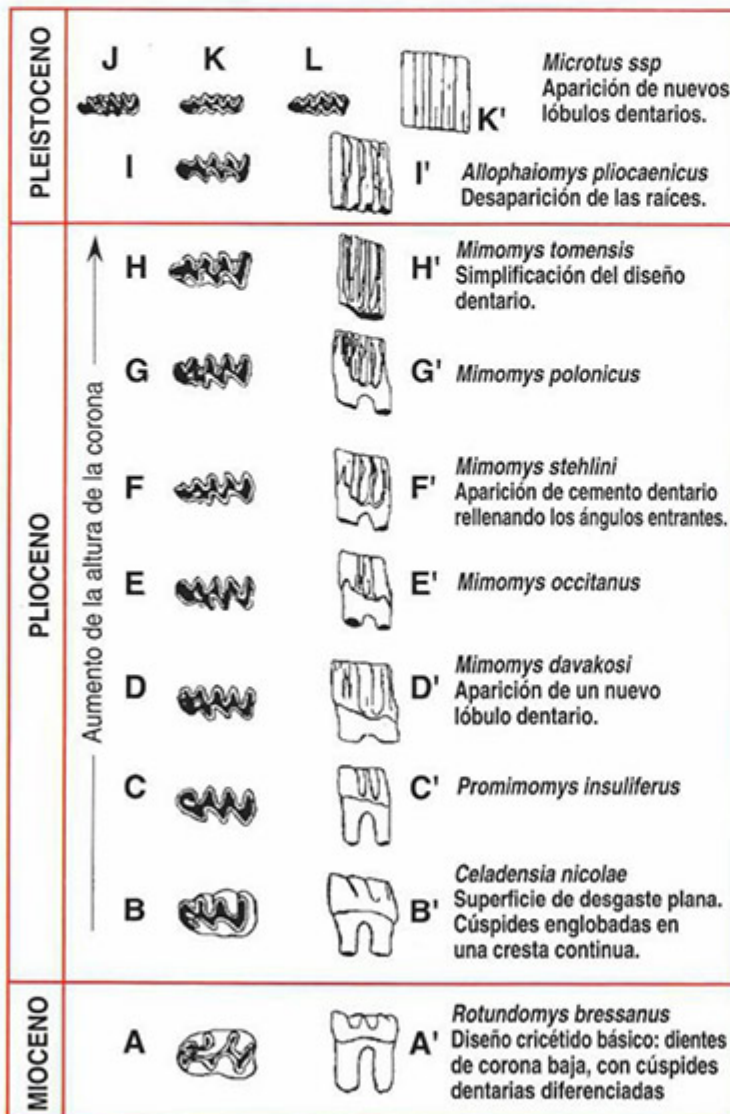
se desarrolló en Europa hasta el Plioceno superior. Aunque el esquema propuesto por Chaline es probablemente demasiado simplista, el proceso general de transformación puede considerarse paradigmático para otros arvicólidos. Los representantes más primitivos de este grupo, pertenecientes a las especies *Mimomys davakosi* y *M. occitanus*, presentan molares todavía muy próximos a su antecesor *Promimomys*: corona relativamente baja, formada por una serie de lóbulos alternos. *Mimomys*, sin embargo, muestra un primer molar inferior en el que se ha producido ya una modificación sustancial del plan de los cricétidos, con una notable ampliación de la superficie de abrasión del molar, que ve incre-

mentado el número de lóbulos dentarios de cinco a siete. A lo largo del Plioceno, además, asistimos a un proceso por el cual la altura de la corona tenderá a aumentar ininterrumpidamente, al hilo de un también progresivo aumento de tamaño.

Este aumento de la hipsodontia va a tener a su vez otros efectos sobre la forma de los dientes. De un lado, a partir de algunos representantes del Plioceno superior (*Mimomys polonicus*), se encuentra ya cemento en los repliegues que forman los distintos lóbulos dentarios. Esta adaptación, que aparece más o menos simultáneamente en distintas líneas de arvicólidos, se produjo para proporcionar una mayor superficie de anclaje de la pieza dentaria en el alveolo. El segundo efecto asociado a este aumento gradual de la hipsodontia es la tendencia a la simplificación del diseño dentario. Así, los molares de los primitivos *Mimomys* (y en especial el primer molar inferior) se caracterizan por la presencia de una serie de pliegues e islotes accesorios, de escaso valor adaptativo y que probablemente constituyen estructuras heredadas de sus antecesores cricétidos. Pues bien, a lo largo de la evolución de *Mimomys* es posible observar como estos rasgos morfológicos tienden a quedar relegados a los estadios más juveniles de desgaste, desapareciendo definitivamente en las especies más evolucionadas del Plioceno superior.

Como el lector ya habrá apreciado, el proceso evolutivo asociado a esta modificación corresponde a un mecanismo heterocrónico, esto es, a un cambio que modifica el ritmo de desarrollo del individuo. Más concretamente, el proceso seguido por estos arvicólidos corresponde a un fenómeno de aceleración evolutiva, por el cual los caracteres adultos del ancestro aparecen en los estadios juveniles del descendiente. De este modo, de una manera irreversible, *Mimomys* fue modificando gradual pero espectacularmente su morfología dentaria, con molares cada vez más altos y más simples, proceso que llega a su máximo en los últimos representantes del Plioceno superior y del Pleistoceno inferior. Con todo, hay que decir que, a pesar de todas estas modificaciones, el número de lóbulos dentarios de los molares inferiores de *Mimomys* no varía a lo largo de su periplo pliocénico.

A partir de aquel momento, que coincide *grosso modo* con el tránsito Plio-Pleistoceno, se va a producir una inflexión en la evolución de los arvicólidos en Eurasia y, más particular-



La multiplicación del número de lóbulos dentarios en el primer molar inferior, fue un mecanismo clave en la evolución de los arvicólidos.

mente, dentro del grupo de los *Mimomys*. En efecto, en su mayor parte, los arvicólidos del Pleistoceno (y, por supuesto, los actuales) difieren de sus ancestros pliocénicos por la ausencia de raíces, uno de los últimos caracteres dentarios que todavía permitía identificarlos como formas derivadas de sus antepasados, los cricétidos. Además, como ya ocurriera con la aparición de cemento dentario, este fenómeno de pérdida de las raíces se produce más o menos simultáneamente en diferentes líneas a la vez. En realidad, más que hablar de una estricta "pérdida" de raíces, habría que decir que éstas dejan de aparecer o no llegan a aparecer nunca en la vida del individuo. De nuevo aquí cabe interpretar esta modificación como un fenómeno heterocrónico, ligado a la ontogenia del animal. En un primer golpe de vista, la ausencia de raíces podría ser catalogada como un carácter infantil o juvenil, que se ha preservado en las formas adultas de los representantes pleistocénicos. Si ello fuese así, nos encontraríamos ante un caso de neotenia, exactamente el fenómeno opuesto a la aceleración (que, como hemos visto, fue durante el Plioceno el principal mecanismo de modificación de la morfología dentaria de *Mimomys*). Aun cuando puedan existir dudas sobre el carácter neoténico de la ausencia de raíces en los arvicólidos pleistocénicos, la influencia de la neotenia (esto es, la retención de caracteres juveniles en el adulto) es evidente a lo largo de la evolución de este grupo durante el Cuaternario.

A principios del Pleistoceno, un único arvicólido, *Allophaiomys* (sinonimizado a veces con los actuales *Microtus*) va a extender su área de dispersión a toda la región holártica, desde el sur de la península Ibérica hasta las montañas Rocosas, pasando por el norte de Siberia y Europa central. A partir del Pleistoceno medio, este amplísimo rango de distribución va a desembocar en la aparición de numerosas líneas vicariantes, precursoras de las numerosísimas especies actuales de topillos, que se reparten entre los géneros *Microtus*, *Pitymys* y *Phaiomys*. A excepción de este último género, que ha retenido el primitivo diseño dentario de *Allophaiomys*, la evolución del resto de especies de este grupo a lo largo del Cuaternario se caracterizó por la multiplicación de lóbulos dentarios en el primer molar inferior, un «tema evolutivo» que

había quedado «aparcado» desde el tránsito *Promimomys-Mimomys*.

Y, efectivamente, dicha multiplicación de lóbulos dentarios se produce mediante un mecanismo heterocrónico de tipo neoténico. La evolución de una especie concreta de *Allophaiomys* en la península Ibérica, *A. chalinei*, constituye un caso claro en este sentido. *Allophaiomys chalinei*, como su pariente holártico *A. pliocaenicus*, muestra molares inferiores relativamente sencillos, parecidos a los del actual *Phaiomys*. Sin embargo, en algunos yacimientos del Pleistoceno inferior donde aparece esta especie, es posible comprobar la existencia de molares con lóbulos complementarios, extraordinariamente parecidos a los de distintas especies de los géneros *Microtus* y *Pitymys*, que aparecen en el Pleistoceno medio y superior. Ahora bien, si observamos estos molares prácticamente vírgenes por su cara inferior (esto es, la morfología adulta que va a aparecer cuando el desgaste avance), nos encontramos de nuevo con un diseño simple de tipo *Phaiomys*. Así pues, la aparición de nuevos lóbulos dentarios en los géneros *Microtus* y *Pitymys* puede explicarse a través de la retención en el adulto de caracteres presentes en los individuos juveniles de sus antecesores del Pleistoceno inferior y corresponde, por tanto, a un proceso heterocrónico de tipo neoténico (figura 8).

Modalidades de la evolución en los arvicólidos

A lo largo de este repaso de la línea evolutiva que desde *Promimomys* ha llevado hasta los actuales topillos, es posible distinguir distintas modalidades de evolución, las cuales, por lo demás, pueden ser igualmente trasplantadas a la filogenia de otros grupos de arvicólidos.

Los primeros representantes de esta familia (*Microtodon*, *Baranomys*, *Celadensia*, *Promimomys*) difícilmente pueden ser separados de sus antecesores directos, los cricétidos (la familia que incluye a los hámsteres), si no es por una innovación fundamental, a saber, la adquisición de una superficie plana de desgaste dentario que se superpone a un diseño preexistente a base de crestas. Esta innovación, en sí, no entraña cambios estructurales o morfológicos importantes, por cuanto sólo afectó, en el fondo, a la dirección predominante de los movimientos masticatorios. Así, en la mayor parte de cricétidos, un

Filogenia y sistemática

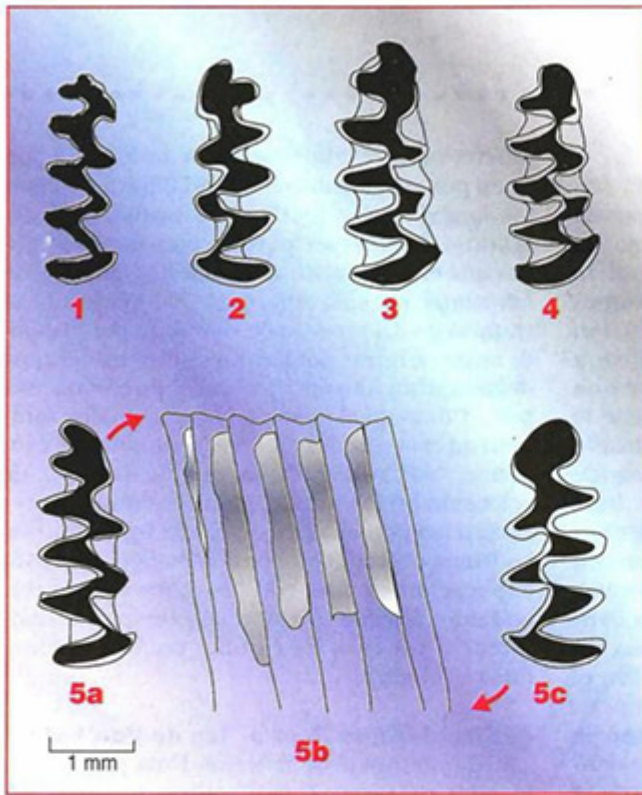


Figura 8. En estado adulto, los molares de la especie *Allophaiomys chalinei* (Fig. 5c) muestran una morfología sencilla, típica de los microtinos del Pleistoceno inferior. Sin embargo, la morfología juvenil del diente sin desgastar muestra un extremo anterior complicado (Figs. 1, 2 y 5a), que se conserva en el estado adulto de sus descendientes del Pleistoceno medio (Figs. 3 y 4). Tal evolución se explica por un proceso heterocrónico de tipo neoténico, por el cual los caracteres infantiles del ancestro se conservan en el estadio adulto del descendiente.

diseño dentario a base de cúspides (o bunodontia) o de crestas (lofodontia) con relieve, se asocia a un proceso masticatorio complejo en el que muchas veces son dominantes los movimientos de tipo labial-lingual (o transversales), como ocurre en la mayor parte de grandes herbívoros (como en los équidos o en los rumiantes). Por el contrario, cuando, como sucede en los arvicólidos, se introduce como vector dominante una componente anteroposterior, el resultado previsible sobre la dentición es la tendencia a desarrollar una superficie plana de desgaste. De hecho, esta innovación no ha sido exclusiva de los arvicólidos, ya que este tipo de adaptación se observa también en otros grupos de hámsteres fósiles. En todos los casos, sin embargo, se constata que la adopción de una superficie de desgaste plana debió ser un proceso sumamente rápido, que aparece como un "salto evolutivo" en el registro fósil.

El tránsito de los arvicólidos primitivos a las formas dominantes del Plioceno medio como *Mimomys* no dio lugar a grandes modificaciones: un ligero aumento de talla e hipsodontia y una mayor complicación del primer molar inferior, que adquiere un lóbulo suplementario. Como hemos visto, sin embargo, la evolución posterior de *Mimomys* no va a seguir esta vía de la multiplicación de lóbulos dentarios. Por el contrario, a lo largo de esta línea evolutiva se observa un gradual incremento de la talla e hipsodontia y una progresiva simplificación del diseño dentario, ligado a un proceso heterocrónico de aceleración. En realidad, dentro de los roedores, este patrón de cambio no es exclusivo de los arvicólidos, sino que se encuentra también en otras familias. En todos los casos el esquema básico es muy parecido, con formas de corona baja que adquieren una superficie de desgaste plana y en las que se produce un gradual aumento de la altura de la corona, a la vez que aumenta el número de lóbulos dentarios. Ahora bien, el análisis de los casos mencionados muestra que esta evolución gradual sólo afecta a determinados caracteres de la corona dentaria. En otras palabras, los casos registrados de evolución gradual en roedores pueden reducirse a:

- Variaciones de talla (generalmente, aumento).
- Aumento de la altura de la corona (hipsodontia).
- Homogenización de la morfología dentaria, que puede ir acompañada de una gradual multiplicación del número de lóbulos o crestas dentarias.
- Pérdida de raíces.

En realidad, los cuatro procesos aparecen con frecuencia asociados: un aumento de hipsodontia va normalmente ligado a un aumento de talla y a la eliminación de diversos elementos accesorios de la corona (homogenización). Además, a excepción de la pérdida de raíces (que parece ligada a un fenómeno neoténico o de retardo evolutivo), un único mecanismo heterocrónico, la aceleración, permite explicar todo este conjunto de modificaciones. Aun así, es innegable que la evolución de *Mimomys* en el Plioceno, así como la de otros grupos, constituye un ejemplo claro de cambio gradual y progresivo en una determinada dirección. ¿Cuál puede haber sido la causa de este cambio, desarrollado a lo largo de más de tres millones de años? Ante nosotros se presentan cuatro escenarios posibles:

Según el efecto
Reina Roja, la
competencia entre
especies hace
que éstas se vean
impelidas
constantemente
a evolucionar.

a) Ortogénesis y canalización

Algunos paleontólogos europeos de la primera mitad del siglo XX creían que los casos de evolución regular y rectilínea a lo largo de millones de años venían provocados por la existencia de tendencias internas en el organismo, que abocaban a éste a una evolución predeterminada. Aunque la versión ingenua de la ortogénesis nació evidentemente de una concepción finalista de la evolución, existe lo que podríamos llamar una versión actualizada de la ortogénesis, basada en la existencia de constricciones al desarrollo. En efecto, bien pudiera ser que, para un determinado organismo, no todas las soluciones evolutivas fuesen posibles. Ello determinaría que cualquier cambio que tuviese lugar, por ejemplo, en la dentición, sólo podría producirse en algunas direcciones determinadas, y no en otras. En el caso de la evolución de *Mimomys*, ello supondría que, una vez encauzados en el camino de la hipsodontia, no habría más salida que continuar desarrollando molares de coronas cada vez más altas, sin posibilidad de retorno.

b) Selección direccional u ortoselección

La selección direccional (a veces denominada "ortoselección") constituye, en cierta manera, la respuesta del neodarwinismo al problema de las tendencias evolutivas y de las largas series filogenéticas de cambio gradual y progresivo. Supone que la selección natural, aplicada constante y progresivamente a la evolución de un grupo, permite explicar estos fenómenos de cambio evolutivo gradual durante millones de años. En el caso de la evolución de *Mimomys*, habría que admitir, de igual manera, una permanente y gradual degradación del ambiente que, a lo largo de tres millones de años, habría forzado también en las especies de este género un cambio así mismo gradual y progresivo. Sin embargo, para cualquier persona con mínimos conocimientos en biología de las poblaciones, se hace extremadamente difícil imaginar tal tipo de presión de selección, aplicada de una manera constante a lo largo de millones de años.

c) Gradualismo puntuado

Con este término queremos indicar una posible variante del modelo de "equilibrios puntuados" de Eldredge y Gould, que no

difiere sustancialmente de la interpretación dada por estos autores en 1972 para explicar las largas series filéticas de transformación gradual. Según este patrón, podríamos suponer que el gradual aumento de hipsodontia de *Mimomys* es sólo aparente. En realidad, se trataría de un proceso de remplazo por el cual, de tanto en tanto, poblaciones más hipsodontas desplazarían a sus predecesoras de corona más baja. Como en el caso de la ortogénesis, también aquí se generaría un mecanismo de evolución "sin retorno", ya que la presión de selección en los momentos de cambio favorecería a las poblaciones algo más hipsodontas. La única objeción que podemos oponer a esta explicación es que, con los datos existentes, podemos afirmar que *Mimomys* responde realmente a un caso de cambio gradual en una línea evolutiva.

d) Efecto Reina Roja o "ley de Van Valen"

El personaje de la Reina Roja procede de la obra de Lewis Carroll *Alicia a través del espejo*. En ella, Alicia emprende una vertiginosa carrera con la tal reina Roja a lo largo de un imaginario tablero de ajedrez. Sin embargo, al final de su recorrido el personaje de Carroll comprobará con sorpresa que, después de todo, continúa en la misma casilla de la que había partido. La reina Roja se encarga de proporcionar a Alicia la solución al aparente enigma, ya que al otro lado del espejo hay que correr continuamente para permanecer en el mismo sitio: no avanzar supone retroceder. La metáfora pretende sintetizar lo que sería el escenario posible de la evolución: cambiantes condiciones ambientales o, más simplemente, la competencia entre especies hace que éstas se vean impelidas constantemente a evolucionar. La permanente presión de selección que se ejerce sobre ellas obliga a las distintas especies a mantener una carrera sin fin en pos de la eficacia biológica. No cambiar supone la extinción.

Van Valen llegó a la formulación de su ley después de comprobar que numerosos grupos zoológicos presentaban a lo largo de su historia una tasa de extinción constante. Como si se tratase de una población experimental, este autor calculó las tasas de supervivencia, es decir, la frecuencia de especies supervivientes en el tiempo para diferentes grupos de moluscos y mamíferos, hallando una tasa más o menos regular. Lo que en una población natural de individuos se convertiría en un proceso normal de remplazo por muerte y

Filogenia y sistemática

nacimiento, en los ejemplos de Van Valen se convirtió en tasas constantes de extinción y aparición de nuevas especies, dentro de lo que se denomina una misma "zona adaptativa" (es decir, un grupo o un conjunto de grupos que ocupan la misma posición funcional o "nicho" dentro del espacio ecológico). Ello implica que en el seno de cada una de las zonas adaptativas existe una tensión constante por su ocupación, que obliga a las especies a adaptarse constantemente o extinguirse. En definitiva, según esta concepción, el denominado "progreso evolutivo" existe porque "progresar" significa, simplemente, sobrevivir: hay que avanzar para que todo siga igual (y, sobre todo, hay que avanzar más que los demás para no perder la plaza, la casilla).

En el caso de los arvicólidos del Plio-Pleistoceno, el proceso de cambio gradual que se observa en la dentición sería el resultado de la permanente interacción entre las distintas especies que se encuentran en cada momento y que difícilmente llegarían a un equilibrio estable. Las fluctuaciones climáticas características del Cuaternario y las sucesivas olas de superpoblación que todavía hoy muestra este tipo de roedores forzarían una competencia constante tanto por los recursos limitados del ambiente como frente a posibles depredadores.

Aunque probablemente varios de los mecanismos enumerados han influido en algún momento en la evolución de los arvicólidos, la última de las hipótesis citadas tiene la ventaja de ofrecer una explicación para la peculiar secuencia de modificaciones que se observa en *Miomys* y otros géneros afines. En efecto, como hemos visto antes, el aumento de superficie de abrasión se ha producido a través de dos mecanismos básicos: incremento de la hipsodontia y multiplicación de lóbulos dentarios. Ambos mecanismos aparecen, no obstante, desacoplados y mutuamente excluyentes entre sí en el linaje evolutivo que, desde *Miomys*, lleva a los actuales topillos. La multiplicación de lóbulos dentarios parece jugar un pequeño pero significativo papel en las primeras etapas de transformación de los arvicólidos, particularmente en el tránsito *Promiomys-Miomys*. Por el contrario, a lo largo de la línea evolutiva que, desde *Miomys occitanus* lleva a *Miomys pliocaenicus*, no se aprecian modificaciones sustanciales en el diseño oclusal, y un nuevo tipo de adaptación, la hipsodontia creciente, va a caracterizar la evolución posterior de este

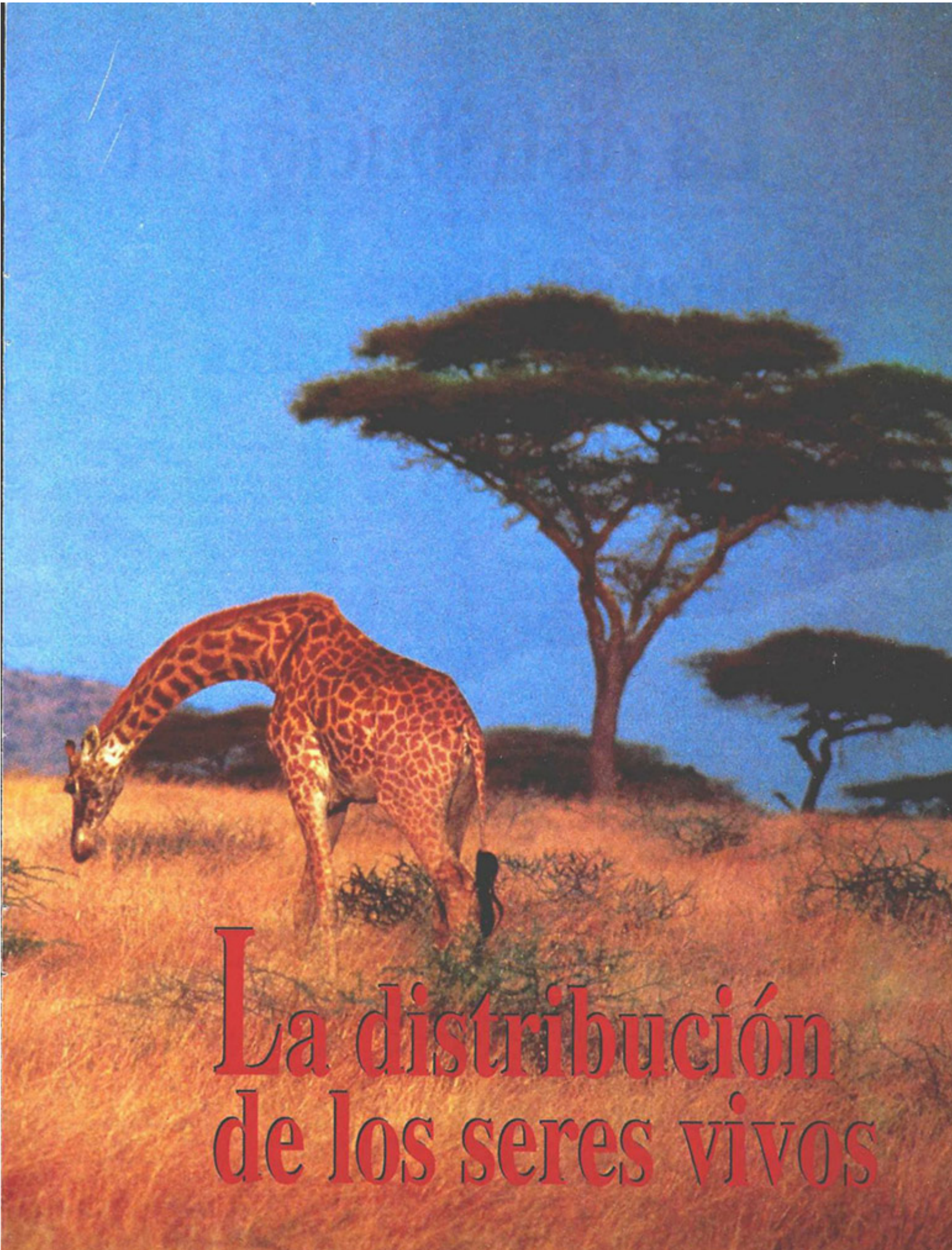
grupo. Por lo demás, sorprende comprobar que las mismas modificaciones (tasa de hipsodontia, aparición de cemento, pérdida de raíces) se producen, más o menos simultáneamente, en distintas líneas, confirmando un efecto predicho por la hipótesis de la Reina Roja. Finalmente, una vez agotada la vía de la hipsodontia creciente y convertidos los molares en piezas de crecimiento continuo, las especies de los géneros *Microtus* y *Pitymys* abren de nuevo, a partir del Pleistoceno medio, la vía de la multiplicación de los lóbulos dentarios, a través de un mecanismo heterocrónico de neotenia o retardo evolutivo.

Así pues, la evolución de los topillos del Plio-Pleistoceno aparece pautada por una serie de peldaños sucesivos: superficie de abrasión plana/hipsodontia creciente/multiplicación de lóbulos dentarios en el primer y tercer molar. Cada peldaño es superado únicamente cuando se ha alcanzado el anterior. Así, no existen molares de morfología primitiva que hayan perdido sus raíces y, a la inversa, la multiplicación de lóbulos dentarios no se observa en las formas susceptibles de incrementar la altura de sus coronas. En realidad, estos peldaños mutuamente excluyentes aparecen como las etapas de una carrera en la que jamás se llega a un final y en la que se encuentran implicados varios jugadores simultáneos. Todo parece indicar que, a lo largo del Plioceno y del Pleistoceno, el equilibrio entre las distintas especies competidoras no llegó nunca a establecerse, tal vez como resultado de las numerosas fluctuaciones climáticas a que se ha visto sometida la región paleártica en los últimos millones de años, las cuales, de alguna manera, «han roto siempre la baraja». En cualquier caso, si este escenario es correcto, también los arvicólidos pueden proclamar, como el personaje de Sartre, que "el infierno son los otros". Un infierno, naturalmente, evolutivo.

** Una versión previa del presente ensayo fue incluida en la obra La evolución y sus metáforas (Tusquets Editores, Barcelona). Para su inclusión en este número ha sido debidamente revisado y actualizado.*

¿Por qué las grandes áreas continentales tienen floras y faunas diferentes? ¿Por qué algunas zonas comparten determinadas especies con otras? ¿Por qué en los continentes del norte existieron faunas que ahora sólo se encuentran en el sur? El interrogante acerca del cómo y porqué de la actual distribución de los seres vivos (y las pasadas distribuciones de los seres extintos) ha intrigado a naturalistas y biólogos desde antes que la teoría de la evolución hiciera presencia en el mundo. Con Darwin y Wallace se fundamentó una aproximación evolutiva a este problema y recientemente han surgido nuevas propuestas para el estudio de la distribución de las biotas. En esta sección repasaremos los largos 400 años de la biogeografía histórica y leeremos sobre nuevas propuestas, incluyendo la aplicación de la escuela cladística a la geografía de los seres vivos.





La distribución de los seres vivos

La distribución de la

400 años de historia de la biogeografía histórica

Jorge Llorente Bousquets
Museo de Zoología, Facultad de Ciencias,
UNAM. Coyoacán, D.F., México

David Espinosa Organista
Herbario, Facultad de Estudios Superiores
"Zaragoza", UNAM
Iztapalapa, D.F., México

El descubrimiento del Nuevo Mundo y de las regiones: un fundamento de la biogeografía histórica

Antes del descubrimiento del Nuevo Mundo, se reconocía que los animales vivían en un lugar determinado, de acuerdo con las condiciones físicas de su entorno. Luego del establecimiento de las primeras colonias en América, algunos naturalistas, al observar detenidamente la morfología de los animales del Nuevo Mundo que antes habían bautizado con los nombres de animales muy semejantes que ellos conocían desde el Viejo Mundo, notaron que no eran en realidad iguales. Un pionero de estas observaciones fue el padre jesuita Joseph de Acosta. El padre Acosta destacó en su *Historia Natural y Moral de las Indias*, en 1590, que los animales del Nuevo y del Viejo Mundo pertenecían a "castas" diferentes. Ello provocó en el jesuita una inquietante pregunta: si las plantas y animales fueron creados por Dios al mismo tiempo y en el mismo lugar, ¿por qué tendrían que ser diferentes en ambas costas del Atlántico? Esta pregunta era por demás angustiante para el padre Acosta, conside-

rando que había otra casta, el hombre, que sí existía en ambos lados del océano. ¿Por qué una especie sí pudo cruzar el mar y las demás no? El padre Acosta sometió a prueba las posibles explicaciones de este hecho y tanto sus procedimientos de análisis como sus conclusiones resultaron audaces e increíbles de concebir en su tiempo. Entre otras cosas, se le puede considerar como un científico que predijo la existencia de un corredor entre América y Eurasia, el Estrecho de Behring.

Pasaron casi 200 años para que el gran naturalista y filósofo Luis LeClerc conde de Buffon, durante la etapa de consolidación de la nomenclatura taxonómica, pudiera hacer un análisis anatómico riguroso de las especies de mamíferos de los trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo y concluyera que, en efecto, entre ambas áreas no hay una sola especie en común. Buffon explicó estas diferencias como producto de las transformaciones sufridas por las especies durante largas migraciones milenarias a través de grandes extensiones continentales, de tal forma que cuando sus poblaciones alcanzaban las mismas condiciones físicas desde las cuales partieron, pero en un continente distinto, su morfología ya no era la misma. El redescubrimiento de Buffon se confirmaría también con las plantas por Alejandro de Humboldt, con los reptiles por Georges Cuvier y con los insectos por Latreille. Así, desde el último tercio del siglo XVIII y hasta antes del florecimiento del darwinismo, este hecho se hizo popular como la "ley de Buffon": **entre los trópicos del Viejo y el Nuevo Mundo no hay una sola especie en común.**

En 1820, Augusto de Candolle, estudiando la distribución geográfica de las plantas con flores, descubrió que había áreas donde dos o más familias y/o géneros de plantas mostraban un solapamiento casi completo en sus distribuciones. De Candolle llamó a estas

biota

áreas "regiones botánicas" y a las especies que las conformaban o les daban identidad las nombró especies "aborígenes" o "endémicas". Ambos conceptos, región y endemismo, subsisten hasta nuestros días y son de relevancia para la biogeografía contemporánea. De Candolle reconoció un total de 20 regiones botánicas, que en trabajos posteriores de su hijo se elevó hasta 40. El encontró que la distribución endémica era común entre las especies de plantas y que eran muy contadas las especies con distribución cosmopolita. Así, con el trabajo de De Candolle, la ley de Buffon adquirió un mayor grado de generalidad y soporte: **áreas diferentes contienen, en general, especies diferentes.**

Algunos autores posteriores a Augusto de Candolle, como Prichard y Lyell, postularon ideas para explicar la ley de Buffon. Hasta ese momento asomaban en la biogeografía dos reglas generales: 1. en lugares muy distantes con las mismas condiciones físicas (suelo, clima, altitud y otros parámetros geográficos), los taxa animales y vegetales distintos exhiben analogías morfofisiológicas, y 2. en lugares distintos hay taxa diferentes y, por lo general, entre más distantes están estos lugares, más difieren los taxa. Estas reglas de convergencia-geografía similar y divergencia-lejanía, permitieron plantear a los autores citados que es en la historia, más que en las

condiciones físicas, donde se puede encontrar la explicación de las regiones naturales o áreas de endemismo. Las causas geológicas pasadas —más que las climáticas— son las que explican los procesos y patrones de distribución, señaló De Candolle adelantándose a su tiempo; no obstante, reconoció a esos dos factores de modo complementario como explicación a las distribuciones de taxa, a los que denominó como las *estaciones* o factores físicos (hoy conocidos globalmente como ecológicos) y las *habitaciones* o factores históricos (principalmente geológicos).

Más tarde, hacia 1834, Joseph D. Hooker, botánico y explorador inglés, reconoció que las floras de las áreas sureñas del mundo, disjuntas entre sí, compartían una gran cantidad de familias y géneros, muchos más que si se comparaban con las de los continentes del norte. Hooker, además, planteó la posibilidad de que esa gran afinidad en las floras australes se debiera a las capacidades dispersoras de las plantas; realizó algunos experimentos al respecto y concluyó entonces que la dispersión no era un factor importante para explicar la gran relación entre las floras de la Patagonia, la Antártida, Australia y Nueva Zelanda. Propuso luego que todas las floras australes pudieron haber estado una vez conectadas o relacionadas, más aún, pudieron haber formado una flora única, continua y sin disyunciones, que posteriormente se fragmentó, proposición que no sostuvo e incluso cambió por la influencia darwinista, especialmente poco después de la publicación de la célebrima obra de Darwin (1859) *The Origin of species...* (ver más adelante).

Phillip Sclater, en 1858, realizó la clasificación del medio terrestre en seis regiones zoogeográficas, con base en la distribución geográfica de las aves, que más tarde retomó Alfred Russel Wallace en su *The Geographical Distribution of Animals*, convirtiéndola en el sistema de regiones biogeográficas más popular hasta nuestros días (**figura 1**). En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que

Figura 1. Mapa de regiones zoogeográficas del mundo, según Wallace (1876).



un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y reconocimiento de regiones; había que ir más allá. Se puede reconocer, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxa que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso era ni más ni menos que el método comparativo en la biogeografía. Un método que se consolidaría sólo cien años después, a partir del trabajo de Willi Hennig en sus *Fundamentos para una sistemática filogenética*.

Curiosamente, la biogeografía observó un cambio brusco de la línea sugerida por autores como De Candolle, Hooker y Sclater. En 1859, con la aparición de *El origen de las especies*, y posteriormente con la obra de Wallace se sentaron las bases de los estudios en biogeografía que predominaron hasta nuestros días, durante más de cien años. Algunos autores recientes postulan que la historia de la biogeografía puede concebirse como la historia de la ley de

Buffon y, en consecuencia, pueden reconocerse dos elementos en el estudio de esa historia: a) el desarrollo de la ley, y b) el desarrollo de las explicaciones causales de la ley. En este contexto, el cosmopolitismo (distribución de una especie en la mayoría de los continentes) caracterizaba las excepciones a la ley y se podía recurrir a la dispersión como factor de explicación; sin embargo, las concepciones evolutivas y biogeográficas de Darwin y Wallace los llevaron a plantear que las dispersiones generaban áreas de endemismo; en palabras de Darwin (1859): "... *Los grandes hechos de distribución geográfica se explican por la teoría de la migración (generalmente de las formas dominantes de vida) junto con modificación subsecuente y la multiplicación de nuevas formas*" [itálicas nuestras]. El concepto central de la tradición darwiniana en biogeografía fue el de la dispersión sobre una geografía estable en sus principales rasgos; la idea predominante era la dispersión "improbable" sobre una barrera preexistente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

Así, la existencia de las áreas de endemismo fue explicada por la dispersión improbable como el factor causal. Según Darwin, las áreas de endemismo están constituidas por diversos elementos con distintas historias de dispersión; especies provenientes de lugares y tiempos diferentes; esto fue el mismo esquema biogeográfico adoptado por autores como Darlington en 1957 (figura 3), Reig en 1962 y Halffter en 1976, entre otros, quienes definieron estos elementos con términos como horofauna, cenocrón y patrón de dispersión, respectivamente. Este esquema y estos términos deben conservarse en uso, pues son relevantes y *ad hoc* en áreas bióticas y geológicamente complejas, esto es, áreas que son producto de numerosas vicisitudes históricas y que son consideradas como nodos o áreas de convergencia tectónica en el sentido de Croizat (*Space, Time and Form*, 1964); ejemplo de ellas son el área Indoaustraliana y la Zona de Transición Mexicana.

Wallace, en 1876, retomó el sistema de seis regiones de Sclater sin hacer énfasis en las relaciones taxonómicas entre sus elementos endémicos. Le importó más circunscribir y caracterizar a las regiones, quedándose ahí, sin analizar sus interrelaciones; las consideró como áreas generales que creaban anomalías a

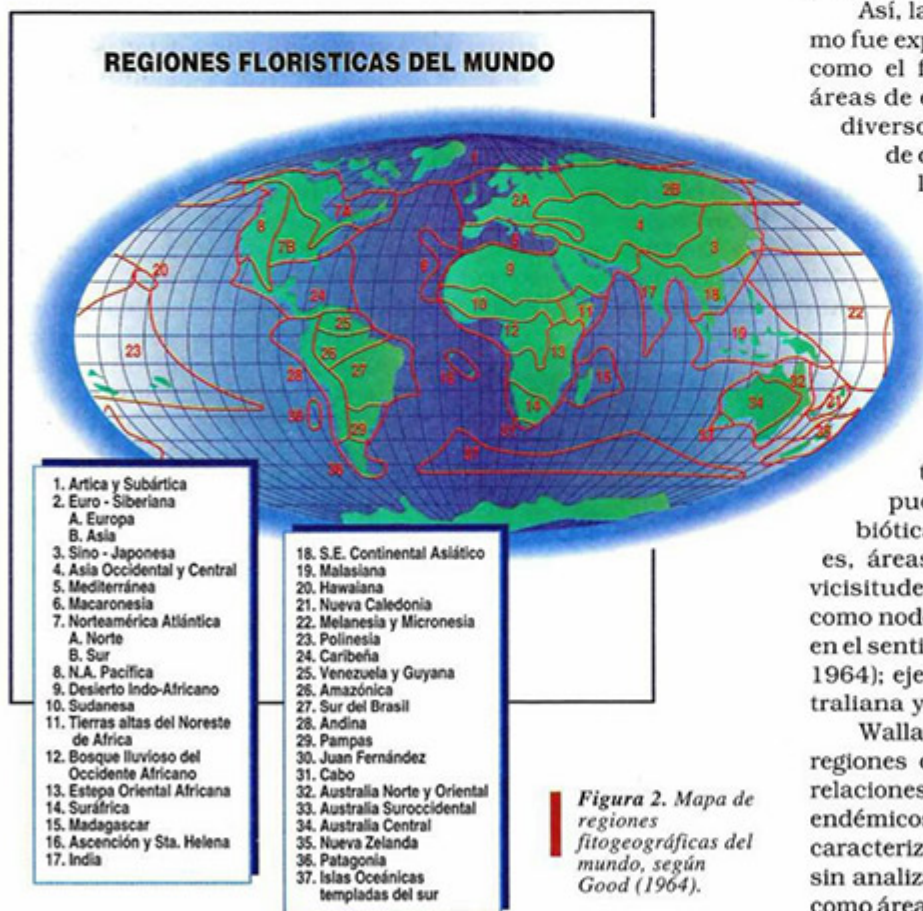


Figura 2. Mapa de regiones fitogeográficas del mundo, según Good (1964).

La distribución de los seres vivos

la dispersión y que debían explicarse por otras causas. Tales anomalías podrían considerarse meros artificios metodológicos para buscar la naturalidad de las áreas. Sclater, en cambio, señaló que la similitud biótica entre regiones —basada en la comparación de presencia y ausencia— sólo debía ser una guía y que el problema debía tratarse en términos de mayor relación o afinidad natural, aunque sin señalar el significado de esto. En los últimos tiempos se han hecho muchas críticas de importancia biológica y metodológica (estadística) a los índices binarios y coeficientes de similitud (véase por ejemplo Craw y Weston, 1984; Sánchez y López, 1988; Jackson y col., 1989). La similitud no expresa automáticamente una interpretación de las relaciones bióticas; tampoco se trata de inventar aparentes soluciones estadísticas a los problemas de relación investigados por la biología comparada.

La clasificación en biogeografía: ¿parecido o parentesco?

Al comienzo de la segunda mitad de este siglo se retomó la discusión acerca de la forma de realizar clasificaciones biogeográficas. El mismo dilema de la sistemática biológica se trasladó a la biogeografía: para reconocer y relacionar áreas biogeográficas ¿qué vale más, el parecido o el parentesco? El problema, desde luego, no era nuevo; Sclater en 1858 consideró que el problema de encontrar las divisiones primarias de la tierra no era con base en el parecido (proximidad fenética) sino en el parentesco (proximidad histórica), que en términos evolutivos es la historia geográfica de las áreas de endemismo. Sin embargo, la idea de que las áreas de endemismo son reales e interrelacionables históricamente sucum-

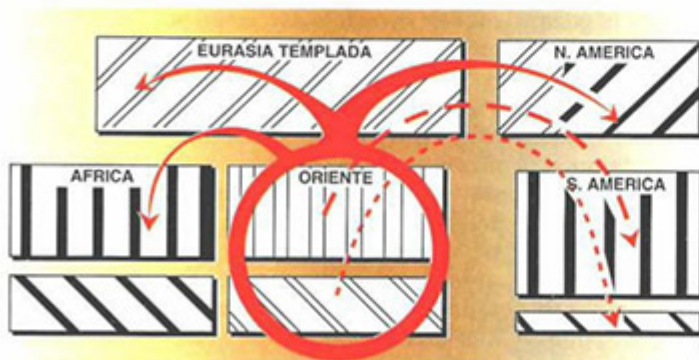
bió ante la idea darwinista de que la dispersión sigue un curso determinado por una geografía estable. El retraso de un siglo en el análisis del problema de Sclater se ha calificado como una lamentable desventura en el desarrollo de la biogeografía. Las ideas de Darwin y Wallace condujeron a un siglo de predominio de los conceptos "dispersorios" en la biogeografía; no obstante, estos conceptos deben verse como respuestas necesarias a las ideas de los creacionistas medievales y a los contemporáneos de Darwin y Wallace que postularon fantásticos puentes terrestres intercontinentales como explicaciones de primer orden en la biogeografía.

Originalmente Hooker en 1853 y 1860 coincidió, de modo indirecto, con las ideas de Sclater, pero pronto abandonó y siguió a Wallace y a Darwin, quienes enfatizaron un origen norteamericano de las "formas dominantes de vida", lo cual se equiparaba con el espíritu colonialista de la época expresado por la hipótesis del *relict monoboreal* o por las teorías holárticas de la época victoriana a las que Nelson y Platnick (1984) denominaron como "efecto Sherwin-Williams", en relación con el logotipo de esta fábrica de pinturas. Hooker fue uno de los primeros en sugerir la intervención de cambios tectónicos para explicar los patrones de distribución biótica septentrionales (Nelson y Platnick, 1984); su propuesta original de pensar en movimientos continentales para explicar la similitud entre las biotas endémicas de la Patagonia, Australia y Nueva Zelanda, fue abandonada por él en favor de explicaciones de dispersión a grandes distancias de la flora y fauna de dichas áreas.

En ausencia de teorías geofísicas que explicaran la deriva continental, la teoría wegeneriana tuvo impacto casi nulo en la geología y en la biología de la primera mitad del siglo XX. Entonces, las concepciones de una tierra estable en sus rasgos continentales y oceánicos, aunadas a dispersiones a través de grandes barreras, continuaron sosteniendo las ideas biogeográficas victorianas, enraizadas —de acuerdo con Bueno y Llorente (1991)— en las concepciones bíblicas, o aún más en concepciones culturales antiguas (Papavero y Balsa, 1986; Papavero, 1989).

A partir de la década de los cincuenta, el método panbiogeográfico y la escuela sistemática de la cladística mantenidos por Croizat y Hennig, respectivamente, retomaron la idea de encontrar el patrón de interre-

Figura 3.
Historia general
de dispersión de
los peces de
agua dulce,
según
Darlington
(1957).



lación de las áreas de endémicos. Más tarde se consolidaron tales escuelas y sus fundamentos, debido al debilitamiento de la biogeografía darwinista, a las posibilidades explicativas de las nuevas ideas en biogeografía, y como resultado de la aceptación de la tectónica global, del desarrollo de metodologías de análisis filogenético y del rechazo a las concepciones de centro de origen darwinista y de mecanismos de dispersión aleatorios y, en suma, a las concepciones fenéticas y azarosas que pretendían explicar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos por medios meramente estadísticos.

La biogeografía histórica de hoy

Los procesos y los patrones de evolución de los taxa y las biotas son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica. De modo esquemático, los taxa son endémicos a sus áreas por una de dos razones: 1. sus antecesores originalmente ocurrieron ahí, no ha habido modificación o expansión de la distribución y sus descendientes sobreviven ahí hasta la actualidad, excepto cuando una barrera se genera y fracciona la población ancestral (*vicariancia*), y 2. sus antecesores se originaron en otro lugar y después migraron sus descendientes a las áreas que actualmente ocupan (*dispersión*) (figura 4). En el primer caso la población ancestral se divide en subpoblaciones cuando aparece una barrera que las aísla y provoca su separación; supone cambios tectónicos, climáticos y extinciones que fragmentan y aíslan a las comunidades originales, con la subsecuente diferenciación de sus especies y biota; en el segundo son los medios de dispersión los que permiten superar las barreras ya existentes, esto es, hay un origen (centro) a partir del cual se dispersan los taxa. Ambos esquemas se han usado para responder, en forma complementaria, a una de

las preguntas medulares en la biogeografía contemporánea: si hay un patrón de interrelación entre las áreas de endemismo o regiones naturales, ¿cuáles fueron los procesos que condujeron a ese patrón?

La biogeografía de Darwin y Wallace, o *biogeografía dispersionista*, continuada por Matthew (1915), Darlington (1957) y Simpson (1965), entre los exponentes principales, funcionó como un paradigma en concordancia con la teoría de la selección natural, fuera en su expresión darwinista o neodarwinista; en su momento «superó» a las explicaciones que sostenían los constructores de fantásticos puentes terrestres y a las de los creacionistas múltiples que consideraban que una especie o un taxón mayor podía originarse varias veces en lugares distintos y disjuntos (politopismo).

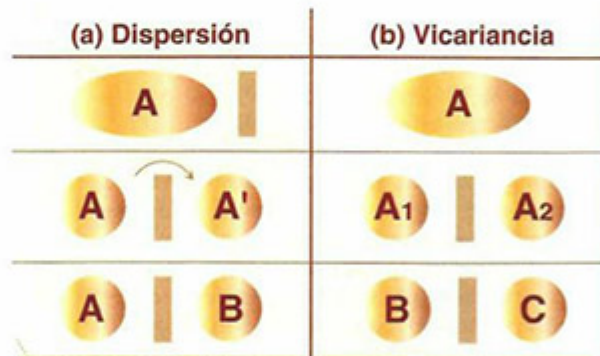


Figura 4. Dos hipótesis para explicar el endemismo: a) dispersión, b) vicariancia.

Las críticas a la biogeografía darwiniana y el desarrollo de nuevas ideas teóricas en la biología comparada condujeron a nuevos programas de investigación en la biogeografía histórica contemporánea (Funk y Brooks, 1990).

Hay cuando menos tres escuelas alternativas que surgieron en las últimas décadas: la *biogeografía filogenética-hennigiana*, la *biogeografía de la vicariancia* y la *panbiogeografía*. Estas escuelas tienen distintos enfoques, métodos y técnicas para estudiar la interrelación de áreas endémicas y el problema de la jerarquía de taxa vicariantes que ocurren en las áreas de endemismo. Pero en las tres se expresan las relaciones entre las áreas por líneas que se grafican en mapas. Otro aspecto importante

La distribución de los seres vivos

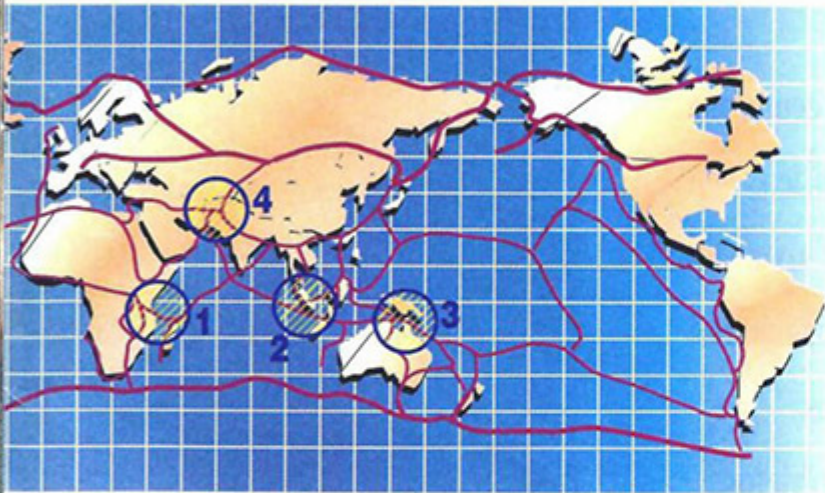
es que ninguna de estas escuelas tomó los modelos e hipótesis geológicas como pruebas irrefutables que definieran las relaciones de las biotas, sino más bien buscaron congruencia entre ambas proposiciones de relación entre las áreas; hipótesis biogeográficas e hipótesis geológicas. Aunque algunos pensaron en el principio metodológico de la iluminación recíproca entre geología y biología históricas, otros —principalmente los panbiogeógrafos y los vicariancistas— han postulado la posibilidad de

predecir acontecimientos y patrones geológicos a partir de hipótesis de relación biológica; han señalado que la gea y sus biotas evolucionan juntas.

Los conceptos biogeográficos subordinados a la geología como ciencia rectora en la historia natural, fue parte de la herencia que dejó la historia previa de la biogeografía de Darwin-Wallace, pero algunos autores más cercanos al campo de la geología (como Donnelly y Michaux), consideran que el papel de la geología en las controversias biogeográficas es desarrollar y comparar modelos de historia geológica, que permitan evaluar hipótesis biológicas de acuerdo con limitantes de tiempo y espacio geológicos.

Las tres escuelas citadas han sido confundidas por varios autores, pues en un principio hubo intentos de fusión teórica y conceptual que más bien prosperaron en separaciones más tajantes (Croizat y col., 1974; Croizat, 1982); actualmente, cada escuela sigue principios, conceptos y métodos distintos, los cuales son abordados en este mismo número por J.J. Morrone y J.V. Crisci. No obstante, se ha propuesto que las escuelas vicariancista y panbiogeográfica (neozelandesa) no son excluyentes sino complementarias.

Figura 5.
Mapa de trazos generalizados de Croizat.



Literatura recomendada

1. **Croizat L, Nelson G, Rosen DE:** Centers of origin and related concepts. *Syst Zool* 23: 265-287, 1974. Una contribución clásica de la biogeografía histórica de nuestros días, donde se postulan algunas de las principales críticas al dispersionismo.
2. **Darwin C:** El origen de las especies. 1859 (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989). Son especialmente importantes los capítulos 12 y 13 dedicados a la distribución geográfica de las especies.
3. **Espinosa D, Llorente J:** Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Coord. Servicios Editoriales Fac. Ciencias, Museo de Zoología, UNAM, México, 1993, 123 pp. (Ver Book Review en *Cladistics* 11).
4. **Hennig W:** Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 1968, 353 pp. La obra clásica de Hennig, donde se proponen los fundamentos y el método general de lo que hoy se conoce como cladismo.
5. **Humphries CJ, Parenti LR:** Cladistic biogeography. *Oxford Monographs on Biogeography* 2. 2a. Edición, Oxford University Press, Oxford, 1989. Esta es una síntesis actualizada de los fundamentos y métodos de la biogeografía cladista o de la vicariancia, generados hasta la década de los 80.
6. **Morrone JJ, Crisci JV:** Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evol Biol* 4: 119-140, 1990. Una revisión sintética de los métodos modernos de la panbiogeografía.
7. **Myers AA, Giller PS (eds.):** Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distribution. Chapman & Hall, London, 1988. Una obra multiautorada que es una buena referencia para los cursos de biogeografía para graduados.
8. **Nelson G:** From Candolle to Croizat: Comments on the history of Biogeography. *J Hist Biol* 11: 293-329, 1978. Una revisión histórica de las ideas biogeográficas desde Linneo hasta la obra de León Croizat.
9. **Nelson G, Platnick NI:** Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York, 1981.
10. **Nelson G, Platnick NI:** Biogeography. Oxford/Carolina Biology Readers Series (Head JJ, ed.). Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina, 1984, 16 pp. Una breve introducción a la biogeografía histórica contemporánea.
11. **Simberloff D:** Biogeography: The unification and maturation of a science. pp. 441-455. En: Brush AM, Clark Jr. GA (eds.): *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1983. Un análisis del carácter científico de las principales ideas biogeográficas de nuestros días.
12. **Simpson GG:** The geography of evolution. Chilton, Philadelphia, 1965. Una obra clásica de la biogeografía dispersionista en la que se reúnen las principales ideas sobre las que se desarrolló la biogeografía desde Darwin hasta hace unos 20 años.

El cladismo y la transformación de las estrategias biogeográficas

Juan J. Morrone, Jorge V. Crisci
Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (Lasbe),
Museo de La Plata, La Plata, Argentina

“ Discursos como la economía, la medicina, la gramática, la ciencia de los seres vivos, dan lugar a ciertas organizaciones de conceptos, a ciertos reagrupamientos de objetos, a ciertos tipos de enunciación, que forman según su grado de coherencia, de rigor y de estabilidad, temas o teorías... se llamará, convencionalmente, ‘estrategias’ a estos temas y teorías. ”

.....

Michel Foucault (1969),
La arqueología del saber

ación ficas históricas



La biogeografía es la disciplina encargada de analizar la distribución espacio-temporal de los seres vivos, y dentro de ella existen dos enfoques básicos: el ecológico y el histórico. El enfoque ecológico explica los patrones de distribución geográfica recurriendo a causas actuales, relacionadas con el medio en que se hallan las especies, o a sus relaciones interespecíficas. El enfoque histórico recurre a causas más remotas en el tiempo, generalmente postulando como procesos causales a eventos del pasado geológico.

La biogeografía integra —junto con la sistemática, la ecología histórica, la embriología y la paleontología— la biología comparada. La metodología básica de la biología comparada es el cladismo, formulado inicialmente por el entomólogo alemán Willi Hennig. El mismo considera que una clasificación natural debe reflejar las relaciones genealógicas entre los organismos. No sólo es el cladismo el método sistemático más ampliamente empleado en la actualidad, sino que además constituye una herramienta eficaz para varios programas de investigación en biología comparada, en especial la biogeografía histórica.

Existen cinco estrategias (en el sentido de Foucault) para reconstruir la historia de la distribución de los seres vivos: el dispersalismo, la biogeografía filogenética, la panbiogeografía, la biogeografía cladística y el análisis de simplicidad de endemismos. Su visión, individual o conjuntamente, admite diversas lecturas. Una de ellas, quizá poco explorada, consiste en analizar la influencia que ha tenido el cladismo en el desarrollo teórico y práctico de estas estrategias.

La estrategia dispersalista

La estrategia biogeográfica más antigua es la dispersalista, cuyas primeras explicaciones se hallan ya contenidas en los mitos bíblicos. El dispersalismo ha sido el paradigma dominante hasta la primera mitad del siglo XX, con las fundamentales contribuciones de un grupo de autores norteamericanos.

La panbiogeografía supone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, es decir, "tierra y vida evolucionan juntas".

canos, entre los que se cuentan Darlington, Simpson, Matthew y Mayr. A partir de la década de los 60, entró en competencia con la panbiogeografía y la biogeografía cladística, y actualmente es considerado como un programa de investigación en regresión.

De acuerdo con el dispersalismo, el mecanismo básico a través del cual los seres vivos alcanzan su distribución geográfica es la dispersión activa a partir de centros de origen. La identificación del centro de origen de un taxón constituye el punto de partida de todo análisis dispersalista. Una vez identificado dicho centro, los autores dispersalistas reconstruyen la historia biogeográfica del taxón, postulando rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución.

La estrategia dispersalista no tuvo inicialmente relación alguna con el cladismo. En 1992, el botánico sueco Kåre Bremer propuso una formalización de la misma que

permite, si se parte de la hipótesis de que la distribución de un taxón se ha debido a dispersión, emplear el cladograma del mismo para estimar sus áreas ancestrales. Para ello comenzamos por remplazar los taxa terminales del cladograma por las áreas ocupadas por los mismos. Luego representamos el origen de cada área en el cladograma, considerando que todas las presencias se deben a ganancias y todas las ausencias a pérdidas, y determinamos para cada área el cociente entre las ganancias y las pérdidas. Así podremos identificar el o las áreas ancestrales del taxón estudiado, dado que cuanto mayor sea el valor del cociente obtenido, mayor será la probabilidad de que ésta sea un área ancestral.

En la **figura 1** tenemos representado un grupo monofilético con cinco taxa terminales, distribuidos en Eurasia (EUR), África (AFR), América del Sur (AS), Nueva Guinea (NG) y Australia (AUS). Si analizamos las distintas áreas, vemos que el cociente entre ganancias y pérdidas para Eurasia y África es de 1, para América del Sur es de 0,33, y para Nueva Guinea y Australia es de 0,25. Podríamos afirmar entonces que el área

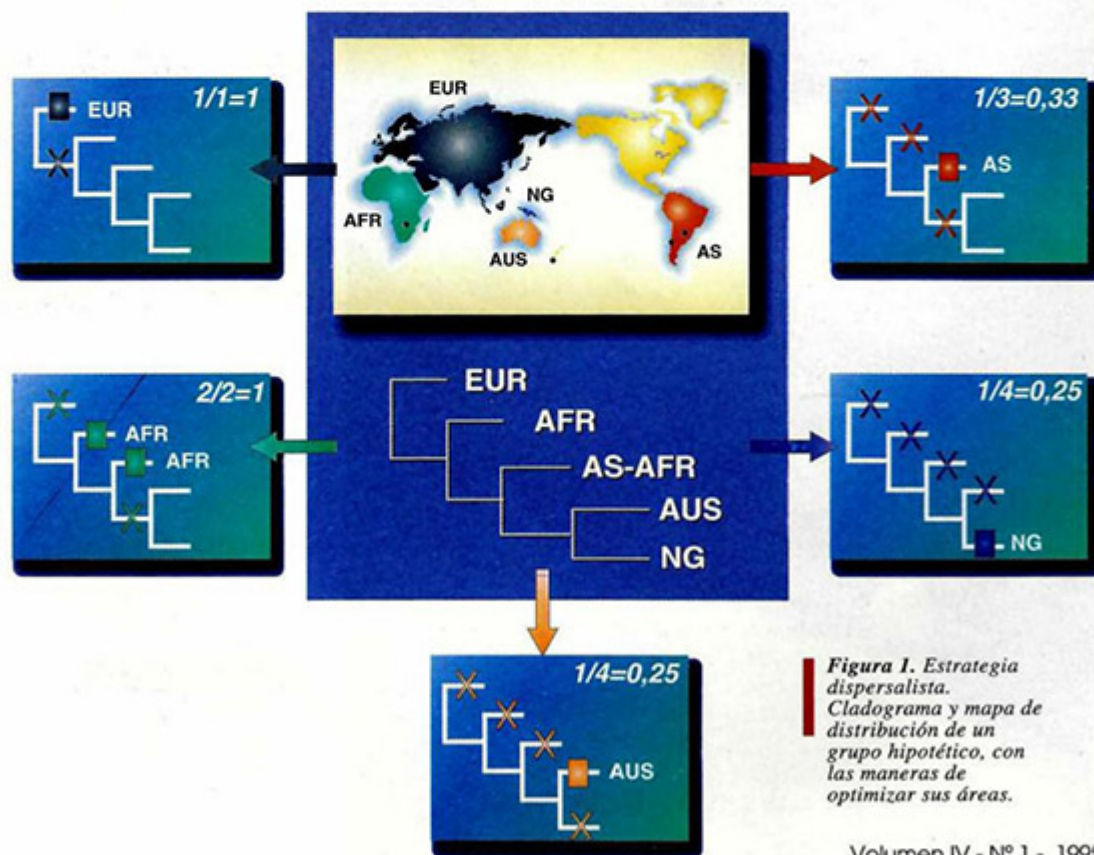


Figura 1. Estrategia dispersalista. Cladograma y mapa de distribución de un grupo hipotético, con las maneras de optimizar sus áreas.

La distribución de los seres vivos

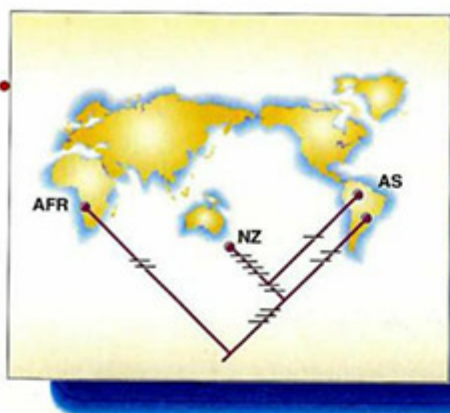


Figura 2. Estrategia filogenética. Cladograma y mapa de distribución de un taxón hipotético.

La biogeografía de Hennig y Brundin

Una segunda estrategia, la biogeografía filogenética, fue desarrollada directamente a partir de las ideas de Willi Hennig, principalmente por Lars Brundin, con su importante trabajo sobre las *Chironomidae* australes, publicado en 1966. Al igual que la dispersalista, esta estrategia otorga gran importancia a la identificación de centros de origen y a la dispersión. Los biogeógrafos filogenéticos asumen que especies relacionadas taxonómicamente tienden a remplazarse entre sí en el espacio. Sobre la base de los cladogramas de los taxa analizados y valiéndose de dos reglas auxiliares —la progresión corológica y la desviación—, identifican los centros de origen.

La regla de la progresión corológica estima que existe una correspondencia estricta entre la progresión en los caracteres del cladograma y la progresión en el espacio a partir del sitio donde los taxa se originaron, por lo que los taxa más primitivos se hallarán más cerca del centro de origen que los evolucionados. La regla de la desviación considera que en cada evento de especiación, una de las especies hijas tiene más novedades evolutivas que la otra, la cual es más "conservadora", es decir, más semejante al antecesor. En el cladograma de un grupo hipotético con una especie en África, dos en América del Sur y una en Nueva Zelanda (figura 2), dado que la especie de Nueva Zelanda es la que posee más autapomorfías (= más "desviada"), podemos concluir que el grupo se originó en África, de allí se dispersó hacia América del Sur, y finalmente se dispersó a Nueva Zelanda.

ancestral del grupo se hallaría más probablemente en Eurasia o África; la probabilidad de serlo de América del Sur es menor, y la de Nueva Guinea y Australia, mínima.

La panbiogeografía de Croizat

En forma paralela a la biogeografía filogenética, se desarrolló la estrategia panbiogeográfica, formulada por el botánico italiano León Croizat en 1958. La misma hace énfasis en descubrir los patrones de distribución comunes a diferentes taxa animales y vegetales, en lugar de buscar los centros de origen de taxa particulares. Entre sus principales seguidores se cuenta un grupo de biólogos neozelandeses, entre ellos Craw, Heads y Henderson.

La panbiogeografía se basa en el principio de la vicariancia, suponiendo que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo cual se resume en la frase

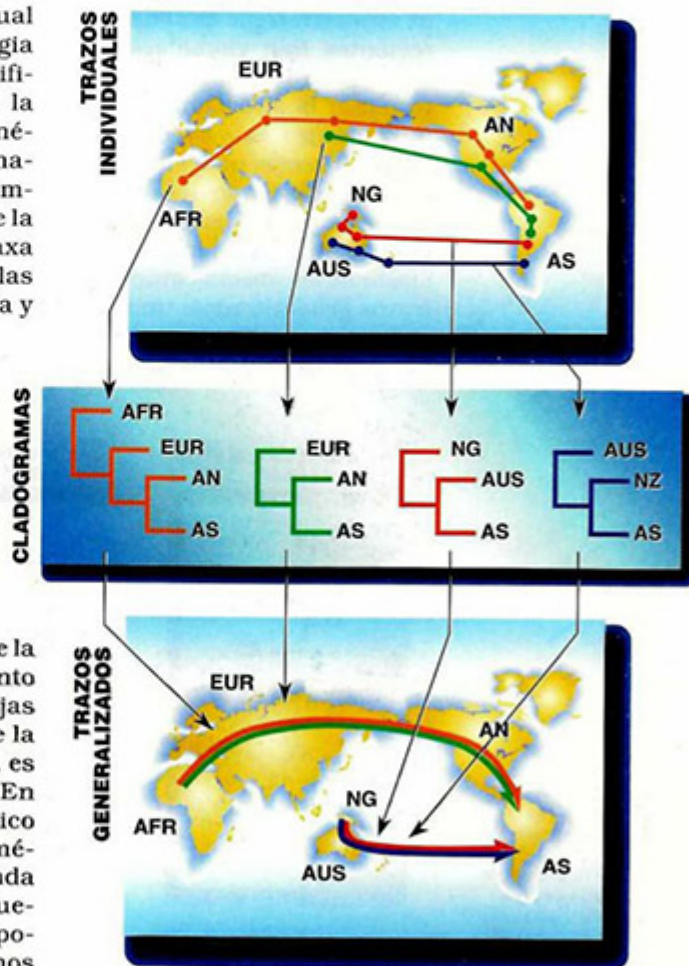


Figura 3. Estrategia panbiogeográfica. Trazos individuales de cuatro taxa hipotéticos, sus respectivos cladogramas y los dos trazos generalizados resultantes.

"tierra y vida evolucionan juntas". Básicamente, el método panbiogeográfico consiste en marcar en un mapa las localidades donde se distribuye un taxón determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. En los sitios donde se superponen varios trazos individuales se delinea un trazo generalizado, el cual indica una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado y fragmentada por eventos físicos (= homología geográfica). Si dos o más trazos generalizados convergen en una misma área, ésta se identifica como un nodo, es decir, un área compleja, donde se encuentran distintos mundos geológicos o bióticos.

Los métodos cladísticos no jugaron inicialmente un papel importante en el desarrollo de esta estrategia. Sin embargo, autores más recientes han considerado que es posible emplear la información cladística para determinar la dirección que poseen los trazos individuales, esto es, para orientarlos. En la **figura 3** vemos un ejemplo hipotético en que se han empleado los cladogramas de los taxa estudiados para determinar la orientación de sus trazos individuales. La superposición de los mismos muestra que existen dos trazos generalizados: uno que va de África a Eurasia, de allí a América del Norte y finalmente a América del Sur; y otro que parte de

Nueva Guinea, de allí va a Australia y Nueva Zelanda, y finaliza en América del Sur. Esta última área, donde llegan ambos trazos, es así identificada como un nodo.

La estrategia cladística

La panbiogeografía fue ignorada por los biogeógrafos dispersalistas y filogenéticos. Sin embargo, a principios de la década de los setenta, un grupo de biólogos del American Museum de Nueva York, entre ellos Donn Eric Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick, asoció las ideas de Croizat de buscar patrones vicariantes comunes a varios taxa, con la metodología cladística de Hennig, dando origen a la biogeografía cladística.

La biogeografía cladística parte de los cladogramas de diferentes taxa animales y/o vegetales, remplazando los taxa terminales por las áreas en las cuales los mismos se hallan distribuidos, para obtener cladogramas particulares de áreas. La congruencia entre estos cladogramas particulares de áreas permite obtener un cladograma general de áreas, en el que la secuencia de las áreas indica su separación histórica. Esto, en apariencia sencillo, se complica a la hora de obtener los cladogramas particulares de áreas, debido a distintos problemas:

1. Taxa ampliamente distribuidos: cuando un taxón se halla presente en dos o más de las áreas estudiadas (el taxón presente en Nueva Zelanda y Nueva Guinea en la **figura 4A**).

2. Áreas ausentes: cuando en un cladograma de áreas falta una de las áreas

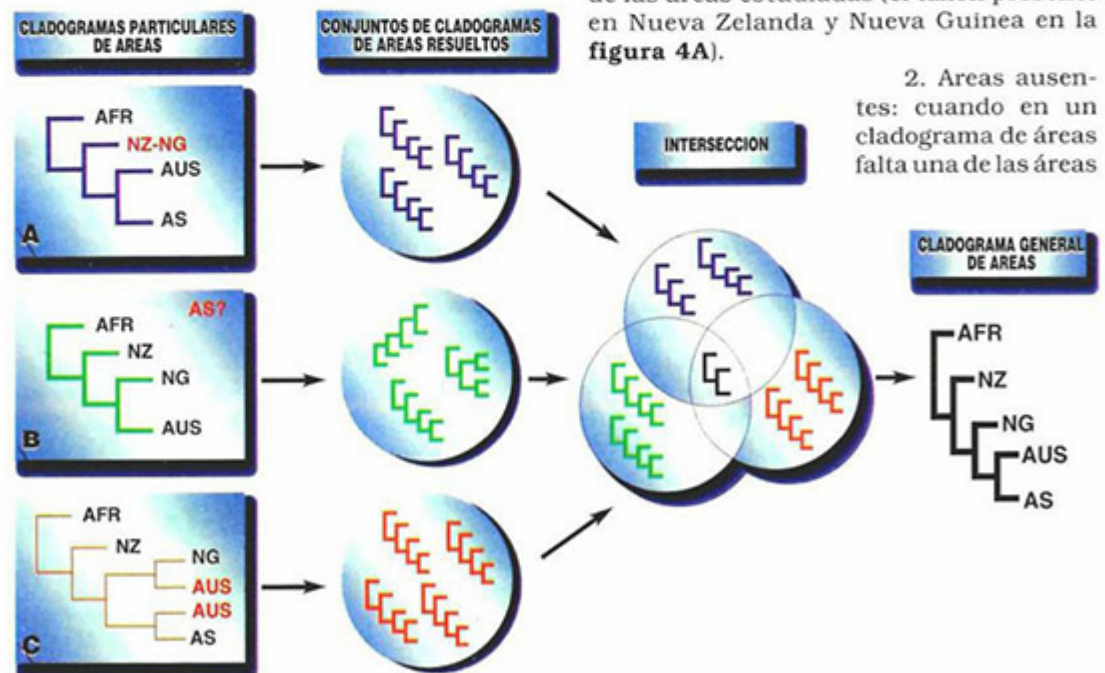


Figura 4. Estrategia cladística. Cladogramas particulares de áreas de tres taxa, conjuntos de cladogramas resueltos obtenidos a partir de ellos y cladograma general de áreas que resulta de su intersección.

La distribución de los seres vivos

Figura 5. Análisis de simplicidad de endemismos. Mapa con seis taxa distribuidos en cuatro áreas, matriz de taxa por áreas y cladograma de áreas obtenido.

que se halla presente en los demás (América del Sur en el cladograma de la **figura 4B**).

3. Distribuciones redundantes: cuando una misma área es habitada por más de un taxón terminal del cladograma (Australia en el cladograma de la **figura 4C**).

El análisis de los componentes de Nelson y Platnick es uno de los métodos propuestos para resolver estos problemas. Básicamente, el mismo permite analizar los cladogramas particulares de áreas y obtener conjuntos de cladogramas de áreas resueltos. A partir de

cada con ceros, para determinar la raíz del cladograma. Se aplica luego a esta matriz un algoritmo de simplicidad para obtener un cladograma de áreas. En la **figura 5** se presenta un ejemplo hipotético simple, donde seis especies se hallan distribuidas en cuatro áreas de América del Sur. Sobre la base de la información proporcionada por dichas especies, construimos una matriz de taxa por áreas, a partir de la cual obtenemos un cladograma, que indica la secuencia de áreas (A, (B, (C, D))).



La transformación de la biogeografía histórica

Ya que este trabajo fue planteado desde una perspectiva cladística, desearíamos concluirlo con un cladograma de las estrategias biogeográficas históricas (**figura 6**). De acuerdo con este cladograma la secuencia de las estrategias es: (dispersalismo, (biogeografía filogenética,

la intersección de dichos conjuntos se obtiene el cladograma general de áreas (**figura 4**).

Si tuviéramos varios cladogramas generales de áreas alternativos, habría que elegir el más simple. Eso significa que el cladograma elegido será el que requiera el menor número de dispersiones y extinciones para explicar las incongruencias con los cladogramas de áreas iniciales.

El análisis de simplicidad de endemismos

La estrategia biogeográfica más reciente, el análisis de simplicidad de endemismos, fue propuesta en 1988 por el paleontólogo británico Brian Rosen. Esta analiza directamente la información contenida en la distribución de los taxa, construyendo un cladograma de las áreas de acuerdo con la presencia de los taxa estudiados. De esta manera los taxa son los caracteres de las áreas que habitan.

Se parte de una matriz de localidades por taxa, donde un 1 corresponderá a la presencia del taxón y un 0 a su ausencia, en la cual también se incluye un área hipotética codifi-

ca, (panbiogeografía, (análisis de simplicidad de endemismos, biogeografía cladística))). Esta secuencia muestra un progresivo incremento en el análisis de patrones, ya que a partir de narraciones dispersalistas, con fuerte carga de procesos (centros de origen, dispersión), pasamos a la panbiogeografía que sólo contempla la vicariancia, para finalmente llegar a la biogeografía cladística, en que el análisis no considera procesos *a priori*.

Las estrategias dispersalista y filogenética han sido criticadas por asumir inicialmente centros de origen y emplear la dispersión como proceso básico para explicar las distribuciones observadas. Aunque el empleo explícito de hipótesis cladísticas puede ser considerado un avance de la estrategia filogenética, la aplicación de la regla de progresión corológica y la aceptación de los centros de origen son cuestiones problemáticas. Por otra parte, si diferentes grupos no relacionados muestran patrones repetidos, la explicación más simple es la vicariante y no la dispersalista.

La panbiogeografía y la biogeografía cladística son quizá las dos estrategias que han



Figura 6. Cladograma de las estrategias biogeográficas históricas.

concitado mayor atención. En la década pasada se debatió intensamente sobre el valor relativo de ambas. Nosotros creemos que, a pesar de sus diferencias, es posible integrarlas como parte de un mismo análisis, donde la estrategia panbiogeográfica permite determinar homologías geográficas entre las áreas, y la estrategia cladística, determinar luego su secuencia de separación.

El análisis de simplicidad de endemismos, la más reciente de las estrategias, permite investigar si hay información jerárquica sobre relaciones entre áreas en la distribución geográfica de los taxa mismos, sin requerir cladogramas taxonómicos iniciales. En algún sentido, resultaría intermedia entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

Desde su formulación inicial, el cladismo ha sido un motor fundamental para el desarrollo de la biogeografía. Para dos de las estrategias históricas —la biogeografía filogenética y la cladística— resulta una herramienta imprescindible, pues los cladogramas constituyen el punto de partida de los análisis al aplicar dichas estrategias. Para otras dos —la panbiogeografía y el dispersalismo— constituye un elemento accesorio. Para el análisis de simplicidad de endemismos, es la fuente del algoritmo computacional, aplicado a las distribuciones geográficas y no a los taxa.

Nuestro análisis intenta mostrar la transformación que el cladismo ha provocado en las estrategias biogeográficas históricas. Como resultado de esta transformación, la biogeografía histórica es en la actualidad una disciplina orientada a la comparación de patrones y a la identificación de incongruencias, más que al análisis de los procesos que han causado dichos patrones.

El escritor francés Roger Caillois ha observado magistralmente: "El universo sin duda es inmenso y laberíntico. Quedan las nieblas, las nubes que constantemente se deshilachan y se vuelven a componer, disimulando un plan cuadrículado... El mundo no es una selva inextricable y confusa, sino un bosque de columnas cuyos alineamientos ritmados hacen resonar el mismo mensaje: la preeminencia, bajo la confusión general, de una arquitectura despojada".

Los patrones de distribución geográfica de los seres vivos forman parte de la arquitectura del universo mencionada por Caillois. El gran mérito del cladismo es haber descubierto el velo que los ocultaba de nuestra vista.

Referencias

1. **Bremer K:** Ancestral areas: A cladistic reinterpretation of the center of origin. *Syst Zool* 41: 436-445, 1992.
2. **Craw RC:** Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst Zool* 37: 291-310, 1988.
3. **Crisci JV, Morrone JJ:** Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias (México)*, No. especial 6: 87-97, 1992.
4. **Espinosa D, Llorente J:** Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias (UNAM) y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México, 1993.
5. **Forey PL, Humphries CJ, Kitching IJ, Scotland RW, Siebert DJ, Williams DM:** Cladistics: A practical course in Systematics. Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, 1992.
6. **Humphries CJ, Parenti LR:** Cladistic biogeography. Oxford University Press, Oxford, 1986.
7. **Ladiges PY, Humphries CJ, Martinelli LW (eds.):** Austral biogeography. *Austr Syst Bot* 4: 1-227, 1991.
8. **Morrone JJ, Crisci JV:** Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol Biol (Colombia)* 4: 114-119, 1990.
9. **Myers AA, Giller PS (eds.):** Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall, London and New York, 1988.
10. **Nelson G, Platnick NI:** Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York, 1981.

REVISTA Innovación Ciencia

Suscripción por 1 año (5 ejemplares),
a partir del Vol. ____ No. ____

SUSCRIPCIÓN PERSONA NATURAL

Nombre _____ C.C./TI _____
Dirección _____ Tel.: _____
Ciudad _____ Depto. _____
Profesión _____ Especialidad _____
Entidad _____

SUSCRIPCIÓN INSTITUCIONAL

Entidad _____
Nit _____
Representante _____
Dirección _____ Tel.: _____
Ciudad _____ Depto. _____

ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
A.A. 92581 • Fax: 221 92 81 • Tels.: 221 67 69 - 221 73 48 - 221 33 13 • Bogotá, Colombia

LLENE
Y ENVIE
ESTE
CUPON

SUSCRIBASE ¡YA!

Suscripción Regular \$ 20.000
Estudiantes \$ 15.000
Exterior (aéreo) US 48

Ejemplar atrasado \$ 2.500
Socio ACAC Gratuita

Fecha suscripción
D | M | A

Forma de pago:

Efectivo Cheque Crédito

Consignación: Asociación Colombiana
para el Avance de la Ciencia

Granahorrar 0632-100-79-5
Colmena 010-4500246931
Bco. Popular 160-203196

Tarjeta No. _____

Vence ____ / ____ / ____

Credencial Credibanco Diners

*Renovación automática:

El valor de la nueva suscripción puede ser cargado a mi tarjeta de crédito. En caso de no desear la renovación, me comprometo a notificar a la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia dos (2) meses antes del vencimiento de la suscripción

Acepto: Sí No

C.C. Firma

REVISTA Innovación Ciencia

Suscripción por 1 año (5 ejemplares),
a partir del Vol. ____ No. ____

Sí, deseo regalar una suscripción de la revista Innovación y Ciencia a:

Nombre _____
Dirección _____ Tel.: _____
Ciudad _____ Depto. _____
Profesión _____ Especialidad _____
Entidad _____

De:

Nombre _____
Ident.: C.C. _____ T.I. _____ Pasaporte _____
Dirección _____ Tel.: _____
Ciudad _____ Depto. _____

Nota: Durante un año, cada ejemplar incluye una tarjeta especial, recordando a la persona o entidad que es una atención suya.

ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
A.A. 92581 • Fax: 221 92 81 • Tels.: 221 67 69 - 221 73 48 - 221 33 13 • Bogotá, Colombia

LLENE Y ENVIE
ESTE CUPON

CUPON REGALO

Suscripción Regular \$ 20.000
Estudiantes \$ 15.000

Exterior (aéreo) US 48
Ejemplar atrasado \$ 2.500

Fecha suscripción
D | M | A

Forma de pago:

Efectivo Cheque Crédito

Consignación: Asociación Colombiana
para el Avance de la Ciencia

Granahorrar 0632-100-79-5
Colmena 010-4500246931
Bco. Popular 160-203196

Tarjeta No. _____

Vence ____ / ____ / ____

Credencial Credibanco Diners

*Renovación automática:

El valor de la nueva suscripción puede ser cargado a mi tarjeta de crédito. En caso de no desear la renovación, me comprometo a notificar a la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia dos (2) meses antes del vencimiento de la suscripción.

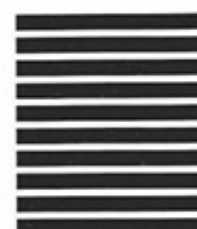
Acepto: Sí No

C.C. Firma



**ASOCIACIÓN COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA**

**A.A. 92581
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA**



**ASOCIACIÓN COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA**

**A.A. 92581
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA**

REVISTA Innovación y Ciencia

Suscripción por 1 año (5 ejemplares),
a partir del Vol. ____ No. ____

CUPON REGALO

Suscripción Regular \$ 20.000
Estudiantes \$ 15.000

Exterior (aéreo) US 48
Ejemplar atrasado \$ 2.500

Fecha suscripción
D | M | A

Forma de pago:

Efectivo Cheque Crédito

Consignación: Asociación Colombiana
para el Avance de la Ciencia

Granahorrar 0632-100-79-5
Colmena 010-4500246931
Bco. Popular 160-203196

Tarjeta No. _____

Vence ____ / ____ /

Credencial Credibanco Diners

Sí, deseo regalar una suscripción de la revista Innovación y Ciencia a:

Nombre _____

Dirección _____ Tel.: _____

Ciudad _____ Depto. _____

Profesión _____ Especialidad _____

Entidad _____

De:

Nombre _____

Ident.: C.C. _____ T.I. _____ Pasaporte _____

Dirección _____ Tel.: _____

Ciudad _____ Depto. _____

Nota: Durante un año, cada ejemplar incluye una tarjeta especial, recordando a la persona o entidad que es una atención suya.

ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
A.A. 92581 • Fax: 221 92 81 • Tels.: 221 67 69 - 221 73 48 - 221 33 13 • Bogotá, Colombia

LLENE Y ENVIE
ESTE CUPON

*Renovación automática:

El valor de la nueva suscripción puede ser cargado a mi tarjeta de crédito. En caso de no desear la renovación, me comprometo a notificar a la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia dos (2) meses antes del vencimiento de la suscripción.

Acepto: Sí No

C.C. Firma

REVISTA Innovación y Ciencia

Suscripción por 1 año (5 ejemplares),
a partir del Vol. ____ No. ____

SUSCRIBASE ¡YA!

Suscripción Regular \$ 20.000
Estudiantes \$ 15.000
Exterior (aéreo) US 48

Ejemplar atrasado \$ 2.500
Socio ACAC Gratuita

Fecha suscripción
D | M | A

Forma de pago:

Efectivo Cheque Crédito

Consignación: Asociación Colombiana
para el Avance de la Ciencia

Granahorrar 0632-100-79-5
Colmena 010-4500246931
Bco. Popular 160-203196

Tarjeta No. _____

Vence ____ / ____ /

Credencial Credibanco Diners

SUSCRIPCION PERSONA NATURAL

Nombre _____ C.C./TI _____

Dirección _____ Tel.: _____

Ciudad _____ Depto. _____

Profesión _____ Especialidad _____

Entidad _____

SUSCRIPCION INSTITUCIONAL

Entidad _____

Nit _____

Representante _____

Dirección _____ Tel.: _____

Ciudad _____ Depto. _____

ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA
A.A. 92581 • Fax: 221 92 81 • Tels.: 221 67 69 - 221 73 48 - 221 33 13 • Bogotá, Colombia

LLENE
Y ENVIE
ESTE
CUPON

C.C. Firma



**ASOCIACIÓN COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA**

**A.A. 92581
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA**

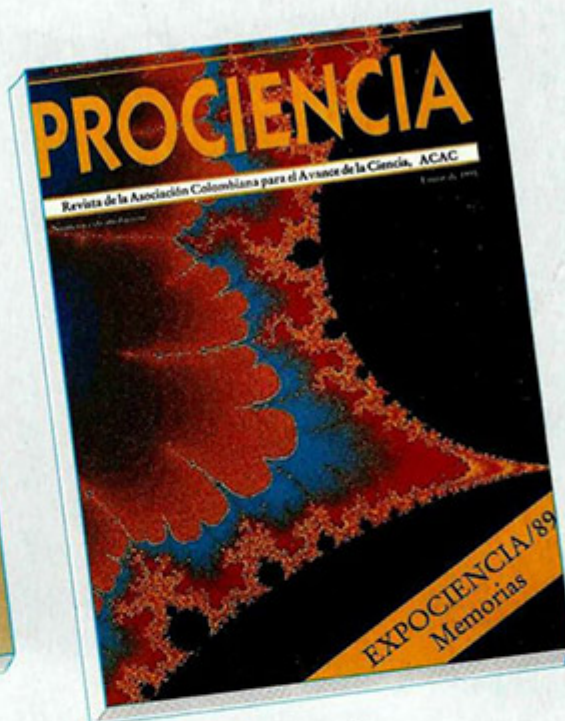
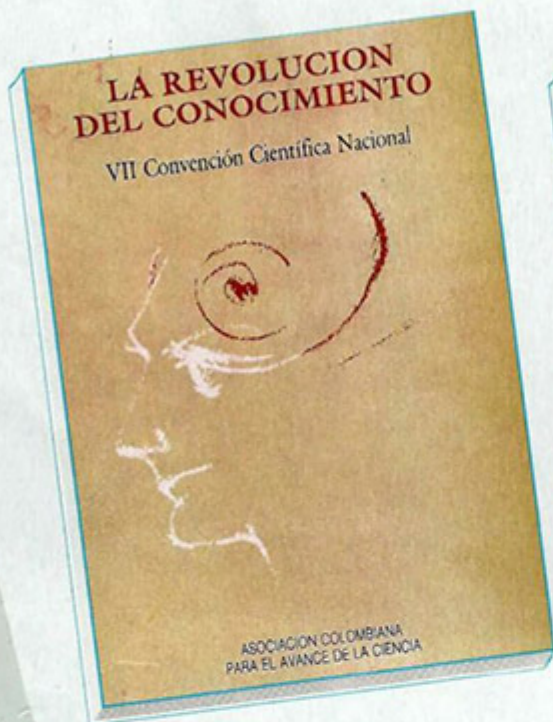


**ASOCIACIÓN COLOMBIANA
PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA**

**A.A. 92581
SANTAFÉ DE BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA**

El mejor regalo para su biblioteca

La información más importante sobre los avances en Ciencia y Tecnología realizados en Colombia y el mundo.



LA REVOLUCION DEL CONOCIMIENTO

VII Convención Científica Nacional

TEMAS:

- Tecnología e Innovación, Motores del Desarrollo
- Informática
- Avances de la Microelectrónica en Colombia
- La Ciencia de los Nuevos Materiales
- Biotecnología

PROCIENCIA

Revista de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia - ACAC.

Memorias EXPOCIENCIA 1989

TEMAS:

- Ciencias Sociales
- Ciencias Básicas
- Ingeniería
- Ciencias Agropecuarias
- Ciencias de la Salud.

Adquieralos en OFERTA ESPECIAL

Mayores Informes:

 **ASOCIACION COLOMBIANA PARA EL AVANCE DE LA CIENCIA**

Carrera 50 No. 27-70 Edificio Camilo Torres - Bloque C
Módulos 3 y 4 - Apartado Aéreo No. 92581 - Teléfonos
2217348 - 2213313 - 2216769 - Fax: 221 69 50
BITNETACAC@ANDESCOL
Santafé de Bogotá, D.C., Colombia

Granahorrar

Un movimiento
maestro,
para una Colombia
en Transformación



Granahorrar
CORPORACIÓN GRANCOLOMBIANA DE AHORRO Y CREDITOS
Estamos en movimiento