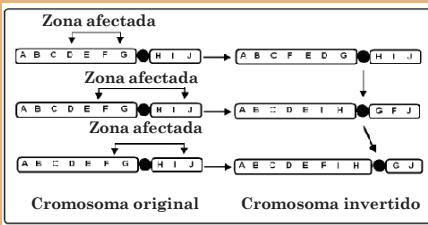
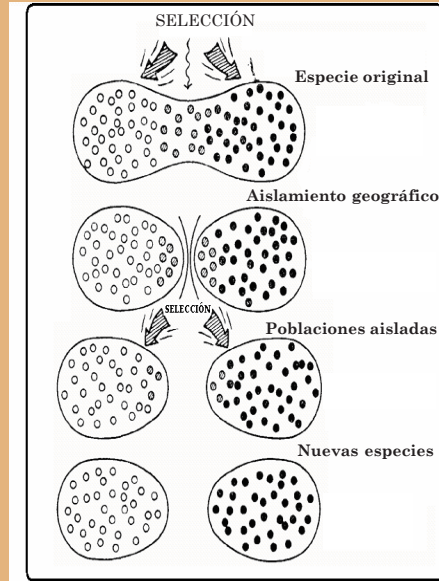
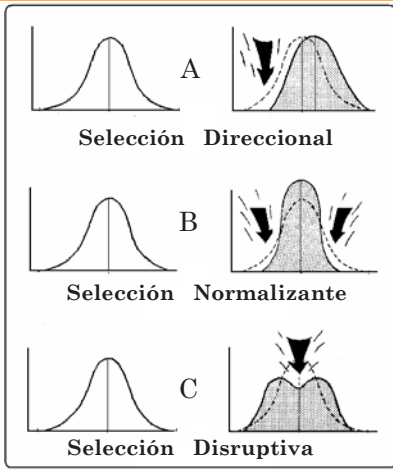


PRINCIPIOS DE EVOLUCIÓN

C. E. MACHADO-ALLISON, A. MACHADO-ALLISON,
D. RODRÍGUEZ y Y. RANGEL



$$p = \frac{n_1 + (1/2)n_2}{N} = \frac{n_1}{N} + \frac{(1/2)n_2}{N} = x + \frac{y}{2}$$



Carlos Machado Allison, Profesor Titular de la Universidad Central de Venezuela y del Instituto de Estudios Superiores de Administración (IESA). Biólogo de la Universidad Nacional Autónoma de México (1959); PhD, University of Notre Dame (1971). Ocupó cargos como la Dirección de la Escuela de Biología y el Instituto de Zoología Tropical de la Facultad de Ciencias de la UCV; Gerente del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP) y Gerente de la Fundación Instituto de Ingeniería. Especialista Internacional del IICA en América Central y Director de Investigaciones del IESA. Autor de 134 publicaciones científicas y libros. Individuo de Número de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.

Antonio Machado Allison, Biólogo egresado de la UCV (1971) y Ph.D. de la Universidad George Washington y Smithsonian Institution (EUA) (1982). Es Profesor Titular de la Facultad de Ciencias e Investigador del Instituto de Zoología Tropical UCV. Se ha especializado en la investigación de peces continentales principalmente en las áreas de sistemática, ecología, conservación y evolución de nuestra ictiofauna. Investigador Asociado del American Museum of Natural History, del Smithsonian Institution y del Field Museum of Natural History de Chicago. Autor de más de 100 publicaciones científicas y libros. Individuo de Número y Secretario de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, y Presidente de su Fundación (Fudeci).

PRINCIPIOS DE EVOLUCIÓN

*C.E. Machado-Allison, A. Machado-Allison,
D. Rodríguez y Y. Rangel*



ACADEMIA DE CIENCIAS FÍSICAS,
MATEMÁTICAS Y NATURALES

Caracas, Venezuela, 2009

Principios de Evolución / Colección Estudios

C.E. Machado-Allison, A. Machado-Allison, D. Rodríguez y Y. Rangel.

© **Carlos E. Machado-Allison, Antonio Machado-Allison, Diego Rodríguez y Yadira Rangel. 2009.**

© **Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. 2009**

Hecho el depósito de ley

ISBN: 978-980-6195-11-0

Depósito Legal: lf65920095003092

Diagramación y Montaje: Antonio Machado-Allison

Diseño de Carátula: Antonio Machado-Allison

Impreso en Editorial Brima Color

Evolución, Darwin, Teorías, Especiación, Sistemática y Filogenia

Todos los derechos reservados. Ninguna parte de esta publicación puede ser reproducida, por ningún medio, sin la previa autorización escrita de los autores.

Impreso en Venezuela - *Printed in Venezuela*

PRESENTACIÓN

Como homenaje a los 200 años del nacimiento de Charles Darwin y los 150 años de su famosa publicación sobre el *Origen de las Especies*, la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales se siente particularmente complacida con la edición de este libro, dos de cuyos autores, los doctores Carlos y Antonio Machado-Allison, son Individuos de Número de la Corporación.

El libro, que es una versión revisada y muy ampliada de un ensayo anterior, *Introducción al Estudio de la Evolución*, escrito hace ya 30 años, por Carlos Machado Allison, en la que se han incorporado, además del doctor Antonio Machado Allison, los doctores Diego Rodríguez y Yadira Rangel, que al igual que los hermanos Machado, son profesores de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela.

Como experimentados maestros, los autores se han propuesto ofrecer a estudiantes e interesados en la Ciencias Biológicas, una obra de carácter eminentemente didáctico, que comienza con una sinopsis histórica del desarrollo del pensamiento evolucionista, a partir del escolasticismo y la especulación hasta los conceptos modernos de Darwin, la Sistemática moderna y la Evolución de la síntesis. En los capítulos siguientes se explican aspectos de la diversidad y variabilidad, sus fuentes, el crecimiento e interacción poblacional y la genética de poblaciones, a fin de explicar los diversos procesos implicados en la producción de variaciones y los factores que promueven la evolución de los organismos, tales como la selección natural base de los principios darwinistas.

A partir del capítulo siete el libro se dedica a explicar las diferentes interpretaciones que se han dado acerca del origen de las especies, entre las cuales, el aislamiento reproductivo,

la hibridización y los diferentes modelos sugeridos para la especiación. Se discuten además, los procesos graduales y saltacionales (puntuales), para pasar a dilucidar patrones y procesos actuantes, que, más allá de las especies, han producido la diversidad orgánica sobre nuestro planeta.

El libro culmina con un capítulo dedicado al origen y evolución de nuestra especie *Homo sapiens*. En este se discuten los potenciales ancestros mediante la caracterización de los diferentes grupos de homínidos, la evolución del cerebro, de la inteligencia y el comportamiento, como rasgos determinantes en su desarrollo y separación del resto de los primates, para finalizar en una discusión sobre las diferentes razas humanas y sobre el presente y posible futuro de nuestra especie.

Como complemento el libro provee un amplio glosario de términos y conceptos generalmente utilizados en evolución, que serán de gran ayuda para todos los lectores.

Obras como esta dan lustre a la academia, son muestras de la capacidad de sus Miembros y constituyen un aporte valioso a la enseñanza de la ciencia.

Claudio Bifano

PREFACIO

Los libros de texto, a veces, representan un esfuerzo considerable por parte de los autores para satisfacer el contenido de un programa que forma parte de un determinado plan de estudios. Este libro no ha tenido tal propósito: todo lo contrario, el mismo constituye una selección de tópicos que estimamos importantes o interesantes para entender el proceso evolutivo.

Satisfacer esos requisitos implica omitir o apenas mencionar temas de indudable importancia. De este modo justificamos la inexistencia de información sobre aspectos moleculares y en el otro extremo, el breve tratamiento de los problemas evolutivos ubicados más allá de las especies. Por las mismas razones hemos intentado eludir algunos tópicos muy controversiales cuya evidencia experimental es escasa o constituyen casos especiales, que dada la magnitud de la diversidad biológica, son de esperar.

*Conmemorar el bicentenario del nacimiento de Charles Darwin y los 150 años de la publicación de su obra central, el **Origen de las Especies** ha motivado el auspicio de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela para ésta nueva edición. Los autores desean manifestar su reconocimiento a la misma.*

Al final de cada capítulo se ofrece una breve selección de libros y artículos en los que el interesado podrá profundizar algunos conceptos o iniciar una investigación bibliográfica detallada sobre tópicos particulares.

Carlos Machado Allison
Antonio Machado Allison
Diego Rodríguez
Yadira Rangel

Caracas, 2009

Charles Robert Darwin

(1809-1882)

Nació en Shrewsbury, Inglaterra el 12 de febrero de 1809, en el seno de una familia con buena posición económica. Su abuelo paterno, Erasmus Darwin, al igual que su padre médico de profesión, fue uno de los precursores de la teoría de la evolución. Su abuelo materno, Josiah Wedgwood había sido un empresario de gran éxito en la producción de porcelana. Darwin siguiendo la tradición familiar acudió a Edinburg para estudiar medicina, pero pronto descubrió que esa no era su vocación. En 1827 ingresó a la Universidad de Cambridge con el objetivo de convertirse en clérigo de la Iglesia de Inglaterra. Allí conoció a los profesores, Sedgwick, (Geología) y Henslow (Historia Natural) ambos de gran influencia sobre su futuro. En 1831 por recomendación de Henslow, se embarcó en el Beagle que emprendía un viaje de exploración alrededor del mundo. El viaje del Beagle, bajo el mando del Capitán Fitzroy, le permitió a Darwin observar formaciones geológicas, fósiles y los más diversos componentes de la fauna y flora, así como percibir que las ideas de Lyell, sobre los cambios graduales en la superficie del planeta, parecían más acertadas que las hipótesis catastrofistas en boga.

Pero la evidencia procedente de los fósiles, en lo que concierne a su parecido a las formas actuales, parecía alejarlo de las ideas creacionistas que Lyell, como muchos de sus contemporáneos, defendían. No menos importante fue observar que en cada una de las islas del Archipiélago de las Galápagos, había aves y tortugas de diferentes especies, pero relacionadas tanto entre sí, como con especies del continente. Regresó a Inglaterra en 1836 con varios cuadernos llenos de información y allí la lectura de dos libros: *An Essay on the Principle of Population* de Malthus (1798) y *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations* (1776) de Adam Smith tuvieron influencia sobre el desarrollo de sus ideas. En efecto, ya para 1838 Darwin tenía un boceto de lo que veinte años después sería una de las contribuciones más importantes a la ciencia, la Teoría de la Evolución. En 1839 se casó con su

prima, Emma Wedgwood y tomó residencia en Down House, cerca de Londres. Tuvieron diez hijos.

En 1858 la teoría es expuesta junto a la contribución de Alfred Russel Wallace quien, en forma independiente, había llegado a conclusiones similares a las de Darwin y en 1859 es publicada su obra bajo el título de *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Entre las ideas más importantes de éste libro, destacan (a) que los organismos relacionados descienden de ancestros comunes; (b) que la tierra, su fauna y flora se encuentran en permanente cambio y (c) que las especies cambian debido a un proceso selectivo que preserva a los individuos que poseen ciertas variaciones hereditarias que les confieren mayor aptitud. La publicación del Orígen de las especies generó grandes polémicas al sacudir las ideas dominantes sobre la creación y el origen del hombre. La primera edición se vendió en su totalidad el mismo día en que fue colocada en las librerías. Darwin se incorporó a la prestigiosa Royal Society en 1839 y a la Academia de Ciencias de Francia en 1878. Además del Origen de las especies, publicó otros libros como *The Variation of Animals and Plants Under Domestication* (1868), *The Descent of Man* (1871), y *The Expression of Emotion in Man and Animals* (1872). Darwin, tras años de mala salud falleció en Down el 19 de abril de 1882. Sus restos se encuentran en la Abadía de Westminster. Sir Julian Huxley, nieto de Thomas Huxley contemporáneo y defensor de las ideas de Darwin, señaló:

“Es la más poderosa e integradora idea que haya surgido en el planeta. Somos parte de un proceso total, hechos de la misma materia y operados por la misma energía que el resto del Cosmos, preservándonos y reproduciéndonos por el mismo tipo de mecanismo que el resto de la vida”.

Capítulo 1

El Pensamiento Evolucionista

“Pero usted habla con demasiada humildad de si mismo. De haber tenido tiempo libre habría realizado el trabajo tan bien como yo o, quizá todavía mejor”. Charles Darwin a Alfred Russell Wallace, 18 de mayo de 1860.

1.1. Escolasticismo y especulación

Francis Bacon (1561-1639) no ofreció ideas específicas para la comprensión de los procesos evolutivos, pero su influencia sobre sus contemporáneos y los intelectuales de las siguientes generaciones marcó una etapa significativa en la historia del pensamiento evolucionista. Bacon representa la transición entre el escolasticismo medieval y el mundo moderno. Herzen en 1845 ilustró el papel de Bacon al señalar que:

“En aquel entonces apareció un hombre que dijo a sus contemporáneos: mirad hacia abajo, fijaos en la naturaleza de la que tratáis de huir no se donde; abandonad la torre que habéis escalado y desde cuya altura no se ve nada; acercaos al mundo de los fenómenos, estudiadlo....”

Bacon y Descartes (1596-1650) ejercen una influencia notable sobre el grupo creador de la Royal Society; sus ideas tuvieron gran impacto sobre Oldenburg, Wilkins y Boyle. Así, Singer en 1947, sintetizaba el papel de Bacon señalando que: *“Tocó la campana que reunió a los sabios”*. En efecto el pensamiento baconiano es un producto de la época, ya que un análisis más objetivo de la naturaleza, era una demanda del expansionismo comercial británico, del desarrollo urbano y del crecimiento de la población humana. Su influencia se proyecta hacia Newton, Hooke, Oldenburg, Boyle y muchos otros hombres de ciencia del *“siglo de los genios”*, como lo bautizara Whitehead en 1949. Sin embargo esas presiones sociales y económicas ejercen mayor demanda sobre el desarrollo de las cien-

cias físicas, químicas y las ingenierías, que en el análisis de los procesos biológicos. Es necesario esperar hasta Buffon (1707-1788), casi un siglo después, para encontrar el análogo de Newton y Boyle. Heredero del pensamiento baconiano, sus puntos de vista pueden ser sintetizados así:

- 1) Consideraba artificiales los sistemas de clasificación por ser incapaces, por sí solos, de representar el “orden de la naturaleza”.
- 2) Su mayor preocupación es la “unidad” de la naturaleza y la generalización de los fenómenos naturales.
- 3) Supone que los organismos cambian en el tiempo y conservan elementos de sus ancestros.
- 4) Considera que los fósiles pueden ser empleados en la reconstrucción de la historia del planeta.

Poco después de la muerte de Buffon, es publicado un interesante libro: *Zoonomía*; o *Leyes de la Vida Orgánica*. Su autor, Erasmus Darwin (1731-1802), había estudiado minuciosamente la obra de Buffon y sumada a su experiencia como criador, botánico y médico, contribuye al conocimiento de los procesos evolutivos. Erasmus Darwin señaló, entre otras cosas, la existencia de varios tipos de “cambio” en los organismos:

- 1) Cambios naturales, como la metamorfosis.
- 2) Cambios producidos por el clima (aumento en la longitud del pelo en mamíferos, etc.).
- 3) Cambios artificiales (en animales domésticos).
- 4) Cambios por cruzamiento (Hibridación).

Además, Erasmus Darwin, abuelo de Charles Darwin y de Francis Galton, el precursor de la estadística moderna, coloca énfasis en la similitud estructural y funcional de algunos organismos, señalando el posible “origen orgánico similar” de los

animales de sangre caliente, “*incluyendo al hombre*”. Erasmus Darwin también coincide y quizás anticipa a Lamarck en la idea de la transmisión de los caracteres adquiridos, concepto que, modificado por muchos autores, logrará sobrevivir hasta el presente.

1.2. El gradualismo

Lamarck (1744-1829) representa por sí mismo todo un período en el pensamiento evolucionista. No dudamos de la influencia de Buffon sobre Lamarck, con quien mantuvo estrecha relación en el *Jardin du Roi* de París. Sin embargo ignoramos hasta qué punto las ideas de Erasmus Darwin pudieron haber influido sobre Lamarck. Por otra parte necesario considerar, como lo indica Beltrán (1945), que Francia también posee un linaje de pensadores que contribuyeron a las ideas evolutivas. En efecto, primero Maupertuis (1698-1759) y luego Diderot (1713-1784), adelantan interesantes conceptos. Diderot, sin ser un naturalista, expresaba en 1754, en forma de pregunta “... *si las plantas y los animales no habrían derivado de un prototipo único*”. Beltrán señala que Diderot “*llegó a formarse una idea aceptable, no sólo de la realidad de la evolución*”, sino también del posible mecanismo por el cual este proceso se llevaba a cabo.

Lamarck fue, como lo será también Charles Darwin, un hombre impregnado por las ideas de su tiempo. Su personalidad científica surge paralela a las de Laplace, Saint-Hilaire y Voltaire en los años críticos de la Revolución Francesa. Representan la nueva y dinámica forma de pensar de una clase social en formación, la burguesía, que aspiraba al poder económico y político, y en consecuencia se rebelaba frente a lo inmutable. Muchos de ellos encuentran en la investigación un camino para la realización personal.

En su *Philosophie Zoologique* postula Lamarck sus llamadas “Leyes Fundamentales”:

- 1) El empleo frecuente e intenso de un órgano cualquiera determina su desarrollo; la falta de uso lo debilita o lo deteriora.
- 2) Estos cambios pasan de una generación a otra siempre que sean comunes a los dos sexos progenitores.

Este es el pensamiento lamarckiano recogido en la mayoría de los textos elementales; sin embargo, en 1815, en su *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertebres*, Lamarck amplía estos postulados añadiendo su concepto de la expansión de la vida y agrega que los nuevos órganos surgen por el advenimiento y mantenimiento de “*nuevas necesidades*”.

Menos difundidas aún son las consideraciones gradualistas de Lamarck. Beltrán (1945) y Simpson (1961, 1964 y 1970) han reivindicado este aspecto. La nitidez del pensamiento evolucionista de Lamarck fue. Quizás, opacado por sus propias “Leyes”. En la *Histoire Naturelle*, Lamarck, citado por Beltrán en 1945, señala que

“... la naturaleza no opera sino gradualmente, y si ella es la que produce los animales, no ha podido dar existencia a sus razas sino sucesivamente. . . ha pasado de lo más simple a lo más complejo”.

Simpson (1970) reconoce a Lamarck como el creador de la “Teoría Evolucionista del Estado Continuo” y señala que, nadie antes que él, había visualizado este proceso en tal forma. Lamarck no excluye al hombre de sus ideas evolutivas. En 1802 hace un señalamiento y lo amplía en 1809 cuando indica que:

“...el estado particular del hombre pudo haber sido adquirido, poco a poco, a través de mucho tiempo, con ayuda de circunstancias que han sido favorables”.

Limitaciones político-religiosas pudieron, según Beltrán (1945), haber evitado un desarrollo más profundo de estas ideas.

El período postlamarckiano es iniciado por Geoffroy Saint Hilaire (1772-1844). St. Hilaire estuvo, sin duda, bajo la influencia de Buffon y Lamarck. Sin embargo suponía que las plantas cambiaban bajo la acción directa del medio y no por el surgimiento de “necesidades” como indicaba Lamarck. Por otra parte, consideraba la existencia de discontinuidades, en contra del gradualismo de Lamarck.

De Lamarck y St. Hilaire hasta Charles Darwin pareciera existir un cierto vacío. Sin embargo el período contiene figuras e ideas relevantes en otras disciplinas que eventualmente habrían de contribuir a la síntesis darwiniana. Los estudios geológicos de Lyell (1797-1875), Phillips (1800-1874), de Saussure (1740-1799); las ideas, viajes y observaciones de Hutton (1726-1797); las novedades traídas a Europa por los naturalistas viajeros como Humboldt (1769-1859) al conjugarse con el incremento de los conocimientos paleontológicos y neontológicos (Cuvier, De Candolle, entre otros) colocan los cimientos de la obra de Darwin y Wallace.

1.3. El darwinismo

Lerner (1968) indica que si bien la tesis central de la obra de Darwin (*On the Origin of Species by mean of Natural Selection and the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1859*) no era del todo novedosa, dos elementos se conjugaron para causar el impacto que este libro determinó: En primer lugar Charles Darwin (1809-1882) presentó un acopio impresionante de evidencias sobre la existencia de la selección natural, muchas de ellas producto de sus observaciones en el viaje del Beagle y además el mundo intelectual estaba maduro para aceptar sus planteamientos. La Revolución Industrial estaba cabalgando sobre nuevas tecnologías e ideas novedosas que rompían dogmas y paradigmas. El hecho de que la totalidad de la primera edición del famoso *Origin of Species*, se vendiera en el primer día, es prueba de lo anterior.

La obra de Darwin puede ser calificada de síntesis creadora. Su mérito fundamental consiste en haber asociado un

amplio cuerpo de conocimientos en una sólida teoría. Sus ideas evolucionistas no surgen en forma precipitada. A su regreso a Inglaterra, tras cinco años a bordo del Beagle, inicia Darwin el lento proceso que concluirá con la publicación del *Origen de las Especies*, título abreviado bajo el cual se identificará su libro en años venideros. En 1838 lee la obra de Malthus y por sus manos pasan también las ideas de Adam Smith con su visión del gradualismo en la economía y la sociedad, las de Burke y las de Diderot, pero pasarán 20 años antes de hacer pública su teoría (1858) y publicar el libro (1859) Aunque Darwin tenía como objetivo una obra extensa, posiblemente en varios volúmenes, bajo la presión de Hooker y Lyell decidió publicar sus observaciones e ideas en 1859.

En junio de 1858 Alfred R. Wallace envió a Darwin un manuscrito en el cual plasmaba conclusiones similares. Darwin fue colocado en una posición difícil y llegó a pensar en ceder a Wallace la prioridad de su teoría señalando: “*Preferiría quemar todo mi libro a imaginar que él, o cualquiera otra persona pudiese pensar que actúo de mala fe*”. Pero convencido por Hooker y Lyell, ambos trabajos fueron presentados en forma simultánea ante la Sociedad Lineana. No sólo fue curiosa la presentación simultánea de la teoría, sino también la confluencia de dos espíritus generosos. Wallace creó el término “darwinismo” y simplemente valoró su contribución con una frase: “*una semana de trabajo frente a veinte años*”.

Haldane (1937) señala que Darwin poseía un conjunto de cualidades humanas e intelectuales extraordinarias. En su obra científica, indica Haldane, fue guiado por dos principios. Nunca olvidó que todo tiene una historia y siempre trató de romper las barreras entre grupos de seres vivientes que en el pensamiento común eran contemplados como cosas enteramente diferentes.

El pensamiento evolucionista de Darwin no puede ser sintetizado en pocas líneas. Sin embargo existen tres observaciones y dos deducciones sobre las cuales reposa su teoría.

- 1) El número de los individuos de cualquier población tiende a crecer geométricamente cuando las condiciones permiten la sobrevivencia de toda la progenie.
- 2) Este potencial de incremento rara vez se realiza.

Primera deducción: Como más individuos de los que pueden sobrevivir son producidos, entonces debe existir “lucha por la existencia”.

- 3) En toda población de una especie existen diferencias individuales que frecuentemente son heredadas.

Segunda deducción: El proceso de eliminación debe ser selectivo; aquellos individuos que muestran variaciones ventajosas tendrán mejor posibilidad de sobrevivir. Aquellos individuos “más aptos” sobreviven.

Es conveniente hacer dos comentarios. En primer lugar el concepto de “aptitud” (*fitness*) de Darwin era nítido; él consideraba como más aptos a aquellos individuos capaces de sobrevivir y dejar una mayor progenie. Este concepto, en buena medida sigue siendo aceptado en la actualidad, más apto en la idea darwiniana, es el que contribuye con mayor cantidad de material genético a la siguiente generación. Por otra parte, pese a su desconocimiento de la genética, Darwin consideraba el proceso evolutivo como un cambio gradual en la composición genética de los organismos en el tiempo. El enorme caudal de conocimientos acumulados en el siglo y medio transcurrido, siguen afirmando las ideas básicas de Darwin aunque exista evidencia de que, en ocasiones, los cambios no sean tan graduales (Gould, 1980) y que bajo ciertas condiciones puedan ocurrir grandes cambios como los postulados bajo el término “equilibrio puntual” (*punctuated equilibrium*) por Eldredge y Gould en la década de 1970.

1.4. De Mendel a Darwin

Si el desconocimiento de los mecanismos elementales de la herencia por parte de Darwin fue una limitación o una

ventaja será siempre una incógnita. Darwin señaló que la selección natural actúa “... *únicamente acumulando pequeñas variaciones sucesivas y favorables, puede obrar dando pasos muy pequeños y lentos*”. Singer (1931, 1947) indicaba: “*Con base en las modernas leyes de la Herencia, este pasaje debe ser rechazado*”. Obviamente Singer estaba profundamente impresionado por las corrientes mutacionistas en boga en la primera mitad del siglo XX. Quizás si Darwin hubiese conocido la obra de Mendel y la hubiese interpretado como los mutacionistas y neolamarckistas de comienzos ese siglo, es posible que hubiese dudado de su propia teoría. El divorcio de casi cincuenta años entre geneticistas y darwinistas fue, posiblemente, más bendición que desgracia. En la actualidad sabemos que no siempre los cambios son lentos y graduales, pero la evidencia parece indicar que el gradualismo es un proceso frecuente.

La obra de Mendel, publicada en 1866, tan sólo aparece citada en dos revisiones (Dunn, 1965). Una en 1869 por Hoffmann y otra en 1881 por Flocke, pero ninguno le otorgó particular importancia. Algunos autores, como sugiere Dunn, suponen que la contribución de Mendel no fue apreciada precisamente por el impacto de la obra de Darwin. Dunn señaló que mientras Mendel:

“apuntaba hacia las tácticas menores de la evolución ...los biólogos tenían sus pensamientos y ambiciones centradas en la gran estrategia representada por el Origen de las Especies”.

La postulación de los principios elementales de la herencia por Mendel (1822-1884) tuvo su origen en algo más que sus bien conocidos experimentos. Ya en 1760 Kolreuter había hibridado *Nicotiana paniculata* con *N. rustica*, en forma recíproca, e incluso realizó cruzamientos y retrocruzamientos utilizando una metodología similar a la empleada 150 años después por los geneticistas de *Drosophila*. Naudin en 1863 había ganado el Premio de la Academia de Ciencias de París con un trabajo indicando la existencia de:

“dos.... esencias, procedentes del polen y del óvulo de las plantas”.

Sin embargo el ingreso del mendelismo a las corrientes evolucionistas tiene un origen peculiar. Francis Galton, el genial primo de Darwin, señaló en 1875 que las ideas de este último sobre la “pangénesis” eran incorrectas. Galton realizó transfusiones de sangre entre conejos de distintas coloraciones y demostró la inexistencia de las “gémulas” circulantes que Darwin suponía como vehículos de la herencia. Galton sugirió que las “estirpes” o elementos responsables de la herencia eran entidades independientes de las células corporales y que unos elementos constituían al cuerpo y otros a nuevos elementos que formaban la nueva estirpe de la proge. Weismann toma de Galton la idea y la desarrolla en su famoso principio del somatoplasma y del germoplasma.

Johannsen en 1896 asocia las ideas de Galton y Weismann con el darwinismo y tras el redescubrimiento de Mendel en 1900-1901 por Correns, De Vries y Tschermak, en 1909 introduce los conceptos de fenotipo, genotipo, línea pura y gene. Quedaba abierto el camino a la llamada “Síntesis Moderna”. En 1910 Thomas H. Morgan publicó su conocida obra *Cromosomas y Herencia* que haría popular la “Teoría Cromosómica de la Herencia”, aunque la misma no puede ser atribuida a un solo investigador. Pese a que ha sido llamada Teoría de Sutton y Boyen o de Morgan, de Weismann a Morgan, pasando por Sutton median numerosos investigadores que van contribuyendo paulatinamente a su integración (Correns, Cannon, Strasburger, De Vries y otros) y luego de Morgan, no fueron pocos los seguidores, que como Sturdevant, Bridges, Janssens, Bateson y Dobzhansky, colocan los cimientos de la genética moderna.

Mientras tanto, los seguidores del inquieto Galton plantean una nueva controversia. En 1903 Castle comprobó, teóricamente, que la frecuencia de un gene recesivo no cambiará a lo largo de varias generaciones, si los cruza-mientos ocurren al azar en una población numerosa. Pearson en 1904 rechaza las famosas “Leyes de Mendel” por razones similares y por sus estudios sobre características como la estatura. Estas inquietudes preceden a los trabajos de Hardy y

Weinberg en 1908 sobre el principio del equilibrio y con ellas nace la genética de poblaciones. Entre 1910 y 1935 una pléyade de geneticistas enriquecen, experimental y conceptualmente la “Teoría del Gene” y el análisis de las mutaciones. Las contribuciones de R. A. Fisher, Sewall Wright y S. S. Tchetverikov apuntan hacia la formalización de la genética de poblaciones como una ciencia formal. Destacan en este período dos obras: *Teoría Genética de la Selección Natural*, por R. A. Fisher y *Las Causas de la Evolución*, de J. B. S. Haldane.

Tchetverikov ejerció una notable influencia sobre el desarrollo de la genética de poblaciones y fue responsable por el vigoroso movimiento que caracterizó a investigadores de origen ruso como Dobzhansky, Dubinin, Serebrosky, Timoféeff-Ressovsky y Lerner. Lamentablemente el neolamarckismo de Lysenko y sus seguidores impidió, hasta la década de 1960, el desarrollo de la genética en la antigua Unión Soviética.

En 1937 Theodosius Dobzhansky publicó una obra de síntesis: *Genética y el Origen de las Especies*, tendiendo un puente entre Mendel y Darwin. La genética formal, la genética de poblaciones y el darwinismo quedan compactados en un solo cuerpo conceptual. Pero Dobzhansky no sólo asocia estas disciplinas, sino que atisba la importancia de un nuevo campo: La Ecología. Luego, Watson y Crick (1953) abren una nueva avenida para la investigación genética al proponer una estructura, el famoso modelo de la doble hélice, para el DNA. Asimismo, en este período la sistemática y la paleontología comienzan a sacudir el pesado fardo de la concepción tipológica, destacando en este campo las contribuciones de Römer, Simpson, Rensch y Mayr. Este último, en 1963, asociará muchas piezas sueltas en su conocido libro *Especies Animales y Evolución*, luego, como es de esperar en cualquier disciplina científica, algunas de las ideas centrales, en particular las de Simpson y Mayr, quizás por haber contribuido tanto en su momento, han sido cuestionadas a la luz de nueva evidencia o nuevos métodos de análisis de la naturaleza.

1.5. De Malthus a Darwin

Pearl, en el prefacio a la edición en inglés del libro de Gause (1934) señala que desde que Darwin, en 1859, postuló la realidad de la lucha por la existencia, los biólogos se habían limitado básicamente a *“hablar y escribir sobre el tema”*. Si alguna vez, señala Pearl, *“una idea clamaba y rogaba por prueba experimental y desarrollo era seguramente ésta”*. En 1838 Verhulst había desarrollado una expresión cuantitativa para la tasa de incremento de una población; sin embargo su contribución, así como la obra de Malthus, permaneció sin interesar a la mayoría de los biólogos. En 1920 Pearl y Reed, sin conocer la comunicación de Verhulst, desarrollan la ecuación de la curva logística. Ronald Ross, en 1908, es uno de los primeros en intentar un análisis cuantitativo de los fenómenos poblacionales involucrados en la transmisión de la malaria. Esto lo llevó al desarrollo de una serie de ecuaciones que intentaban explicar las interacciones entre el número de mosquitos, su infectividad y el número de personas. Las ideas de Ross fueron luego desarrolladas por Lotka (1923, 1925) y Volterra en 1926, que concluyeron con sus conocidas ecuaciones, base actual de la Ecología de Poblaciones.

El libro de Gause, con su impactante desarrollo matemático de los procesos de competencia y depredación, abre también nuevas avenidas en la investigación de los fenómenos poblacionales que aún se encuentran en desarrollo y año tras año surgen nuevas hipótesis e interpretaciones. La lista de contribuyentes es larga y corriendo el riesgo de no mencionar valiosas figuras, señalaremos los nombres de Deevey, Birch, Orians, Janzen, Mac Arthur, Slobodkin, Ehrlich, Nicholson, Lack, Cole y Wilson. Una nueva síntesis ocurre en nuestros días: la ecología y la genética de poblaciones se unen en una prometedora disciplina, la biología poblacional, mientras que morfólogos, paleontólogos, fisiólogos, bioquímicos, microbiólogos y otros especialistas, día a día, generan nuevos conocimientos que contribuyen a explicar tanto la diversidad de la vida, como los procesos que la hicieron posible.

1.6. De Darwin a la Sistemática Moderna (Biosistemática)

El Origen de las especies (Darwin, 1859) marca un hito en el pensamiento, trabajo y destino de las ideas que intentan interpretar el origen la diversificación de la vida sobre el planeta y obviamente los sistemas de clasificación. Los *taxónomos*, especialistas dedicados al descubrimiento y designación y los *sistemáticos que tratan de hacer inferencias sobre las relaciones genealógicas han cambiado sus enfoques* (tipológicos, evolucionistas, feneticistas y más recientemente filogeneticistas) en la misma medida que progresa la biología comparada, ecología y evolución como veremos más adelante.

En las últimas décadas del siglo pasado se desarrolló la Biología Sistemática, pasando de ser una disciplina muy conservadora y plena controversias, en particular sobre sus métodos, saltando a veces desde una interpretación creacionista de la “génesis” hasta la idea que toda la vida está relacionada, es decir, que posee un origen común (Platt, 1980.). Todavía a mediados del siglo XX era considerada como una combinación de arte y ciencia en la opinión de Mayr y Simpson, en la actualidad intenta, con mucha más objetividad abordar el estudio de las especies y sus relaciones genealógicas. Así, la sistemática filogenética, o cladística propuesta originalmente por Hennig (1966) se desarrolla definitivamente con la proposición de un método objetivo de análisis para eliminar la controversia surgida entre las escuelas “evolutivas” de Simpson (1961) y Mayr, (1969), las “subjetivas”, y las “fenéticas” o “numéricas” defendidas por Sokal y Sneath (1973) y seguidores, que entendían como “objetividad” el análisis de la “evaluación total” de la información a través de la designación de caracteres discretos medibles y el uso de las computadoras para el análisis de similitud.

Por otro lado, con este fin, se incorpora novedosa información sobre la dinámica geológica terrestre y marina, las eras y períodos de la tierra, (Tabla 1.1), la “*tectónica de placas*”, la distribución de los animales existentes y fósiles, los estudios de anatomía comparada, etc.

Tabla 1.1. Edades de los diferentes períodos geológicos modificado de Grant (1977; Kulp, 1961; Raven y Axelrod, 1974)

ERA	PERÍODO	ÉPOCA	MILLONES DE AÑOS
Cuaternario	Reciente		0,01 - 0,0
	Pleistoceno		2,50 - 0,01
Cenozoico	Terciario (Neogeno)	Plioceno	10,0 - 2,5
		Mioceno	27,0 - 10,0
		Oligoceno	38,0 - 27,0
	Terciario (Paleogeno)	Eoceno	54,0 - 38,0
		Paleoceno	65,0 - 54,0
Cretáceo			130,0 - 65,0
Mesozoico	Jurásico		185,0 - 130,0
	Triásico		230,0 - 185,0
	Pérmico		265,0 - 230,0
	Carbonífero		355,0 - 265,0
	Devónico		413,0 - 355,0
Paleozoico	Silúrico		425,0 - 413,0
	Ordoviciano		475,0 - 425,0
	Cármbrico		600,0 - 475,0
	Precámbrico Tardío		700,0 - 600,0
Precámbrico			

Las suposiciones involucradas en la sistemática filogenética presentadas por Wiley (1975, 1978, 1981) se pueden resumir en tres:

- 1) La evolución ocurre;
- 2) Existe *una* sola filogenia de la vida y esta es el resultado de la descendencia genealógica;
- 3) Los caracteres son transferidos de generación en generación, modificados o no, durante la descendencia genealógica.

El énfasis adjunto a estas tres suposiciones es claramente sobre *descendencia genealógica*. Este según Platt (1983) es el único criterio necesario y suficiente para el establecimiento de un “*taxón natural*”. Sin embargo las relaciones genealógicas, no pueden ser observadas, así que necesitamos un cuerpo de evidencias; éstas son las características o sus atributos morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, etológicos y de otro tipo. De aquí que todos los organismos comparten dos tipos de caracteres: 1) los que permiten inferir o documentar relaciones genealógicas, por ejemplo las “*homologías*” (caracteres parecidos o con atributos diferentes, pero que tienen un origen común en el *ancestro*); 2) aquellos que por el contrario no permiten inferir tales relaciones como por ejemplo los “*paralelismos*” y las “*convergencias*”; caracteres parecidos pero cuyo origen es un organismo diferente al del ancestro común.

1.7. Evolución de la síntesis

En la misma medida en que el conocimiento de la vida y sus procesos es mayor, la imagen conceptual de la evolución cambia. Ruse, por ejemplo, en 1973 considera que la teoría evolutiva es una “teoría unificada” en la que la genética de poblaciones ocupa una posición central (Fig. 1.1B). Si bien esta teoría carece de la sencillez y linealidad de las teorías físicas, tampoco es, como suponían algunos autores en el pasado, un ensamblaje de ideas e hipótesis (Fig. 1.1A), sino un sistema que seguirá cambiando en la misma medida en que aumenta el conocimiento (1.1B y 1.1C). Partir de una teoría unificada no significa establecer un nuevo dogma, es apenas el trazado de un marco orientador para nuevas observaciones, descubrimientos e hipótesis para progresar en el conocimiento de la evolución.

El siglo XXI es testigo de nuevos e importantes conocimientos que van desde la mejor comprensión de los fenómenos físicos que han modelado al planeta, hasta los mapas genéticos de buen número de organismos, incluyendo al hombre. Darwin, abrió la puerta a un mundo nuevo que aún nos depara sorprendentes descubrimientos y aplicaciones.

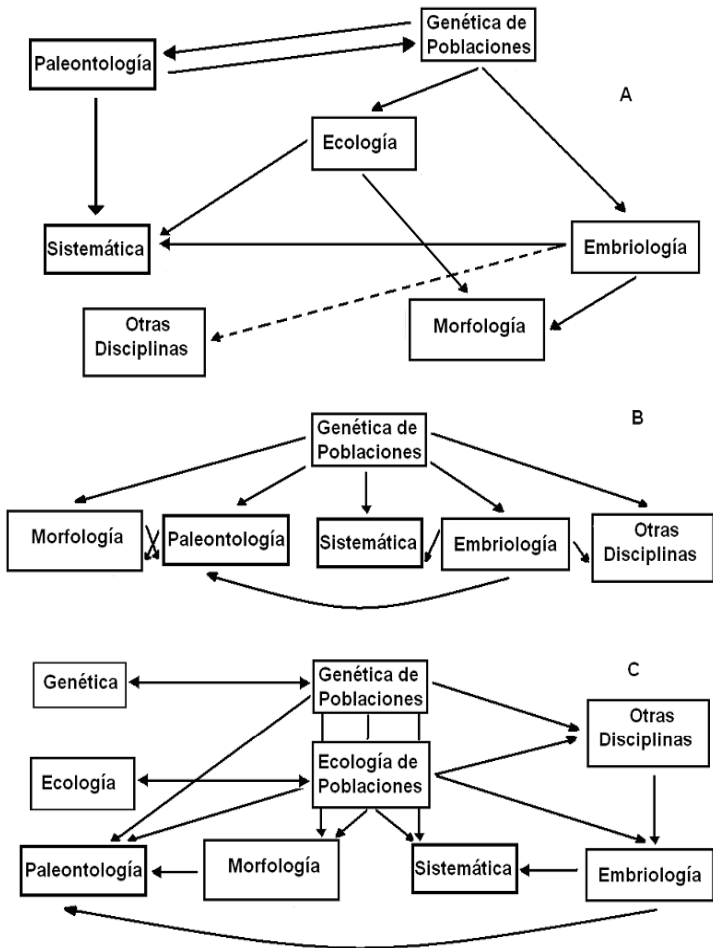


Figura 1.1. Ruse (1973) propone un esquema de la estructura formal de la Teoría de la Evolución (B) en oposición a ideas precedentes (A) que suponen a esta teoría constituida por disciplinas asociadas, pero sin relaciones de jerarquía. Un tercer modelo (C) es sugerido con la Ecología y la Genética de Poblaciones (Biología Poblacional) ocupando una posición central, alimentadas por información procedente de otras disciplinas.

Bibliografía básica

- Beltrán, E. 1965. Lamarck, intérprete de la Naturaleza. *Soc. Mex. Hist. Nat.* Ed., México.
- Brink, R. A. 1965. *Heritage from Mendel*. The Univ. of Wisconsin Press.
- Dunn, L. C. 1965. *A Short History of Genetics*. McGraw-Hill Inc., N. York.
- Eiseley, L. C. 1948. "Charles Darwin" in: *Lives in Science*. *Scient. American* Ed.
- Eldredge, N. and J. Cracraft .1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press.
- Gause, C. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Hafner Publ. Co. N. York.
- Gould, S. J. 1980. Return of the Hopeful Monster. In: *The Panda's Thumb*. New York, New York: W.W. Norton Co.
- Grant, V. 1977. *Organismic Evolution*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Haldane, J. B. S. 1937. *Adventures of a Biologist*. Harper y Bro. N. York.
- Hemieben, J. 1971. "Darwin". Alianza Edit. Madrid.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Kulp, J. L. 1961. Geologic time scale. *Science*, 133:1105-1114.
- Lerner, L. M. 1968. *Heredity, Evolution and Society*. W. H. Freeman & Co. San Francisco.
- Morgan, T.H. 1949. *La base científica de la Evolución*. Espasa-Calpe, Argentina, Buenos Aires.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Books Co. N.Y.
- Platt, T. 1980. Shoring Up the Foundations of Comparative Biology-Systematics. 55th Annual Meeting of the American Society of Parasitologists.

- Platt, T. 1983. Cladistics a brief review (65-75). In (Brooks, Caira, Platt and Pritchard): *A Cladistic Workbook. Techn. Bull. 2*. Harold Manter Lab., Univ. Nebraska State Museum (Traducido y adaptado. A. Machado-Allison. *Publicaciones del Laboratorio de Ictiología I*(1).
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 61:539-673
- Ruse, M. 1973. *The Philosophy of Biology*. Hutchinson Univ. Library, London.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press. N.Y.
- Simpson, G.G. 1970. Uniformitarianism. An Inquiry into Principle Theory and Method in Geohistory and Biohistory. *Essays in Evol. & Genet.* (en honor de T. Dobzhansky). Appl. Cent. Crofts, Edit.
- Singer, Ch. 1945. *Historia de la Biología*. Espasa-Calpe, Buenos Aires.
- Sokal, R. y P. Sneath. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. Freeman and Co. San Francisco.
- Watson, J, y F. Crick, 1953. Molecular Structure of Nucleic Acids. A Structure for Desoxyribose Nucleic Acid. *Nature* 25: 737.
- Wiley, E. O. 1975. Karl Popper, systematics and classification -a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.* 24:233-243.
- Wiley, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27:17-26.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley and Sons.

Capítulo 2

Diversidad y variabilidad

“Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiera conocimientos nuevos: el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para los cambios, dejaré de trabajar”. Florentino Ameghino (1854-1911)

2.1. El registro fósil

Los fósiles constituyen la evidencia física de la variabilidad en el tiempo. Conocidos desde la antigua Grecia, no fueron correctamente interpretados hasta los siglos XV y XVI. Leonardo Da Vinci y Palissay fueron los primeros en suponer su origen natural. En 1669 Steno señala la existencia de una sucesión en los fósiles; por otra parte Smith, Brongniart y Brocchi, hacia 1800, señalaron que esta sucesión constituía evidencia utilizable en la reconstrucción histórica del planeta. El registro fósil es necesariamente incompleto. Existen profundas lagunas de conocimiento en el tiempo y en el espacio; sin embargo, es posible, en base a la amplia evidencia existente, establecer algunas generalizaciones:

- 1) La diversidad de la vida ha aumentado en el tiempo (Fig. 2.1).
- 2) El número de formas distintas de cada grupo ha sido diferente en cada período geológico.
- 3) Algunos grupos se han extinguido; otros se han transformado.

La figura 2.1 ilustra una aproximación a las fluctuaciones en la diversidad de algunos grupos en el tiempo. Numerosos organismos, carentes de estructuras esqueléticas, rara vez dejaron evidencia analizable de su variación o número en un determinado período. Por otra parte, la heterogeneidad de

la distribución geográfica, las diferencias en las tasas de sedimentación en diversas zonas y la inaccesibilidad de otras al investigador, complican la elucidación del pasado de numerosos grupos. Además algunos organismos han sido mejor estudiados que otros, por las causas más diversas: Desde la fascinación que han generado los grandes saurios hasta la utilidad de algunos protozoarios en la búsqueda de petróleo.

La existencia de un registro discontinuo y fragmentario determina la posibilidad de interpretaciones muy diversas de una sola evidencia. De igual modo la existencia de criterios tipológicos o creacionistas, determinó la proliferación de nombres científicos para el mismo organismo. Simpson (1967) ilustra esta situación con los fósiles de *Ectocion osbornianus* de las localidades de Clark Fork y Gray Bull. La aplicación de un criterio tipológico, en el cual el tamaño se empleaba como ‘carácter típico’ para separar especies, concluyó con la descripción de cuatro de ellas (Fig. 2.2). Sin embargo la evidencia también puede interpretarse en el sentido de que todos los ejemplares identificados pertenecían a una sola población de una especie con variaciones morfológicas en el tiempo y en el espacio; es decir, un solo “linaje evolutivo” en el cual los distintos tamaños reflejan el proceso de cambio en el tiempo y la variabilidad sobre el espacio. Finalmente, autores como Eldredge y Gould (1972, 1977) han postulado la posibilidad que algunos linajes cambien muy poco sobre largos períodos (*stasis*) y mucho en episodios breves.

La Paleontología ha sufrido profundos cambios de enfoque bajo la influencia de la biología poblacional. Sin embargo persisten serias dificultades metodológicas para la obtención de restos fósiles en número tal que permitan un apropiado análisis estadístico de la variabilidad. Un ejemplo de este cambio de actitud es reflejado en la nomenclatura de los homínidos fósiles. La multitud de nombres genéricos empleados en el pasado para designar cada población que mostraba alguna diferencia relevante, han sido sustituidos por un sistema más simple que refleja el proceso evolutivo de los homínidos en forma más objetiva y gradual. Fósiles

descritos bajo los nombres de *Pithecanthropus erectus*, *P. robustus* y *P. modjokertensis* son considerados hoy en día como simples variantes geográficas de una especie, *Homo erectus*, de amplia distribución geográfica. Otros fósiles, como *Sinanthropus pekinensis*, originalmente descrito como género y especie distintos, son ubicados hoy en día dentro del género *Homo*, constituyendo apenas una raza geográfica de *erectus* (*Homo erectus pekinensis*).

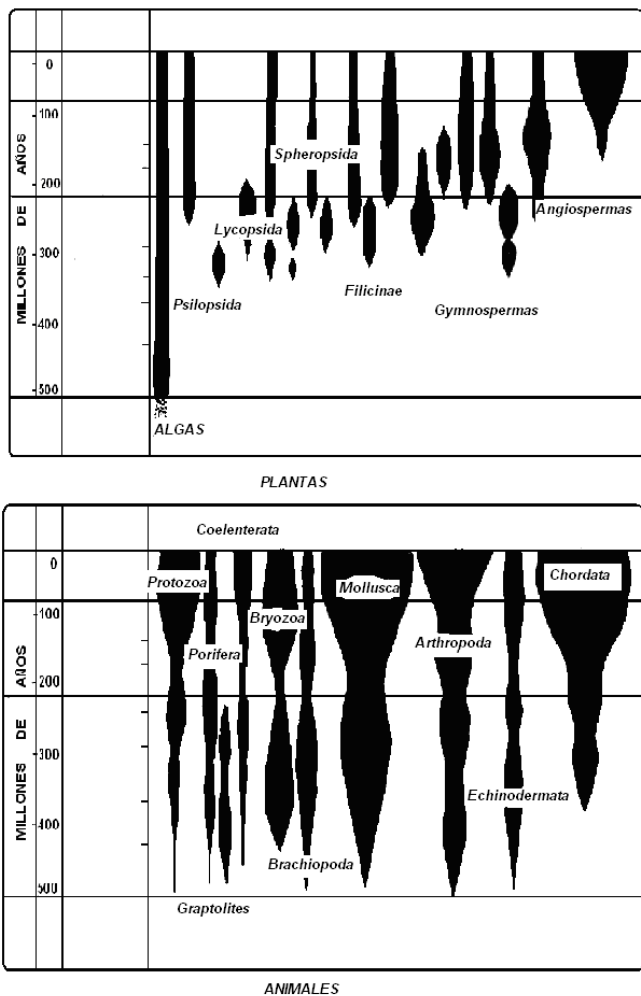


Figura 2.1. Diversidad de las plantas y los animales en el tiempo.

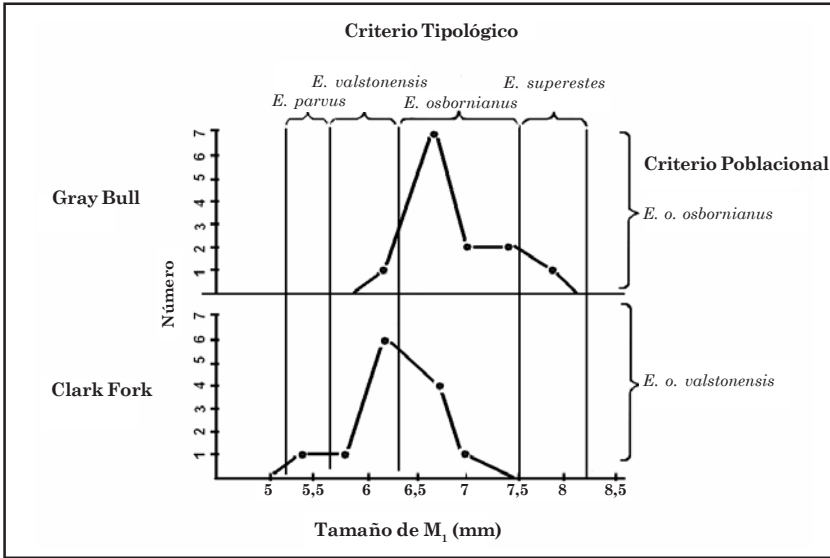


Figura. 2. 2. Bajo el criterio tipológico cada individuo ubicado entre intervalos definidos arbitrariamente es asignado a una especie diferente. Bajo el criterio poblacional se trata de una sola especie con poblaciones variables en el espacio y en el tiempo. Las medidas del molar (M_1) van aumentando gradualmente de la población de Clark Fork a la de Gray Bull (datos de Simpson, 1967).

2.2. Diversidad en el tiempo

El registro fósil muestra, sin lugar a dudas, el incremento en la complejidad de la biosfera a través del tiempo. Este aumento en la diversidad trae implícito un aumento tanto en el volumen de la biosfera, como en la biomasa del planeta. La diversificación de la vida no sólo se ha caracterizado por el surgimiento de nuevas formas, sino también la conquista de nuevos ambientes.

El origen del planeta Tierra es situado entre $4,5$ y 5×10^9 años atrás; los primeros restos orgánicos corresponden a un período comprendido entre 3 mil 200 y 3 mil 800 millones de años. Estos restos han sido localizados en Groenlandia, África

ca del Sur y Australia. Esta muestra parece consistir de celenterados y anélidos, pero esto ha sido cuestionado por algunos autores que sugieren que se trata de colonias bacterianas. De lo que no hay duda es de la notable diversificación de floras y faunas entre 600 y 450 millones de años atrás. Los primeros vertebrados surgen en el Cámbrico (peces ostracodermos) hace unos 450 millones de años. En resumen no existe evidencia de vida en el planeta durante sus primeros mil millones de años y es muy escasa en los siguientes tres mil millones, pero en los últimos 600 millones de años surgen casi todos los grandes grupos existentes en el presente.

Tabla 2.1. *Algunos eventos importantes en el proceso evolutivo*

Millones de años	Eventos
4 a 5.000	Origen de la Tierra
3.200 a 3.800	Microfósiles
2.600 a 1.800	Evidencia de algas verde-azules
1.200	Por lo menos 1% de O ₂ atmosférico
600	Celenterados y anélidos
450	Primeros vertebrados. Ostracodermos
350	Primeras plantas con semillas
320	Primeros reptiles
250	Primeras coníferas
200	Primeros mamíferos
180	Primeras angiospermas
	Primeras aves
35	Aparecen los antropoides
14	Primeros homínidos
3,5	<i>Australopithecus</i>
.....1,9	<i>Homo</i>

Durante el Ordovícico se inicia el proceso de conquista del medio terrestre (400 millones de años atrás) y se acelera el proceso de diversificación de la flora y de la fauna. En el Devónico surgen los primeros vertebrados terrestres y las primeras plantas con semillas. Las coníferas hacen su aparición en el Pérmico y los primeros mamíferos en el Triásico (unos 280 millones de años atrás). Durante el Cretácico la flora de angiospermas se expande, desaparecen numerosos grupos de reptiles y los mamíferos pasan a constituir el elemento dominante en la fauna de vertebrados terrestres. Los artrópodos invaden el medio terrestre en el Ordovícico junto a las primeras plantas y por más de 400 millones de años constituyen el grupo más heterogéneo, abundante y ampliamente distribuido.

Han transcurrido más de 300 millones de años desde que surgió el último nuevo *phyla* sobre el planeta. Esto es un indicador de la existencia de límites a la diversidad, límites impuestos por los mismos organismos que han ido ocupando sucesivamente cada una de las zonas adaptativas disponibles. El surgimiento de una gran novedad evolutiva (un nuevo taxon mayor) sólo podrá ocurrir, en la actualidad, por la eliminación gradual o catastrófica de otro, dada la limitación a la capacidad de carga del ambiente y al limitado número de zonas de vida de nuestro planeta.

Cada año se describen aproximadamente 15.000 nuevas especies y el total existente sigue siendo motivo de especulación. Las estimaciones oscilan entre 5 y 30 millones de especies diferentes. El número de animales conocido es de 1.250.000, las plantas superiores son aproximadamente 248.400; hongos y algas cuentan con cerca de 95.000 especies; los monera y protozoarios suman 35.600, y finalmente los vertebrados están representados por unas 42.300 especies. El grupo más diverso es el de los insectos con más de 750.000 especies conocidas (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008).

Esto no significa de modo alguno que haya cesado el proceso evolutivo; numerosas formas se han extinguido y han sido sustituidas por otras en los últimos 300 millones de años.

Tan sólo significa que los sistemas biológicos han adquirido gran complejidad y cierta estabilidad; significa también que aparentemente no hay lugar para nuevos *phyla*, pero el proceso evolutivo continúa en el seno de los grandes grupos existentes. Sin embargo, el *Homo sapiens* parece empeñado en crear las condiciones más apropiadas para un proceso evolutivo acelerado a través de la dramática alteración de los ecosistemas que manipula.

La expansión de la vida no se ha limitado al surgimiento de nuevas formas; al incrementarse el volumen de la biosfera con la colonización de la tierra y el empleo esporádico del aire (aves, insectos y algunos mamíferos), también ha ocurrido un incremento en el número de individuos, el tamaño de la biomasa y la diversidad en el seno de cada grupo. La mayoría de los procesos evolutivos dependen de la profusión de interacciones existentes entre ese elevado número de organismos. El surgimiento de nuevas formas abre la posibilidad de modificaciones en el ambiente, que a su vez son requisito previo para el proceso evolutivo de otros grupos. Los depredadores requieren la presencia de presas; los parásitos sólo pueden subsistir en presencia de hospedadores, nuevos hospedadores abren nuevas posibilidades en la evolución de los parásitos: los fenómenos de competencia conducen a la diversificación o a la extinción de los competidores.

Si bien el registro fósil no ofrece para muchos grupos información sustancial de este incremento en número, es posible inferir que este proceso ha ocurrido cada vez que un nuevo ambiente es colonizado. Pese a que la cantidad de energía está limitada por la emisión solar y la fotosíntesis, debemos admitir que amplias zonas del planeta no estuvieron ocupadas en ciertos períodos de la historia de la Tierra. El número de individuos y la biomasa del mar posiblemente no cambiaron significativamente desde el Ordovícico y quizás la biomasa de los ambientes terrestres sea relativamente constante desde el Jurásico, período en el cual culminó la invasión del medio terrestre iniciado en el Ordovícico.

Es posible inferir, del análisis del registro fósil y del estudio de los fenómenos actuales de colonización, que este proceso se debió haber caracterizado por un rápido incremento numérico de los precursores, seguido por un gradual proceso de sustitución y diversificación hasta alcanzar una situación delineada por un elevado número de formas distintas, cada una de ellas representada por un número menor de individuos que los existentes entre las formas precursoras. Este proceso de sustitución y diversificación tiene una documentación fósil, sin que sea posible el establecer patrones rigurosos al respecto. En efecto, la coexistencia de faunas y floras de diverso origen sin cambios dramáticos ha sido registrada.

La velocidad y la intensidad de la sustitución dependen de la similitud de los nichos ecológicos y zonas adaptativas de los organismos interactuantes. Así, el establecimiento de un contacto continuo entre los sub continentes americanos (Mioceno-Reciente) determinó drásticos cambios en la composición de la fauna del sub continente Sur (Tabla 2.2). De las 23 familias autóctonas del Mioceno tan sólo quedan en la actualidad 16. Siete familias de mamíferos se extinguen en ese período y 14 nuevas familias, todas de origen Neártico, enriquecen la fauna suramericana (Simpson. 1962; 1964).

En la Tabla 2.2 puede observarse que durante el Pleistoceno, período en el cual aparentemente alcanzó su máxima intensidad el proceso de intercambio faunístico, la diversidad aumenta en forma considerable (36 familias en la Región Neotropical y 34 en la Neártica). Posteriormente se restablece cierto equilibrio, pero mientras que aumenta el número de familias en la Región Neotropical (de 23 en el Mioceno a 30 en la actualidad), ocurre una pequeña disminución (27 a 20) en el sub continente Norte.

Otros patrones de sustitución existen en el registro fósil; los peces agnatos fueron sustituidos por los placodermos y éstos, a su vez, fueron reemplazados por los condríctios y osteíctios. Las aves sustituyen a los reptiles voladores que se extinguen totalmente, pero coexisten con los murciélagos

gracias a las diferencias ecológicas que existen entre las aves y estos últimos.

Tabla 2.2. *Composición de la fauna de mamíferos suramericanos del Mioceno y Reciente y origen de cada familia (Simpson, 1964).*

Período	América del Sur		América del Norte	
	Neotropicales	Neárticas	Neotropicales	Neárticas
Mioceno	23	0	0	27
Pleistoceno	23	13	8	26
Reciente	16	14	3	20

2.3. Variabilidad de las poblaciones

La diversidad en el tiempo ofrece evidencia del gradualismo evolutivo. La variabilidad en el espacio nos permite observar las bases actuales de este proceso. Una propiedad de todas las poblaciones naturales es su distribución espacial. No siendo uniforme los distintos ambientes del planeta, ni idénticas las interacciones que cada organismo establece en cada punto de su distribución, obviamente cada población y cada individuo dentro de ella estará sometido a distintos valores de los parámetros del ambiente. La distribución no es continua ni estable, como tampoco lo es el ambiente físico.

El análisis de la variabilidad geográfica surge como un producto de los estudios taxonómicos. En la rutinaria actividad de comparar unos individuos con otros, van siendo evidentes las pequeñas diferencias de su morfología. Luego se harán evidentes las correlaciones entre ciertos tipos de variación y la distribución de los variantes. Los trabajos de Allen, Gloger, Osgood, Jordan y otros autores, sobre organismos terrestres, en especial insectos y vertebrados, fueron delineando los patrones de esta variabilidad.

De modo simultáneo los botánicos descubrían las profundas modificaciones morfológicas existentes en plantas de amplia distribución y la existencia de ecotipos en los que la variación morfológica y fisiológica parecían una función de la localidad donde estaba establecida cada población. Así, la variación geográfica es un fenómeno casi universal en plantas y animales. Mayr (1963), ha señalado las posibles excepciones a este fenómeno:

- 1) Cuando el área de distribución es tan pequeña que no existe posibilidad de variación geográfica por la extrema uniformidad del ambiente.
- 2) Cuando la especie es panmíctica gracias a la existencia de eficientes mecanismos de dispersión (especies migratorias, invertebrados dulceacuícolas cosmopolitas).
- 3) Cuando existe gran estabilidad fenotípica.
- 4) Cuando existe gran estabilidad genotípica.

Esta última posibilidad difícilmente puede realizarse en la naturaleza. En organismos relictuales de gran constancia morfológica (*Limulus*) se había postulado una posible reducción en su variabilidad genética; sin embargo, estudios recientes demuestran lo contrario.

Esta uniformidad morfológica presente en organismos muy antiguos parece más bien el producto de un fenotipo particularmente bien adaptado y estable (homeostasis genética). Asimismo es debatible la existencia de poblaciones cosmopolitas panmícticas. Organismos asociados al hombre, de amplísima distribución geográfica como *Musca domestica*, *Culex pipiens* y *Aedes aegypti*, poseen gran variación fenotípica y genotípica.

Los organismos presentan patrones de variación muy heterogéneos, sin embargo, es posible hacer algunas generalizaciones.

2.3.1. *Variación clinal*

Huxley, en 1939, acuñó el término para describir variaciones graduales de un determinado carácter. Estas variaciones están relacionadas a los cambios de algún parámetro ambiental, que a su vez, también suele variar en forma gradual (temperatura, humedad, radiación solar y otras.) y a veces condicionados por la latitud o la altitud. Este tipo de variación está bien documentada en áreas continentales donde los cambios graduales del ambiente están mejor definidos. Petersen (1947), estudió la variación de las mariposas escandinavas. Este estudio, que cubre 16 especies, concluye señalando variación clinal para el 49 por ciento de las características morfológicas analizadas. Aún más, si se excluye del estudio las formas migratorias (seis especies), entonces el 79 por ciento de los caracteres tenían variación clinal. Esta variación no se encuentra limitada al fenotipo de los organismos; Schopf y Gooch (1971), por ejemplo, encontraron variación clinal en la frecuencia de ciertos alelos con respecto a la temperatura en un ectoprocto del Atlántico (*Schzoporella unicornis*).

2.3.2. *Reglas ecogeográficas*

En la actualidad es considerado tautológico que un organismo esté adaptado al medio en el que vive. Cien años atrás esto no era evidente. Las generalizaciones ecogeográficas de carácter descriptivo, estimularon la investigación sobre el carácter adaptativo de ciertas variaciones. Aún en la actualidad son escasas las evidencias experimentales del valor adaptativo de muchas características (MachadoAllison, C.E. y Craig, 1972).

Durante el siglo XIX llamó la atención de varios investigadores el paralelismo existente entre ciertos patrones morfológicos y la localización geográfica. Esto determinó la postulación de ciertas generalizaciones denominadas “Reglas” como las de Bergman y Gloger. La validez de las mismas se encuentra dentro de límites establecidos por:

- 1) un valor relativo y estadístico; y
- 2) patrones existentes dentro de una misma especie, es decir, que no existe lugar para comparaciones entre taxa diferentes.

Por ejemplo la *Regla de Bergman* establecía que individuos de especies homeotermas tienen, en promedio, una talla mayor en las partes frías del rango de su distribución. Rensch (1936), en un análisis de los datos publicados, concluye otorgando a esta generalización un valor relativo (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Excepciones (como un porcentaje) a la “Regla de Bergman” en aves y mamíferos (Rensch, 1936)

Organismos	% de excepción
<i>Aves</i>	
Paleárticas	8,0
Malayas	12,5
Neárticas	26,0
<i>Mamíferos</i>	
Neárticos	40,0
Europeos	19,0

Esta generalización ha sido interpretada en términos de adaptación fisiológica debido a el volumen corporal aumenta como el cubo y la superficie como el cuadrado de una dimensión lineal. Un cuerpo más largo tendrá en consecuencia una superficie relativamente menor. Esto podría constituir una ventaja selectiva en un clima frío. Por el contrario, en climas más cálidos, sería favorecida la posesión de una mayor superficie relativa y una menor talla corporal.

Por otra parte la *Regla de Gloger* establecía que las poblaciones de climas cálidos y húmedos suelen presentar una coloración más oscura que aquellas ubicadas en climas secos y fríos. Pese a la validez estadística de esta generalización, no existe una explicación bien documentada para este patrón de variación. Finalmente la *Regla de Allen*, de hecho una extensión de la “Regla de Bergman” señala que las partes sobresalientes de animales homeotermos (colas, orejas y picos) son más cortas en climas fríos que en áreas de mayor temperatura. Es obvio que “Regla” no se cumple cuando existen especializaciones (en el pico de ciertas aves, por ejemplo) de gran valor adaptativo. Estas “Reglas” postuladas inicialmente sólo para los vertebrados homeotermos han sido sometidas a prueba por Ray (1960), para anfibios y reptiles. Este autor encontró que las mismas se cumplían en 80 y 81 por ciento de los casos estudiados.

Además de estas “Reglas” han sido señaladas otras generalizaciones interesantes. Rensch (1936) y Lack (1947), han señalado que el número de huevos por camada en una misma especie de ave aumenta con la latitud. Asimismo, Lord (1960) encuentra un fenómeno reproductivo análogo en algunos mamíferos herbívoros.

2.3.3. *Variación ecotípica en plantas*

Plantas y animales superiores difieren en algunos aspectos significativos que afectan sus patrones de variación. Obviamente el más relevante es la motilidad. Ante un cambio poco favorable en el ambiente, muchos animales poseen la alternativa del desplazamiento; la mayoría de las plantas carece de la misma. Es probable que esta diferencia se refleje en que los botánicos hayan dado más importancia que los zoólogos a las poblaciones locales, es decir los “ecotipos” o “razas ecológicas” como indistintamente se les ha denominado (Ehrlich y Holm, 1963; Stebbins, 1970; McMillan, 1972).

La variación ecotípica equivale, quizás, a la variación politípica (razas y subespecies) de los animales y los ecotipos

pueden definirse como razas locales, genéticamente diferenciables entre sí y adaptadas a condiciones locales específicas. Uno de los ejemplos mejor estudiados corresponde a los ya clásicos trabajos de Clausen y sus colaboradores (1948) en *Achillea lanulosa*. Este tipo de variación puede además tener un carácter clinal si el conjunto de factores ambientales varía en forma gradual, o bien puede constituir un mosaico con cambios abruptos entre una y otra población local.

2.4. Diversidad en el espacio

En los ejemplos anteriores hemos señalado algunos patrones que regulan la variación de las poblaciones. Sin embargo, la diversidad, es decir, el número de especies diferentes por unidad de área, es un problema que requiere atención. MacArthur (1972) resume no menos de nueve explicaciones diferentes (Tabla 2.4) y posiblemente más de una de ellas pudiera tener validez para un ambiente o grupo de organismos determinado.

Al margen de la gama de posibles explicaciones, es evidente que diferentes áreas poseen un número distinto de especies. Es posible que la diversidad en función de la latitud sea uno de los aspectos mejor estudiados desde el punto de vista cuantitativo. Kosnezov (1957) y Darlington (1965), así como otros autores, han registrado el número de especies de algunos taxa en función de la latitud y encuentran una gradual reducción de las mismas al aumentar ésta. Por otra parte, existe considerable evidencia sobre la diversidad de los organismos y el área (Williams, 1964). En 1952 Cailleux sugirió que existía relación entre el logaritmo del área y el logaritmo del número de especies. La Tabla 2.5 muestra los resultados de Cailleux (según Williams, 1964) para las plantas con flores en Francia.

Tabla 2.4. *Algunas hipótesis que pretenden explicar la diversidad de los organismos (MacArthur, 1972).*

- > *Hay mayor número de especies donde hay más oportunidades para la especiación.*
- > *Hay más especies en aquellas áreas con riesgos menores.*
- > *Hay más especies donde los competidores están más estrechamente “compactados” y sus números no aumentan con el tiempo.*
- > *Donde el clima es más favorable, hay mayor número de especies.*
- > *La estabilidad del clima favorece la presencia de un mayor número de especies.*
- > *Hay más especies cuando el ambiente es más complejo y por consiguiente subdivisible.*
- > *Hay más especies en los ambientes más productivos.*
- > *La abundancia de depredadores incrementa la diversidad y controlan la abundancia preponderante de unas pocas especies.*
- > *Los depredadores pueden despoblar un área y permitir su posterior colonización por una variedad mayor de especies.*

De particular interés son los estudios sobre la diversidad de los organismos en función del área en las islas. De acuerdo a la evidencia, el número de especies parece aumentar como la raíz cúbica del área de las islas (Fig. 2.3) y el número de especies presentes en un momento determinado está definido por un proceso continuo de colonización y extinción (Wilson y Bossert, 1971; MacArthur y Wilson, 1963).

De acuerdo a Emien (1973), es posible señalar dos generalizaciones sobre la diversidad de los organismos:

- 1) La diversidad aumenta con la heterogeneidad del ambiente.
- 2) Una vez alcanzado cierto grado de diversidad (clímax o punto de equilibrio) deben atenuarse las variaciones en los parámetros físicos y biológicos, manteniéndose más o menos constante el número de especies e individuos por unidad de área.

Tabla 2.5. *Número de especies de plantas con flores en relación al área en Francia y algunas localidades (Cailleux)*

Zonas	Especies	km²
Toda Francia	4.400	550.000
Región de París	2.871	30.000
Pas de Calais	1.400	6.605
Hazelbrouk	1.010	708
Alrededores de Strasburgo	980	140
Le Fazel, Oise	516	7

Cuando profundas perturbaciones determinan grandes procesos de extinción (erupciones volcánicas y glaciaciones, por ejemplo), la recolonización de la zona afectada es un fenómeno de gradual incremento en la diversidad (Pianka, 1966). Pero no sólo ocurre una reinvasión de las formas preexistentes, sino que nuevas especies pueden colonizar la zona despoblada. De acuerdo a lo anterior, es posible que exista una mayor diversidad en áreas donde se ha mantenido mayor constancia en los parámetros ambientales por más tiempo (teoría del *tiempo ecológico* de Pianka).

De las posibles explicaciones ecológicas a la diversidad es posible que la mejor sostenida por evidencia cuantitativa sea la referente a la heterogeneidad espacial. Por ejemplo, la heterogeneidad físico-química de los suelos, dada la esca-

sa capacidad locomotora de las plantas, podrá promover la existencia de un mayor número de ecotipos. Así, una subdivisión del ambiente por parte de poblaciones diferenciadas de plantas, deberá promover una mayor diversidad de las poblaciones animales.

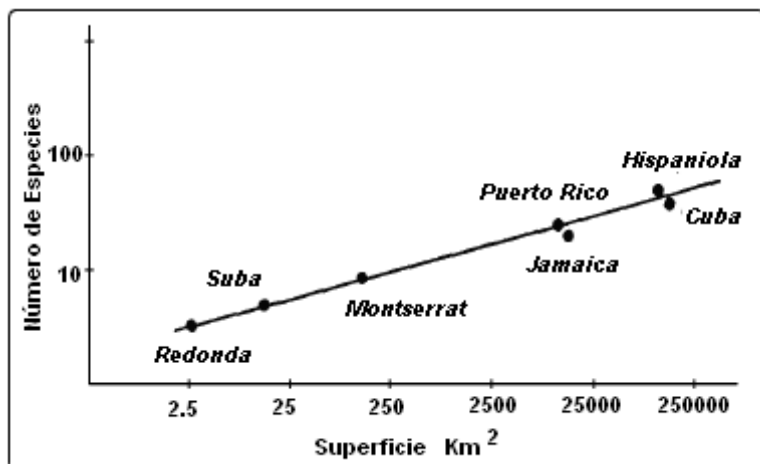


Figura 2.3. Herpetofauna y superficie en varias islas del Caribe (según MacArthur y Wilson, 1967)

Williams (1964) ha señalado que donde la competencia es intensa, las especies involucradas tenderán a compactar sus nichos un mayor número de formas distintas podrá ser albergada por unidad de área. Otras formas de interacción entre poblaciones han sido responsabilizadas por el incremento en la diversidad; en páginas anteriores nos referimos a estos procesos (competencia). De este modo, se le asigna a la depredación un importante papel (Mac-Arthur y Levins, 1967; Roughgarden y Feidman, 1975) y se postula que al regular un depredador los números de una especie que compite con éxito con otra, la segunda podrá mantenerse en el área pese a su inferioridad competitiva gracias al efecto “compensador” del depredador (Fig. 2.4).

Margaleff (1963) ha sugerido que una mayor productividad ambiental puede promover una mayor diversificación.

Este autor considera que existe además, una mayor cantidad de energía disponible en los ambientes de mayor estabilidad.

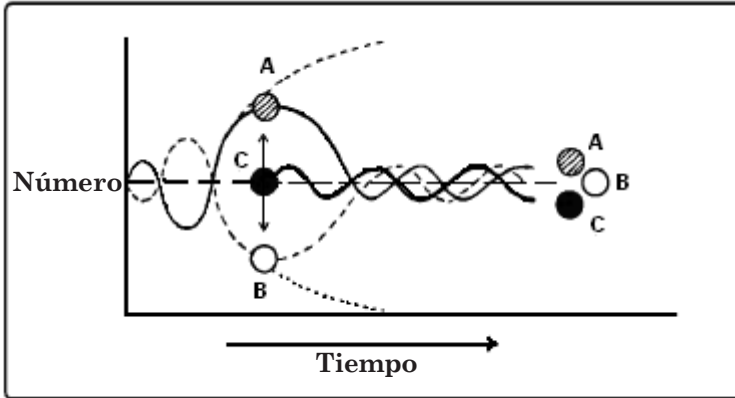


Figura. 2.4. *Dos especies (A y B) compiten por recursos similares: la especie A tiende a desplazar a la especie B. La introducción de un depredador inespecífico (C) que se alimenta inicialmente sobre la especie A (más abundante) reduce el efecto de A sobre B. En el tiempo es posible considerar un incremento en la diversidad debido a la coexistencia de A, B y C*

Finalmente, Machado-Allison, A. (2005) tomando como ejemplo los peces de de agua dulce en Venezuela, ha señalado que varios factores pueden actuar de modo sinérgico para moldear el patrón actual de diversidad. En efecto no parece haber exclusión entre las varias explicaciones: tiempo o edad geológica del ambiente (Lundberg, 1998); heterogeneidad espacial y disponibilidad de nichos (Lowe-McConnell, 1975 y Goulding, 1980); estabilidad climática y predictibilidad (Lowe-McConnell, 1975 y Meggers y cols., 1973); competencia y depredación (Machado-Allison, A. y Royero, 1986) y parasitismo, comensalismo, protocooperación y mutualismo (Goulding, 1980 y Kamp-Vispo y cols., 1983).

Bibliografía Básica

- Ehrlich, P. R. y R. W. Holm, 1963. *The Process of Evolution*. MacGraw-Hill Book Co., N. York.
- Emien, J. Merritt, 1973. *Ecology: An Evolutionary Approach*. Addison-Wesley Publ. Co. Mass.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the Forest, explorations in Amazonian Natural History*. Univ. California, Press.
- Knap-Vispo, C. F. Daza, C. Vispo y N. González. 2003. The diet of morocoto (*Piaractus brachypomus*) in the lower Rio Caura in relation to its ecological role and its conservation. *Scientia Guianane*, 12:367-391.
- Lowe-McConnell, R. 1975. *Fish Communities in tropical freshwaters*, Longman, N.Y.
- Lundberg, J. 1998. The temporal context of the diversification of neotropical fishes (49-68). En: Malabarba, Reis, Lucena y Lucena eds. *Phylogeny and classification of Neotropical Fishes* Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Machado-Allison, A. 2005. *Los Peces de los Llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural*. UCV-CDCH, Caracas.
- Machado-Allison, A. y R. Royero 1986. Biomasa total y hábitos alimentarios en peces de un ecosistema riverino restringido de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 37(1): 94-95
- Machado-Allison, C. E. y G. B. Craig Jr., 1972. Geographic variation in resistance to desiccation in *Aedes aegypti* and *A. atropalpus*: *Ann. Entom. Soc. Am.*, 65:542-547.
- Mayr, E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press. Harvard.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper y Row, Publ. N. York.
- MacArthur, R. H. y R. Levins, 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 51:1207-1210.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson, 1963. An equilibrium model of insular Zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, New Jersey.

- Meggers, B., E. Ayensu y D. Duckworth (eds.) 1973. *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Ray, C., 1960. The application of Bergman's and Allen's rules to poikilotherms. *J. Morph.*, 106: 85-108. 1960.
- Rodríguez, J.P. y F. Rojas-Suárez. 2008. Libro rojo de la fauna venezolana. Provita y Shell Venezuela ed., Caracas.
- Roughgarden, J. y M. Feldman, 1975. Species packing and Predation Pressure. *Ecology*, 56: 489-492.
- Sander, R. K., S. Y. Yang, R. C. Lewontin y W. E. Johnson, 1970. Genetic variation in the horseshoe crab (*Limulus poliphemus*) *Evolution*, 24:402- 414.
- Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia Univ. Press, N. York.
- Simpson, G. G., 1967. *La Vida en el Pasado*. Alianza Ed. Madrid.
- Williams, C. B., 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press. London & N. York.

Capítulo 3

Las Fuentes de la variabilidad

“La Igualdad es puramente un principio ético, jurídico y las personas no necesitan ser biológicamente idénticas para ser iguales ante Dios o ante la Ley”. T. Dobzhansky (Mankind Evolving, 1962)

El proceso evolutivo ha sido definido como el cambio en la composición genética de las poblaciones (Dobzhansky, 1951). Esta definición no sólo implica que el proceso involucra alteraciones en el contenido genético de una generación a otra, sino que le otorga a las poblaciones gran importancia. Evolución, de acuerdo a Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine (1977) no sólo contempla los cambios en la composición genética, sino también

“...en radiaciones adaptativas a nuevos ambientes, ajustes a cambios del ambiente en habitats particulares y el origen de nuevas formas de explotar los habitats existentes...”.

3.1. Poblaciones y evolución

El término “población” ha sido empleado para definir distintos tipos de agrupación de organismos. Para algunos, población puede significar la totalidad de los individuos de una o más especies ubicadas en un área geográfica y en un tiempo definidos. Otros (Bougey, 1968) utilizan el término “población-especie” (*species-population*) como un sinónimo de lo que Mayr (1963) designa como la “población local” de una especie y otros autores como “población mendeliana”. Algunos autores han intentado introducir términos diferentes para designar al conjunto de individuos de una especie, que intercambian material genético y están distribuidos entre

ciertos límites. Gilmour y Gregor (1939) y otros, han empleado el término *deme*, pero el mismo no ha tenido amplia aceptación. En este libro utilizaremos el término “población” para designar el conjunto de individuos de una misma especie que actúan como una unidad reproductiva, en el sentido que intercambian material genético con relativa frecuencia y que suelen estar distribuidos en un área continua. Esta definición es restrictiva. Incluye obviamente sólo a especies con sexos separados y corresponde esencialmente al concepto de “población mendeliana” de algunos autores. De hecho, las poblaciones existen en escalas espaciales múltiples “locales y regionales” y son concebidas a través de la dinámica de procesos como los de dispersión, natalidad y mortalidad (Schaefer 2006).

Escoger los eventos que atinentes a una población y no de la especie o del individuo, como “unidad evolutiva” no es arbitraria. En organismos sexuados la variación genética individual, la incorporación de un nuevo mutante, es un fenómeno que, salvo situaciones excepcionales, es poco significativo en relación al conjunto de genes de la población. En el otro extremo, la especie, suele ser una entidad taxonómica de cierta heterogeneidad; a veces de amplia distribución geográfica, heterogeneidad espacio-temporal y con numerosas poblaciones sometidas a presiones selectivas diferentes. Sin embargo no debemos olvidar que *la selección natural actúa sobre cada individuo* y los cambios evolutivos de las poblaciones se reflejan en las especies. Existe una relación de continuidad que va desde el individuo hasta la especie, pero es en las poblaciones locales que se pueden entender mejor ciertos procesos. La sumatoria de las variabilidades individuales y el intercambio genético, más intenso dentro de las poblaciones que entre distintas poblaciones, permite el surgimiento de nuevas y variadas combinaciones genéticas que son sometidas a pruebas por la selección natural.

3.2. Genotipo y fenotipo

Parte de la variabilidad observada entre organismos de una misma especie es el resultado de las diferencias exis-

tentes entre sus contenidos genéticos. Sin embargo, diferencias morfológicas y fisiológicas en organismos de composición genética similar han sido demostradas en experimentos de *inbreeding* o intracruzamientos. Además, los organismos cambian con la edad, las distintas épocas del año, con alteraciones de los procesos metabólicos u otras condiciones como la metamorfosis, el dimorfismo sexual, formas de resistencia, formas libres y sésiles y otras variaciones de forma, función o tamaño.

En síntesis una misma constitución genética puede expresarse en diferentes formas. Por otra parte no todas las modificaciones genéticas (mutaciones) se expresan o lo pueden hacer en grados distintos. Todo esto llevó a Johannsen en 1909 a crear los términos *genotipo* y *fenotipo* (Fig. 3.1).

El *genotipo* es la totalidad de genes existentes en un organismo recibida de sus progenitores más las nuevas mutaciones que puedan haber ocurrido. El *fenotipo* es la sumatoria de todas las características expresable de ese organismo, independientemente de su base genética. De este modo, diferentes fenotipos pueden ser definidos por un mismo genotipo bajo distintas condiciones ambientales o en distintos períodos de la vida de un organismo. Asimismo, fenotipos similares pueden ser definidos por genotipos diferentes.

La variación fenotípica, o variación total de un organismo (V) puede ser representada por una simple ecuación en la que la variación genética (Vg) y la variación debida a efectos del ambiente (Va) son sus elementos.

$$Vt = Vg + Va$$

Una compleja secuencia de eventos ocurre entre el mensaje emitido por el genotipo y su expresión. La acción del genotipo está condicionada por el medio que lo rodea. Esta acción ha sido llamada *norma de reacción*.

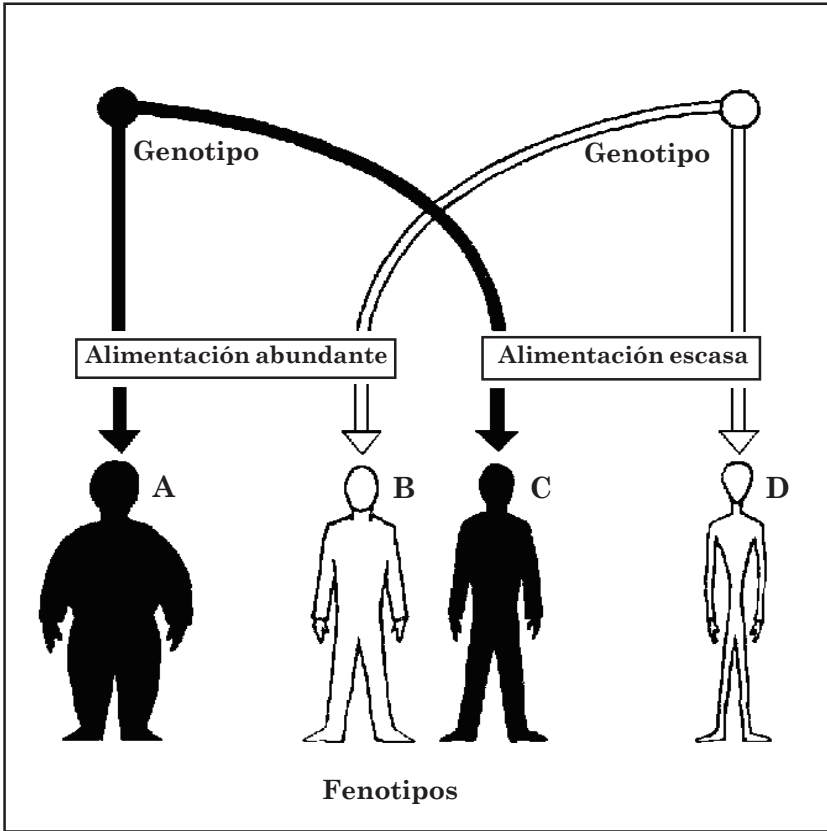


Figura. 3.1. La constitución física general de los organismos está determinada por la interacción entre el genotipo y el ambiente. Distintos genotipos pueden expresarse en fenotipos similares (B y C) o diferentes (A y D).

3.3. El origen de la variabilidad genética.

La variabilidad genética de una población en un momento dado estará definida por: 1) Mutaciones; 2) Recombinación, y 3) Flujo de genes procedentes de otras poblaciones. Sin embargo, el origen último de toda esta variabilidad está en las mutaciones. Definimos mutación como cualquier cambio heredable, o utilizando la terminología de Lerner (1968), como un cambio registrado en el mensaje genético de una generación a la siguiente. Esta amplia consideración del tér-

mino determina que contemplemos, bajo el mismo nombre, fenómenos de distinta naturaleza, así podemos considerar tres tipos básicos de mutación:

- 1) Mutaciones puntuales
- 2) Cambios intra e inter cromosómicos
- 3) Cambios en el número de cromosomas

3.3.1. Mutaciones

La sustitución, adición o eliminación de uno o más pares de bases (nucleótidos) del ADN del cromosoma puede ser determinante de la existencia de dos o más alelos en un sitio (*locus*) genético. Si la sustitución del nucleótido no afecta la expresión de un gene, la mutación es conocida como una *sustitución sinónima* y si la afecta, es denominada, *mutación no sinónima*. Los grandes avances en el conocimiento del ADN mediante la tecnología molecular han señalado que pueden ocurrir cambios (adiciones, duplicaciones, inversiones y deficiencias) en la secuencia de bases de un gene que no necesariamente producen algún efecto estructural. Estas mutaciones son responsables de buena parte de la variabilidad genética analizada en muchos organismos.

Un caso especial e importante en la definición amplia de mutación está dado por los *genes móviles*, segmentos de ADN que pueden moverse de un lugar a otro en un cromosoma o saltar a uno diferente. Su existencia fue sugerida por Barbara McClintock (1956), premio Nóbel (1983) para explicar las variaciones de colores (fenotipos) de los granos de maiz, las cuales, desafiaban las proporciones mendelianas basadas en dicha época por la segregación de los cromosomas en la meiosis y la recombinación. Actualmente con los avances en genética molecular se ha observado que es un fenómeno universal observado en la diversidad de organismos y que tiene consecuencias evolutivas importantes por producir mutaciones y aumentar o disminuir la cantidad de ADN en el genoma.

La sustitución, adición o eliminación de uno o más pares de bases del ADN del cromosoma puede ser determinante de la existencia de dos o más alelos en un sitio (*locus*) genético. Estas mutaciones son responsables de buena parte de la variabilidad genética analizada en muchos organismos.

3.3.2. Aberraciones cromosómicas

Los cambios intra e ínter cromosómicos son generalmente conocidos como “aberraciones cromosómicas”. Estos cambios son de diverso tipo y su significado evolutivo es variable. En general podemos considerar cuatro tipos de aberraciones:

- a) Deficiencias
- b) Duplicaciones
- c) Inversiones
- d) *Translocaciones*

Las *deficiencias* (Fig.3.2) consisten en la pérdida de un fragmento de cromosoma. En general, el efecto de las deficiencias es dramático y en la mayoría de los casos letal para el gameto portador de la deficiencia o para el cigoto. Este efecto es obvio, ya que la inexistencia de productos esenciales, por la carencia del material genético precursor, determina serias alteraciones fisiológicas, bioquímicas o morfológicas. Sin embargo, McClintock, en 1938, logró obtener variantes morfológicas del maíz, determinados por pequeñas deficiencias, que eran viables. A veces la deficiencia alcanza al centrómero. En estos casos, el cromosoma en su totalidad puede perderse durante la división celular.

La *duplicación* de un sector de cromosoma es, potencialmente, de gran interés evolutivo (Fig. 3.3). En efecto, al duplicarse un segmento, los genes involucrados pueden sufrir mutaciones puntuales que no afectan básicamente funciones esenciales del organismo. En una primera etapa existirá una “dosis doble”; eventualmente la mutación de uno de los sitios genéticos duplicados abrirá una nueva posibilidad evolutiva.

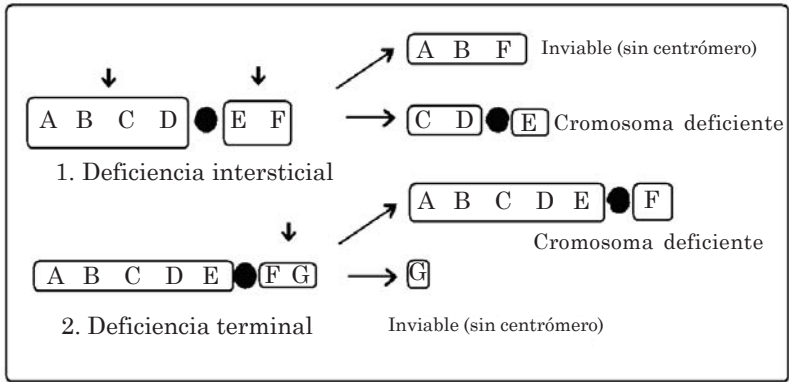


Figura 3.2. Las deficiencias consisten en la pérdida de material genético. Los segmentos carentes de centrómero suelen perderse y si la cantidad de material genético es elevada los efectos son deletéreos o letales. Las deficiencias pueden ser intersticiales (1) o terminales (2); estas últimas son poco frecuentes.

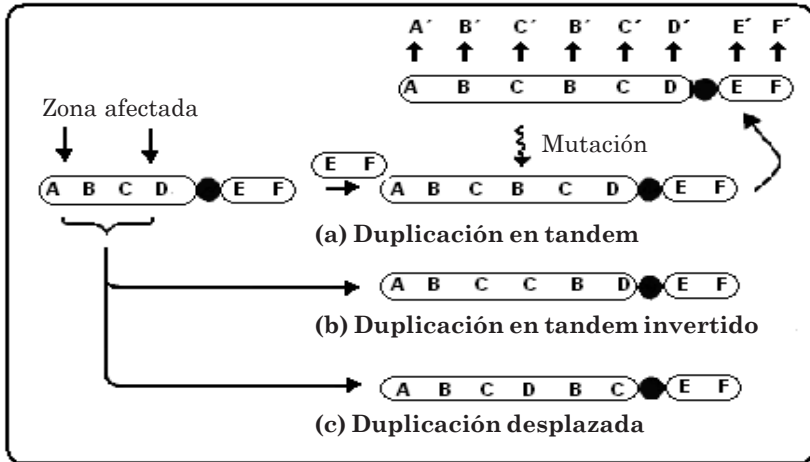


Figura 3.3. Las duplicaciones, incremento en la cantidad de material genético, pueden ser de distinto tipo. Desde el punto de vista evolutivo son importantes ya que una mutación en el sector duplicado (B - b) no afectaría la viabilidad del organismo, puesto que los productos del gene B (B') están presentes y nuevos productos (b') son elaborados.

Las duplicaciones han sido reconocidas ópticamente en los largos cromosomas politénicos de *Drosophila*, en los que una duplicación, denominada “Bar” ha sido estudiada en detalle. La existencia de distintas formas de hemoglobina ha sido explicada también a través de duplicaciones. La *hemoglobina A*, la más frecuente, es un tetrámero constituido por cuatro cadenas de polipéptidos (dos cadenas *alfa* y dos cadenas *beta*). La *hemoglobina A2* presenta las cadenas beta sustituidas por cadenas *delta*. Ahora bien, se ha descubierto que los genes responsables en última instancia por la síntesis de las cadenas *beta* y *delta* están íntimamente asociadas en el mismo cromosoma y se postula que se trata de sitios genéticos duplicados en los que *delta* se diferenció de *beta* por una mutación. Con cierta frecuencia, nuevos genes pueden originarse de los preexistentes dando origen a *familias de genes* con variaciones funcionales, pero relacionadas entre ellas por tener un ancestro común.

Hansche (1975), ha señalado que las duplicaciones deben constituir elementos importantes en la evolución de los procesos bioquímicos. Además, ofrece evidencia de la frecuencia de este proceso en *Saccharomyces cerevisiae*.

Las *inversiones* consisten en la alteración de la secuencia de los genes en un cromosoma (Fig. 3.4). Las inversiones son denominadas *pericéntricas* cuando el centrómero queda incluido en el sector invertido y por lo tanto, existe una modificación en la morfología del cromosoma. Cuando la inversión excluye al centrómero se le denomina *paracéntrica* y en este caso la forma del cromosoma no es fuertemente afectada. Uno de los efectos interesantes de las inversiones es su interferencia con el apareo normal de los homólogos en la meiosis y por consiguiente una supresión del entrecruzamiento (*crossing-over*) en la región afectada por la inversión.

Desde el punto de vista evolutivo las inversiones son importantes por:

1) La alteración de la secuencia de los genes genera cambios en el funcionamiento o expresión; y

- 2) La supresión del entrecruzamiento determina que varios genes contiguos se hereden “en bloque”, constituyendo un supergene, donde sus elementos permanecen asociados y coadaptados.

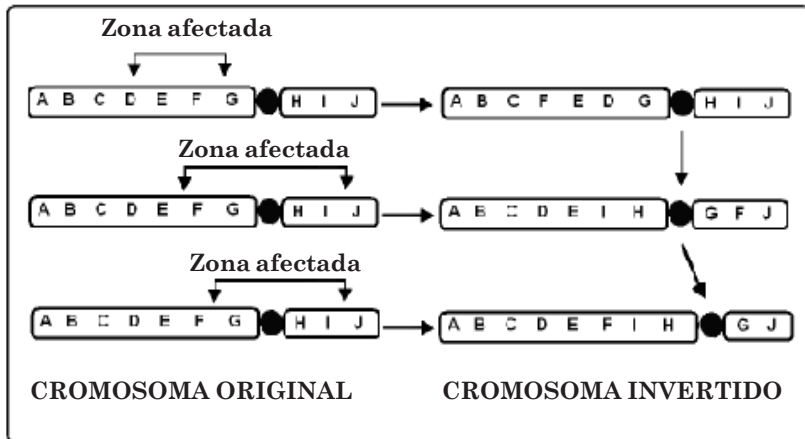


Figura 3.4. Inversiones. Las flechas verticales señalan los puntos de ruptura de los cromosomas. 1) Inversión Paracéntrica (el centrómero no queda incluido en la inversión); 2) Inversión Pericéntrica Simétrica. No ocurre cambio en la morfología del cromosoma; 3) Inversión Pericéntrica Asimétrica, La morfología del cromosoma es afectada por desplazamiento del centrómero.

Las inversiones son frecuentes en muchos organismos. En el género *Drosophila* han sido ampliamente estudiadas y su reconocimiento morfológico en los cromosomas politénicos ha permitido el trazar filogenias y reconstruir la historia evolutiva de una determinada inversión.

Las *translocaciones* consisten en el intercambio de material genético entre dos o más cromosomas (Fig. 3.5). Las translocaciones determinan complicaciones en el apareo de los cromosomas involucrados y se forman curiosas figuras como los “cromosomas en anillo”. Durante la separación, en la primera división meiótica, pueden presentarse tres tipos de distribución (ver Fig. 3.5). Dos de ellas (1) y (2) resultarán en gametos portadores de duplicaciones, pero deficientes para otros sectores del cromosoma. Estos gametos no son funcionales Tan

sólo la distribución (3) da lugar a gametos funcionales, lo cual se traduce en una considerable reducción en la fertilidad que puede ser manipulada en programas de control genético de algunas plagas.

En algunas plantas han surgido mecanismos que garantizan una mayor frecuencia de la *disyunción alterna* y en consecuencia se reduce la proporción de gametos inviables. Los estudios realizados en plantas de los géneros *Datura* y *Oenothera* han arrojado interesantes datos sobre la importancia evolutiva de las translocaciones. El hecho de que los cromosomas translocados pierdan su independencia (la configuración en anillo concluye con la herencia, como un solo grupo, de los cromosomas translocados) produce profundas modificaciones genotípicas.

Esta herencia en bloque reduce en número de “*grupos de ligamiento*”, pese a que los cromosomas conservan su individualidad morfológica. En *Oenothera lamarckiana* este proceso llega al extremo de que los siete cromosomas haploides se encuentran asociados en un solo grupo de ligamiento y reciben el nombre de “*Complejos Renner*”. El individuo diploide tiene en consecuencia dos “*complejos*” denominados *gaudens* y *velans*. Cada complejo acumulará, en forma independiente, las nuevas mutaciones.

3.3.3. *Cambios en el número de cromosomas*

El número y la forma de los cromosomas suele ser constante en una determinada especie. Esta relativa constancia ha sido utilizada por los citotaxónomos para establecer filogenias, grados de similitud y diferenciar *especies crípticas*. Algunas especies presentan variaciones en el número de cromosomas. Por ejemplo, *Sorex araneus*, un pequeño insectívoro europeo, muestra un curioso polimorfismo cromosómico. Los machos poseen entre 22 y 27 cromosomas; las hembras presentan entre 22 y 25. Sin embargo, en todos los casos el número de “*brazos cromosómicos*” es siempre 36. En este tipo de variación no existe, aparentemente ganancia o pérdida de material cromosómico, tan sólo diferentes formas de organización.

Existen otros cambios en el número de cromosomas que sí involucran adición o resta de material cromosómico. Cuando esta variación no concluye en un cambio numérico múltiple del complemento cromosómico original, se le designa como *Aneuploidía*. Dos tipos básicos de aberración son incluidos bajo este término: las *trisomías* ($2n + 1$) y las *monosomías* ($2n - 1$).

En el primer caso ha ocurrido un proceso de duplicación cromosómica que culmina con la presencia de tres homólogos en lugar de dos. Uno de los ejemplos mejor conocidos es la Trisomía-21 en la especie humana. En efecto la presencia de un cromosoma 21 adicional determina el síndrome de Langdon-Down o idiotez mongoloide, aunque éste síndrome, o parte del mismo, puede tener también origen en errores durante la formación del feto (Down-mosaico) o por adherencia de parte del cromosoma 21. Este síndrome se caracteriza por retardo mental asociado a serios problemas metabólicos, retardo en la tasa de crecimiento y, aparentemente, alta susceptibilidad a varias enfermedades, entre ellas la leucemia. Este tipo de trisomía ocurre en uno de cada 650 nacimientos y aparentemente existe cierta relación entre la edad de los progenitores, en especial de la madre y la frecuencia de la trisomía. En efecto, algunos estudios señalan que el mongolismo es 100 veces más frecuente en hijos de madres mayores de 45 años, que en aquellos cuyas madres los han gestado cuando su edad estaba comprendida entre los 16 y los 28 años (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Frecuencia de la Trisomía 21 en relación a la edad de la madre.

Edad	% hijos con síndrome de Down
16-29	0,04
30-34	0,11
35-39	0,33
40-44	1,25
45 o más	3,15

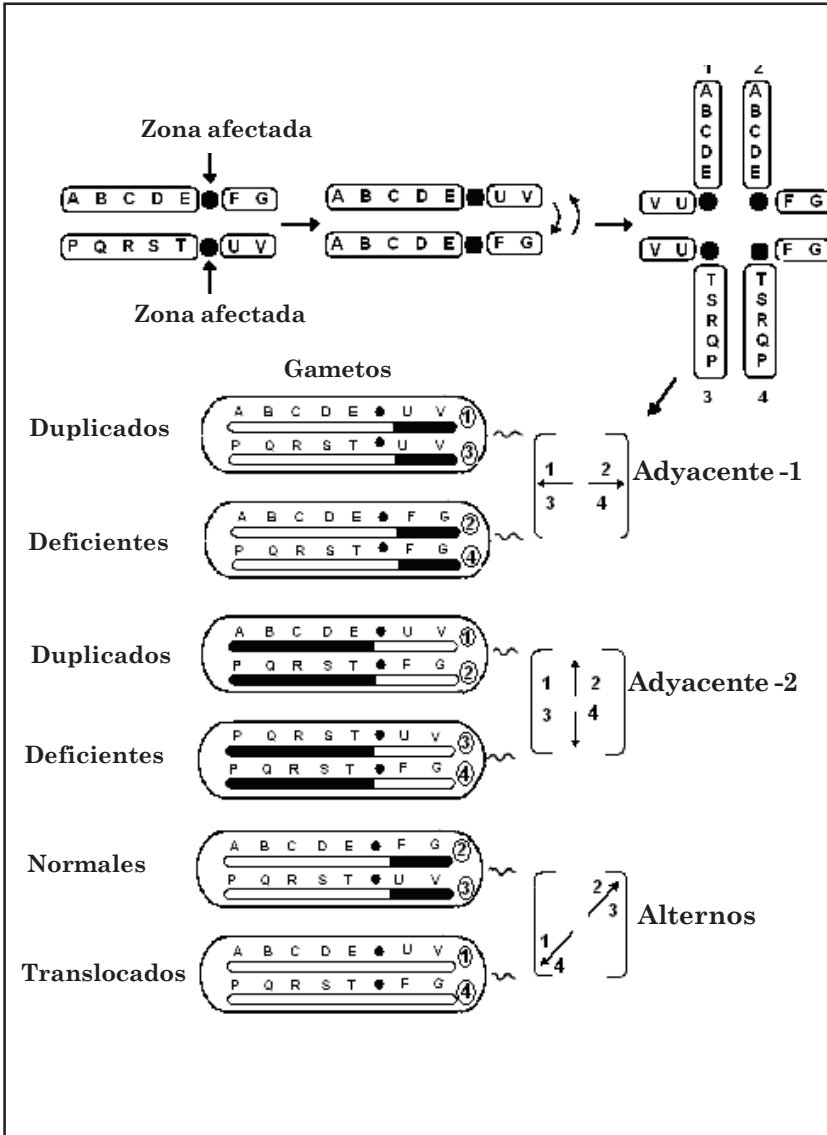


Figura 3.5. Las translocaciones constituyen intercambio de material genético entre cromosomas no homólogos. El apareamiento determina figuras ópticas interesantes debido a que sólo entran en contacto los sectores homólogos. En la anafase puede haber tres tipos de ordenamiento que dan lugar a gametos con duplicaciones y deficiencias (Adyacente) y a gametos normales o translocados viables (alternos).

La explicación más plausible para las trisomías es la no disyunción de los cromosomas y este proceso puede ser adjudicado a envejecimiento de las células. Sin embargo, algunos autores han señalado otras posibilidades al observar cierto ciclo en la aparición de estas anomalías. Así, la posibilidad de que un virus esté involucrado ha sido asumida por algunos investigadores. En especies del género *Datura* hay 12 cromosomas y, por consiguiente, 12 tipos distintos de posibles trisomías. Cada una de ellas ha sido encontrada en la naturaleza y es responsable por fenotipos reconocibles. En ningún caso la trisomía es transmitida de una generación a otra a través del polen, y apenas un 20 por ciento de los trisómicos pasan a través de los óvulos. La importancia evolutiva de esta variación cromosómica es aún oscura.

La pérdida de un cromosoma o *monosomía*, al igual que las deficiencias, suelen tener efectos profundos y en la mayoría de los casos son letales. En realidad, las excepciones corresponden a cromosomas muy pequeños que supuestamente son portadores de escasa cantidad de material genético. Uno de los ejemplos mejor estudiados es la monosomía del cromosoma IV en especies de *Drosophila*.

La aneuploidia en los cromosomas sexuales constituye un capítulo muy especial. En *Drosophila* los individuos XO suelen ser viables, pero estériles. En seres humanos se conoce una extensa gama de aneuploidías en los cromosomas sexuales que se expresan en diversos síndromes. Son bien conocidos el Síndrome de Turner (XO) así como las duplicaciones como el Síndrome de Klinefelter (XXY). También se han realizado estudios sobre el comportamiento, supuestamente agresivo, de individuos con duplicación del cromosoma Y (XYY).

El término *euploidía* es empleado para agrupar aquellos cambios numéricos que resultan en múltiplos del complemento cromosómico haploide o número básico de la especie. La *poliploidía* es un fenómeno común y de gran importancia evolutiva en las plantas, siendo poco frecuente en los animales (Mayr, 1963). En general es posible considerar dos tipos de poliploidía:

1) Autopoliploidía

2) Alopolidiploidía

La *autopoliploidía* consiste en una duplicación de genomas similares. Este proceso puede ocurrir por duplicación del número de cromosomas en el individuo diploide, o por la unión de gametos no reducidos. La autopoliploidía no es frecuente en la naturaleza pese a que este proceso es ampliamente empleado en la manipulación genética de plantas económicamente importantes.

Por el contrario, la *alopoliploidía* es bastante frecuente y se considera que un elevado número de plantas superiores actuales han surgido a través de la unión de genomas diferentes y su posterior duplicación. En la alopolidiploidía los genomas proceden de especies diferentes; los alopolidiploides suelen surgir de la hibridación accidental entre plantas más o menos relacionadas genéticamente. El híbrido es total o parcialmente estéril debido a que no hay apareamiento entre los dos juegos de cromosomas diferentes; sin embargo, si éstos se duplican, entonces cada cromosoma tendrá su homólogo y la fertilidad queda restablecida.

La poliploidía es mucho más frecuente en plantas que en animales. Cuando aparece una mutación poliploide su frecuencia en la población será muy baja, y por lo tanto, en caso de haber panmixia, la probabilidad de cruce con otro organismo poliploide será muy baja en relación a la probabilidad de cruce con un individuo de ploidía normal. Esto indica que la mayor parte de los cruces de ese organismo resultarán en individuos estériles. Este problema se puede solucionar si existe una frecuencia significativa de endocruces, es decir de cruces del organismo consigo mismo. Por eso la poliploidía es más frecuente en grupos de plantas con endocruzamiento. Las condiciones de endocruzamiento, así como de una posible superioridad competitiva del poliploide, necesarias para el establecimiento de poliploides han sido estudiadas por Rodríguez (1996a, 1996b).

La importancia evolutiva del incremento del material genético es evidente. Este proceso es reversible en algunos casos, pero el significado evolutivo de la reducción (tetraploide a diploide, por ejemplo) está aún por ser investigado (De Wet, 1971).

La frecuencia con la cual ocurre un cambio genético, es decir, la *mutabilidad*, suele ser muy variable. En el caso de las mutaciones puntuales parecen existir sitios genéticos muy estables (baja tasa de mutación) y otros en los que estos cambios ocurren con mayor frecuencia. Se ha postulado que aquellos genes ubicados más cerca de la heterocromatina presentan una tasa de mutación más elevada. Por otra parte, los estimados de las tasas de mutación también varían de un organismo a otro. Sin embargo, son posibles ciertas generalizaciones. En muchos vertebrados la tasa de mutación es de 1/50.000 a 1/200.000 por gene y por individuo en cada generación. Las tasas de mutación en insectos parecen menores y aún lo son más (entre 100 y 1000 veces menores) en bacterias. Sin embargo, si es correcto el estimado del número de genes en un organismo (de menos de 1.000 a 30.000 genes), así como los estimados basados en los pares de bases de ADN (2,8 mil millones en el caso del hombre), podemos concluir que todo individuo en la población es portador de algún material genético diferente al de sus progenitores. El proyecto destinado a elaborar el mapa del genoma humano, aunque formalmente concluido en el año 2003, sigue arrojando resultados importantes sobre el número de genes, bases de ADN e interacciones. Todo un mundo de nuevas aplicaciones (Nature, 2006).

Menos estudiada es la frecuencia de la mayoría de las aberraciones cromosómicas que incorporan nuevas combinaciones y nuevo material genético, pero en síntesis es posible señalar (Mayr, 1963, 1970) que las mutaciones proveen una fuente continua y recurrente de variación genética.

3.4. Recombinación

Si bien las mutaciones constituyen la fuente original de la variabilidad genética, es el proceso de *recombinación* el que suministra la mayor parte de la variación existente en los

individuos de la población. La importancia evolutiva de la recombinación frente a las mutaciones es en cierta medida una función del número de propágulos y del tiempo generacional. En bacterias, capaces de dividirse cada 20 minutos, una nueva mutación podrá establecerse en la población en poco tiempo si tiene un alto valor selectivo; por el contrario, en organismos sexuados, de ciclo largo y reducida progenie, un nuevo mutante es sometido a prueba apenas una vez cada 10 o 20 años y en un número más reducido de individuos.

La recombinación “redistribuye” la variabilidad genética acumulada en los distintos genotipos de la población. A través de este proceso es posible generar una extraordinaria gama de genotipos diversos. Designando como n el número de genes segregantes y como a el número de alelos de cada gene, el número posible de genotipos diferentes estará dado por:

$$\frac{a(a+1)^n}{2}$$

La magnitud de la capacidad de generación de genotipos diferentes a través de la recombinación puede ilustrarse suponiendo una población con 10.000 genes con 2 alelos cada uno. Esta población podrá, hipotéticamente, por simple recombinación generar 310.000 genotipos diferentes. Supongamos ahora tan sólo dos individuos de sexo opuesto que difieran únicamente en 50 de sus 10.000 o más genes; si estos 50 genes sólo tienen 2 alelos cada uno, la prole de estos organismos podrá tener cualquiera de las 2^{50} combinaciones posibles. En síntesis, la probabilidad de que dos individuos de la misma especie o población tengan idéntica composición genética es extraordinariamente reducida.

La recombinación ilustra la importancia evolutiva de la sexualidad. En efecto, Stebbins (1960) ha señalado que sin reproducción sexual difícilmente hubiese ocurrido el proceso evolutivo complejo que caracteriza a la flora y a la fauna actual de nuestro planeta. De, igual modo ha sido sugerido que posiblemente las formas de reproducción asexual conocidas sean adaptaciones secundarias. En los vertebrados el

carácter secundario de la reproducción sexual ha sido demostrado por estudios como el de Cimino (1972), quien ha logrado trazar el origen de tres formas unisexuales diploides y dos triploides del género *Poeciliopsis* (Pisces, Poeciliidae).

Pero la recombinación y el sexo tienen desventajas. Por ejemplo, la recombinación destruye las combinaciones (asociaciones) entre los genes que son adaptativas para los individuos en cualquier generación. Por ejemplo, considere un cromosoma, dos loci bi-alélicos y que la asociación **AB** y **ab** sean combinaciones con éxito bajo una condición ambiental. Un genotipo **AaBb** por efecto de la recombinación producirá en sus gametos las asociaciones exitosas **AB**, **ab** pero también las menos exitosas **Ab**, **aB**.

Otra desventaja es el *costo del sexo* que tiene dos aspectos: el costo de hallar pareja y aparearse y el costo de tener machos. Suponga dos genotipos de hembras igualmente fecundas pero una tiene reproducción sexual y la otra es asexual. En la hembra que tiene reproducción asexual toda su progenie son hembras mientras que en las especies sexuales, la mitad de la progenie son hembras y la otra mitad son machos.

Considerando las mismas condiciones ambientales, el incremento de un genotipo asexual es el doble al de un genotipo sexual y de esta forma, un alelo mutante asexual tendría una mayor probabilidad de fijarse que el sexual en una población. La explicación por el mantenimiento del sexo es descubrir, que ventajas adaptativas tiene, a corto plazo, que superen las desventajas (Maynard Smith, 1978).

3.5. Flujo genético

No sólo las mutaciones y la recombinación pueden traer nuevas combinaciones genéticas a la población. Organismos procedentes de otras poblaciones pueden constituir una importante fuente de nueva información genética. Desde el punto de vista poblacional, esta incorporación de material genético por inmigración, tiene efecto similar al de las mu-

taciones y la recombinación. Hemos señalado en capítulos anteriores que rara vez las especies se distribuyen en forma continua. En general, cada población local tiene cierto grado de aislamiento en relación a otras poblaciones locales. Sin embargo, no llegan a constituir sistemas cerrados en los que la información genética fluye exclusivamente dentro de la población. Tanto las plantas como los animales poseen mecanismos eficientes de dispersión y cuando la motilidad del individuo está limitada, sus gametos, como en el caso de muchas plantas, pueden ser trasladados a largas distancias.

La magnitud del flujo genético entre poblaciones depende de muchos factores y es, sin duda, un factor crucial en los procesos de especiación geográfica con su distribución espacio temporal y la dispersión de sus individuos, procesos que han permitido analizar el efecto del flujo de genes. Por ejemplo, en el movimiento de individuos entre una población continental y una pequeña población de una isla, el impacto genético de la migración será mayor para la población insular, que para la población continental. El estudio en una muestra de la población afro-americana de Baltimore con marcadores sanuíneos (Rh, ABO y PTC) y bajo la consideración del modelo simple de una vía, concluyó que es el producto de una mezcla genética de un 30% de aporte caucásico y un 70% de sus ancestros africanos (Glass y Li, 1953). En Venezuela, el estudio realizado en la población de Panaquire, estado Miranda reveló que el componente africano es el mayor (59%), seguido por amerindio (26%) y el europeo (15%). (Castro de Guerra y *col.*, 1996). Modelos más realistas y complejos consideran que en la dispersión de los individuos aumenta la probabilidad que el flujo génico sea mayor con individuos de poblaciones vecinas que con las distantes (modelo por pasos y de aislamiento por distancia). Un flujo genético intenso entre dos poblaciones conservará una gran cantidad de información genética común y evitará, de algún modo, el proceso de diferenciación entre esas poblaciones.

El flujo genético no está limitado a poblaciones de una misma especie. Pese a que la mayoría de los híbridos interespecíficos suelen ser estériles, ocasionalmente producen

prole fértil. Igualmente, como fue señalado antes, la poliploidía puede restablecer la fertilidad.

Los híbridos fértiles pueden a su vez cruzarse con individuos pertenecientes a alguna de las especies progenitoras y a través de una cadena de retrocruzamientos será posible la incorporación de material genético de una especie en otra. Este proceso ha recibido el nombre de *introgresión* y parece ser frecuente en las plantas. Anderson, en 1949, estudió en detalle este proceso en varias especies, en particular *Tradescantia caniculata* y *T. subaspera*, cuyo hábitat se superpone. En las áreas de confluencia las especies hibridan, pero los híbridos aparentemente no pueden competir con éxito fuera de esa zona de superposición y simplemente se cruzan con una y otra especie de tal suerte que cada especie puede incorporar material genético de la otra. Papa (2005) hace una síntesis de la información reciente sobre la introgresión entre plantas cultivadas y no cultivadas señalando numerosos ejemplos de flujo genético en ambas direcciones.

Recientemente se ha encontrado (National Geographic News, 2009) un híbrido, confirmado mediante el análisis del DNA, entre oso polar y oso pardo (grizzly) y se especula sobre el efecto del cambio climático sobre el incremento en el contacto entre las poblaciones de estas dos especies. Sin embargo, en los animales, la introgresión (al igual que la hibridación) parece ser menos frecuente. Es necesario señalar que la mayoría de los casos conocidos corresponden a situaciones en las que ha ocurrido una alteración del medio (hibridación entre *Colias philodice* y *C. eurytheme*, Hovanitz, 1948) o bien entre especies cuya diferenciación es posiblemente un evento reciente y por consiguiente conservan gran similitud genética. En todo caso, la existencia de evidencias contradictorias en muchos de los procesos de hibridación estudiados (Jones, 1973) conservan aún poco claro la importancia de los mismos como mecanismo evolutivo en los animales.

Bibliografía Básica

- Castro de Guerra, D., H. Arvelo, A. Rodríguez Larralde y F. M. Salzano. 1996. Genetic Study in Panaquire, a Venezuelan population. *Human Heredity*, 46:323-328.
- Cimino, M. C. 1972. Egg production, Poliploidization and Evolution in Diploid All-female Fish of the genus *Poeciliopsis*. *Evolution*, 26: 294-306.
- De Wet, J. M. 1971. Reversible Tetraploidy as an evolutionary mechanism. *Evolution*, 25: 545-548.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, N. York.
- Dobzhansky, T., Ayala, F., Ledyard Stebbins, C. y J. W. Valentine. 1977. *Evolution*. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Glass, B y C. C. Li. 1953. The dynamics of racial admixture-an analysis based on the American Negro. *American Journal of Human Genetics*, 5: 1.20.
- Jones, J. M. 1973. Effects of thirty years hibridization on the toads *Bufo americanus* and *B. woodhousei fowleri* at Bloomington, Indiana. *Evolution*, 27: 435-448.
- Lerner, L. M. 1968. *Heredity, Evolution and Society*. W. H. Freeman, San Francisco.
- McClintock, B. 1956. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symposium*, 21: 197-216.
- Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Mettler, L. E. y T. G. Gregg. 1969. *Population Genetics and Evolution*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. Jersey. 1969.
- National Geographic, 2009. Polar Bear-Grizzly Hybrid Discovered <http://newsnationalgeographic.com/news/index/html>
- Nature, 2006. www.nature.com/nature/supplements/collections/human-genome/index.html

- Papa, R. 2005. Gene flow and introgression between domesticated and their wild relatives. www.fao.or/biotech/docs/papa/pdf.
- Rodríguez, D. J. 1996a. A model for the establishment of polyploidy in plants. *The American Naturalist*, 147: 33-46.
- Rodríguez, D. J. 1996b. A model for the establishment of polyploidy in plants: Viable but infertile hybrids, iteroparity, and demographic stochasticity. *Journal of Theoretical Biology*, 180: 189-196.
- Schaefer, J. A. 2006. Towards maturation of the population concept. *Oikos*, 112: 236-240
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press.
- Stebbins, G. L. 1971. Variation and Evolution in Plants: Progress during the last twenty years. In: *Essays in Evolution and Genetics in Honor to T. Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, N. York.

Capítulo 4

Crecimiento e interacción poblacional

“El reemplazo del pensamiento tipológico por el pensamiento poblacional es posiblemente la mayor revolución conceptual de la Biología. Muchos de los conceptos básicos de la teoría sintética, como los de selección natural y población, carecen de sentido para el tipólogo”. E. Mayr, (1963)

Los fenómenos micro evolutivos, aquellos que involucran pequeños cambios en la composición genética de las poblaciones y que eventualmente pueden culminar en la formación de nuevas especies, han sido englobados bajo el término *genecología*. Con esto se ha querido colocar en relieve la importancia de los fenómenos ecológicos en el proceso evolutivo. Genotipos definen fenotipos expresados en función del medio; el ambiente actúa sobre estos fenotipos y define el futuro reproductivo de los mismos.

Posiblemente en la actualidad es obvio para la mayoría de los biólogos que el fenotipo constituye un producto de la interacción del genotipo y el ambiente; en consecuencia, ambos componentes deben ser valorados en su justa medida. Sin embargo, aún persisten, en particular en las ciencias sociales, posiciones “ambientalistas” y “geneticistas” a ultranza, así como el lamarkismo está profundamente arraigado en el pensamiento de muchas personas. Dobzhansky (1962) ilustra esta situación a través del estudio realizado por Pastore (1949), quien comparó opiniones de 24 intelectuales. Los mismos fueron interrogados sobre si consideraban más importante el medio o la herencia. El resultado mostró 12 respuestas favorables a cada posición. Pero lo más curioso es que los intelectuales habían sido seleccionados bajo el criterio de “liberales” y “conservadores”, resultando que 11 de los 12 liberales consideraron más importante al medio e igual número de conservadores opinaron que la herencia era lo más importante. Sesenta años después es bien probable que

se preserven estas proporciones a pesar que en el estado actual del conocimiento no hay forma de inclinar la balanza hacia una u otra posición. En el proceso evolutivo tanto el medio como la herencia son importantes.

A esta dicotomía conceptual no escaparon los biólogos. La bien conocida situación en las Ciencias Biológicas en la antigua Unión Soviética bajo la égida de Lysenko, es un ejemplo de la prevalencia dogmática de un tipo de ambientalismo a ultranza protegido por una filosofía neolamarckiana y la ideología dominante en el país. Las teorías racistas pseudo biológicas sostenidas por intelectuales prusianos y anglosajones en a primera mitad del Siglo XX, son un ejemplo de un geneticismo tan radical y dogmático como socialmente deleznable.

Orians en 1962 ha señalado, al igual que otros autores, con relación a la Ecología, que un enfoque puramente funcional de la misma, limitada a la recolección e interpretación físico-química, energética o espacial podrá ser útil para la obtención inmediata de conocimientos, pero poco podría contribuir al descubrimiento de factores causales. El simple señalamiento de que un organismo se encuentra en un sitio determinado debido a que la concentración de oxígeno en ese punto es óptima, no explica, apenas describe, la persistencia de ese organismo. Tanto la Ecología como la Evolución, como ciencias, requieren bases teóricas. En el estado actual de nuestros conocimientos, el separar la una de la otra, cuando se aspira a explicar el “por qué” de los fenómenos naturales parece poco adecuado.

Darwin comprendió la importancia evolutiva del crecimiento numérico de las poblaciones. Conocedor de la obra de Malthus, logró asociarla a sus observaciones de la naturaleza y esto le permitió colocar las bases de la Teoría de la Selección Natural: “... *como más individuos son producidos de los que pueden sobrevivir, debe ocurrir en cada caso lucha por la existencia...*” Los principios generales del crecimiento poblacional no habían sido desarrollados en la época de Darwin; la teoría

de la genética de poblaciones sólo surgiría cincuenta años después. Sin embargo, Darwin intuía la importancia de ambas.

4.1. Crecimiento poblacional

El crecimiento numérico de una población depende básicamente de las *tasas de natalidad y mortalidad*. Cuando el valor de las mismas es igual, no existe incremento numérico de la población. Esta es la situación existente en la mayoría de las poblaciones cuando son observadas a lo largo de lapsos prolongados (Fig. 4.1), en los que el número de individuos se mantiene más o menos constante en torno a cierto valor. La tasa de natalidad se expresa como el número de individuos nacidos *per capita* y por unidad de tiempo. Si N_n es el número de individuos nacidos por unidad de tiempo en una población de tamaño N_t , entonces la tasa *per capita* de natalidad es:

$$b = \frac{N_n}{N_t}$$

en consecuencia, la tasa de natalidad es siempre positiva.

El término mortalidad se aplica a la pérdida de individuos en la población y la tasa de mortalidad se refiere, en consecuencia, a la pérdida de individuos por unidad de tiempo. Si N_m es el número de individuos que mueren por unidad de tiempo en una población de tamaño N_t , entonces la tasa *per capita* de mortalidad será:

$$d = \frac{N_m}{N_t}$$

Dado que la mortalidad suele ser una función de la edad de los organismos, la misma suele expresarse como sobrevivencia específica de la edad. El conocimiento de las tasas de natalidad y mortalidad permite construir *tablas de vida* siempre que podamos obtener información sobre: 1) el número

de individuos que sobreviven a una edad x (l_x), y 2) el número de individuos generados por cada hembra de dicha edad (m_x).

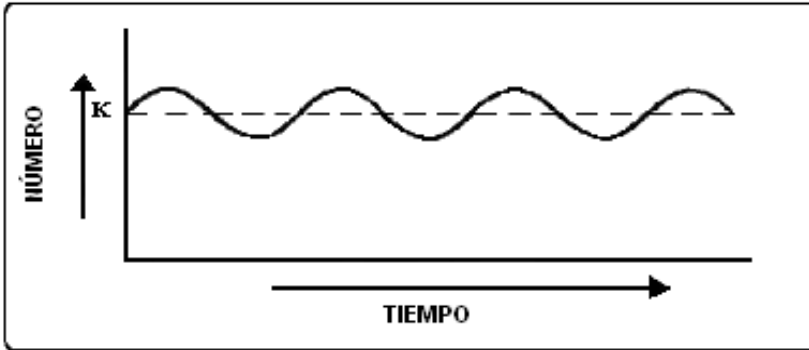


Figura 4.1. El análisis de poblaciones naturales, sobre largos períodos, muestra que las mismas mantienen cierta constancia en sus números. El tamaño de la población oscila en torno a un valor de equilibrio (K).

Al multiplicar l_x por m_x obtendremos el producto $l_x m_x$. Al sumar los productos de este tipo correspondientes a todas las edades se obtiene la *tasa neta de reemplazo*, denominada R_0 (Tabla 4.1), y que se define como el número de hembras producido por cada hembra en una generación una vez corregidos los datos para las proporciones sexuales.

En la Tabla 4.1 hemos supuesto un organismo en el que 50 por ciento de las hembras sobrevive hasta la primera edad reproductiva, el 25 por ciento hasta la segunda y sólo el 10 por ciento hasta la tercera y última. En cada edad reproductiva las hembras sobrevivientes dan lugar a 5 nuevas hembras cada una, que representan la contribución (2,5, 1,25 y 0,5, respectivamente) en cada edad. La sumatoria, 4,25 señala que cada hembra de esta generación será sustituida por 4,25 hembras en la siguiente.

Tabla 4.1. Tabla de vida simplificada para un organismo que vive tres años como máximo y tiene tres edades reproductivas

Edad	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	1.0	0	0
1	0,5	5	2,50
2	0,25	5	1,25
3	0,10	5	0,50
4	0	0	0
<hr/>			
$R_0 = 4,25$			

Cuando el valor de R_0 es igual a 1, no hay crecimiento de la población y cuando es menor que 1 la población decrecerá de una generación a otra. El valor de R_0 puede ser representado como:

$$R_0 = \sum_0^w l_x m_x ,$$

siendo w la última edad reproductiva, en nuestro caso 3.

La tabla de vida nos permite además el cálculo de otro valor, denominado *tasa intrínseca de crecimiento* y representado por r . Este valor es la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad ($r = b-d$). El valor de r será sensible a un conjunto de factores. En ambientes apropiados este valor podrá ser mayor que en ambientes adversos, en los que la tasa de mortalidad es mayor y la de natalidad menor. El valor de r multiplicado por el número de individuos presentes en la población nos dará la tasa a la cual se modifica el número de los mismos por unidad de tiempo. El valor de r , al ser una función de las tasas de natalidad y mortalidad podrá ser positivo, negativo o cero; en este último caso, la población mantendrá un número constante de individuos entre uno y otro instante de tiempo.

Utilizando los mismos símbolos anteriores, el valor de r puede ser calculado a partir de:

$$\sum_0^w e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1 \quad ,$$

donde e es la base de los logaritmos naturales. De este modo, el valor de r podrá ser calculado por dos métodos; el primero, algo menos preciso, consiste en sustituir valores sobre r hasta satisfacer los términos de la ecuación. El segundo, o método de Lotka, consiste en el cálculo de r a través de la ecuación

$$\int_0^{\infty} l(x)m(x)e^{-rx} dx \quad ,$$

en la que los intervalos de edad se reducen a infinite-simales, y la mortalidad y la natalidad, $l(x)$ y $m(x)$ respectivamente, son funciones continuas de la edad. En general, el cálculo de r suele ser muy laborioso y en la actualidad todos los investigadores utilizan computadoras para efectuarlos.

Las tablas de vida no sólo permiten el cálculo de parámetros como los antes mencionados, sino que es posible extraer de ellas valiosa información biológica y evolutiva (Crovello y Hacker, 1971). La comparación de los valores de r en distintas poblaciones o bajo diferentes circunstancias, permite el análisis de distintas estrategias ecológicas y evolutivas.

Hasta ahora hemos considerado que los cambios en el tamaño poblacional no afectan las tasas *per capita* de natalidad y mortalidad. En otras palabras hemos supuesto que no existe densodependencia en dichas tasas, y por lo tanto las mismas son denso-independientes. Esta suposición es adecuada solamente cuando las densidades son lo suficientemente bajas como para que no se presenten fenómenos de limitación de los recursos, que serán considerados más tarde.

Así como la modalidad de crecimiento de una población puede ofrecernos información sobre importantes aspectos evolutivos de la misma, la modalidad de muerte, o *mortalidad específica de la edad* es también importante. Pearl y Miner en 1935, Slobodkin en 1962 y otros autores han representado esa mortalidad en forma de curvas. En principio podemos reconocer cuatro tipos básicos de curva (Fig. 4. 2). La curva A representa una población en la cual la mayoría de los individuos sobreviven hasta una edad relativamente avanzada y luego mueren casi sincrónicamente. Poblaciones en cultivos de laboratorio, donde la mortalidad por efectos ambientales es reducida al máximo, se ajustan bastante bien a este tipo de curva. Esta curva se aproxima a la existencia en las poblaciones humanas de los países desarrollados donde tras una pequeña mortalidad en las primeras edades, el riesgo de muerte se reduce y un elevado número de personas alcanzan la vejez. La curva B es propia de poblaciones en las que la probabilidad de muerte es la misma en cada edad. La curva C correspondería a una población en la cual en cada edad muere el mismo número de individuos. Finalmente la curva D describe a una población con elevada mortalidad en las primeras edades y una esperanza de vida elevada para los escasos sobrevivientes. Esta curva se ajusta a numerosos organismos en su ambiente natural.

La supervivencia no es sólo función del ambiente; la constitución genética del organismo es igualmente importante. En la Fig. 4.3 se representan las curvas de mortalidad correspondientes a dos líneas de intracruzamiento de *Aedes aegypti* (variabilidad genética reducida) y la correspondiente a los híbridos (variabilidad genética restablecida). Puede observarse cómo en el híbrido se reduce considerablemente la mortalidad en las primeras edades y la curva se aproxima al tipo A; por el contrario, en la cepa **NES-C**, en la que la variabilidad genética había sido reducida tras 79 generaciones de cruzamiento entre hermanos, la curva se aproxima al tipo D. La cepa **BWAMBA**, sometida a intracruzamiento por 5 generaciones, es intermedia entre ambas (Machado-Allison, C.E. 1971).

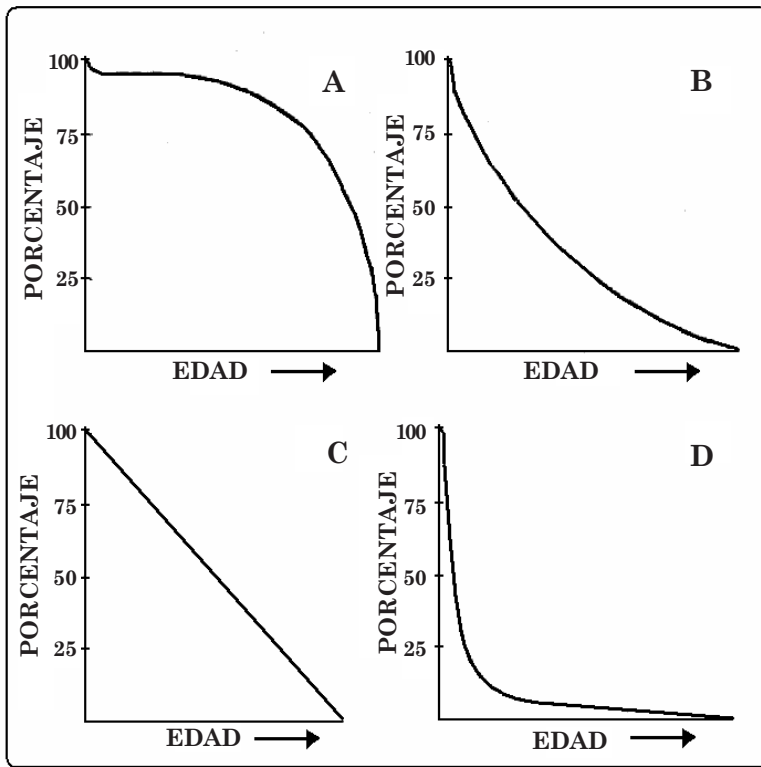


Figura 4.2. Curvas de mortalidad. A) La mayor parte vive hasta una edad relativamente avanzada y muere en forma casi simultanea; B) La probabilidad de muerte es constante en cada edad; C) El número de individuos que muere es el mismo en cada edad; y D) Una elevada mortalidad inicial caracteriza esta curva, pero lo escasos sobrevivientes tienen una esperanza de vida elevada.

Hemos señalado que la mayoría de las poblaciones naturales se caracteriza por mantener más o menos constante el número de individuos a lo largo del tiempo. En consecuencia, las tasas de natalidad y mortalidad se encuentran balanceadas. Cuando la tasa de natalidad excede a la de mortalidad, el valor de r será superior a cero y habrá incremento en la población. Si este valor de r es constante y positivo, el incremento numérico será exponencial. Este tipo de crecimiento puede ser ilustrado a través del siguiente ejemplo. Supongamos una población en la cual en la generación 1 hay

50 hembras y cada una da lugar a 4 nuevas hembras. En la siguiente generación el número de hembras será de 200 y para la quinta generación la cifra alcanzará 12.800. Sin embargo, en este ejemplo hemos supuesto que ninguna hembra de la primera generación sobrevive a la siguiente y así sucesivamente. Si suponemos que el 50 por ciento de las hembras sobrevive a la siguiente generación, al cabo de 5 generaciones la cifra será de 20.503. En la especie humana es cada vez más frecuente, gracias a la tecnología médica, que bisabuelas y bisnietas se conozcan, es decir, que puede haber superposición hasta de cuatro generaciones en un instante determinado del tiempo.

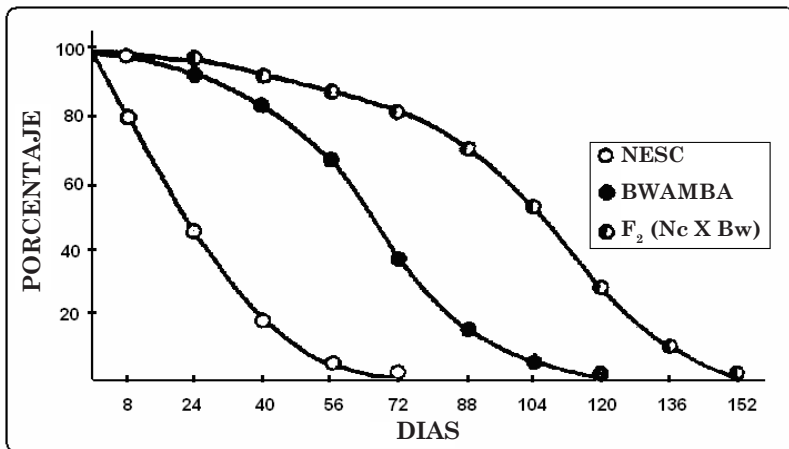


Figura 4. 3. Los híbridos entre las líneas BWAMBA y NESC tienen una esperanza de vida mayor y la curva muestra menor mortalidad inicial así como mayor sincronía en la muerte de los individuos maduros (*Aedes aegypti*)

Cuando no existe superposición de generaciones y la reproducción ocurre en forma sincrónica, si N_t es el tamaño poblacional al tiempo t , el crecimiento puede expresarse como:

$$N_t = R_0^t N_0 ,$$

y sustituyendo los valores del ejemplo anterior tendríamos,

$$4^4 \times 50 = 12.800 .$$

No obstante, en muchas poblaciones naturales existe reproducción continua, y es más apropiado representar el crecimiento poblacional con la ecuación:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) ,$$

siendo $N(t)$ el tamaño de la población al tiempo t . Nótese que $N(t)$ es una variable continua del tiempo.

En la Fig. 4.4 se ilustra el tipo de crecimiento de una población bajo el modelo exponencial. Esta curva representa el crecimiento de una población no sometida a densodependencia.

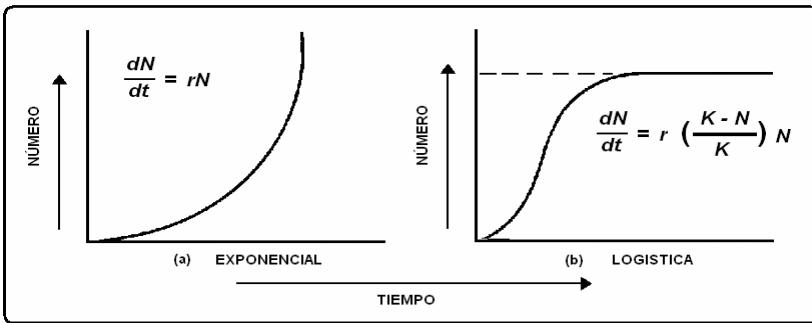


Figura 4.4. Curvas de crecimiento poblacional. a) Modelo Exponencial; b) Modelo Logístico.

Distintos organismos poseen diferentes potenciales de crecimiento numérico. Las bacterias, dividiéndose varias veces en un lapso de 24 horas, tendrán un potencial biótico indudablemente superior al de los elefantes, pero la *resistencia ambiental* expresada en su límite máximo como la *capacidad de carga del ambiente* o K , determinará que los valores reales de r para bacterias y elefantes sean similares. Este tipo de crecimiento, donde el ambiente es limitado como consecuencia de una disminución de la natalidad y un au-

mento de la mortalidad al incrementar la densidad, corresponde al modelo logístico (Fig. 4.4). En este caso la población, tras un período de rápido crecimiento, se estabiliza, con pequeñas oscilaciones en torno a un valor que corresponde a la capacidad de carga (K). Es decir, que cuando el valor de N aumenta el valor de $(1/N)(dN/dt)$, que es la tasa *per capita* de incremento, disminuye, y cuando $N=K$ entonces $(1/N)(dN/dt) = 0$. La ecuación general del crecimiento logístico puede entonces expresarse como:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right).$$

Los tipos de oscilación en torno al valor de K son variados; cuando este valor está definido básicamente por la cantidad de alimento disponible, el cual una vez agotado requiere un cierto tiempo para recuperarse, el número de individuos de la población puede descender bruscamente. Este violento declinar de la población podrá tener gran importancia evolutiva, ya que es factible que la reducción sea selectiva y no al azar, diferentes genotipos son eliminados o preservados. La eliminación diferencial de material genético en estas oscilaciones parece haber sido demostrado por Stein (1951). Este autor analizó el efecto del severo invierno europeo de 1946-47 sobre una población del topo *Talpa europea*. Al estar el suelo congelado por más de 100 días consecutivos, se redujo dramáticamente la cantidad de alimento disponible. Stein cuantificó el efecto de este proceso y encontró que los individuos de menor talla fueron favorecidos. La biometría de muestras tomadas en años subsiguientes mostró una disminución de la talla de estos roedores.

4.2. Regulación poblacional

El mantenimiento del número de individuos de una población entre ciertos límites recibe el nombre de *regulación poblacional*. Las causas de este proceso fueron motivo de controversia entre los ecólogos y evolucionistas por muchos años. Por ejemplo, Andrewartha y Birch (1954) consideran

que las poblaciones están reguladas por parámetros climáticos (temperatura, humedad y otros) y que por consiguiente la regulación es básicamente *denso-independiente*. Otros autores como Lack (1954), dan mayor importancia a factores que son dependientes del número de individuos de la población, tales como la disponibilidad de alimento, y por consiguiente, consideraban que la regulación era *denso-dependiente*.

En el primer caso, la tasa *per capita* de incremento de la población será independiente del número de organismos existentes en la misma y dependerá de la existencia de condiciones favorables o adversas del medio. En el segundo caso, el valor de la tasa (tanto en su componente ecológico como en el genético) estará determinado por el número de individuos de la población y las interacciones de los mismos con otras especies. Estas posiciones antagónicas podrían ser resultado de las diferencias biológicas de los organismos que sirvieron como modelo en cada caso. Andrewartha y Birch estudiaron insectos, Lack estudió aves. Los primeros son, posiblemente, más sensibles a bruscos climáticos que los segundos. Por otra parte, los insectos analizados eran herbívoros, mientras que las aves eran insectívoras.

Orians (1962) señaló que existían otros elementos en la controversia. Andrewartha y Birch sostienen en su defensa del sistema denso-independiente de regulación, una posición funcional. Lack sostiene un enfoque evolutivo. Resulta difícil asumir posiciones excluyentes. Suponer regulación poblacional en ausencia de un efecto climático parece en el estado actual de los conocimientos tan inadecuado como concebirla en ausencia de individuos. Es factible que diversos grupos de organismos, bajo circunstancias determinadas, pueden ser sometidos a factores denso-dependientes y denso-independientes. Cabe destacar que en lapsos prolongados, tanto las fluctuaciones denso-independientes como las denso-dependientes, pueden llevar a la extinción a una población.

Las poblaciones naturales probablemente están reguladas por una combinación de factores denso-independientes y den-

so dependientes (Sibly y Hone, 2002). Análisis recientes (Sibly y col., 2005) indican que la inmensa mayoría de poblaciones naturales de insectos, peces, aves y mamíferos tienen en su regulación un componente de denso dependencia.

4.3. Cambios estacionales

Muchas fluctuaciones numéricas tienen un carácter estacional. En zonas tropicales la abundancia de insectos suele estar asociada a los períodos de lluvia. Por el contrario, en zonas templadas las fluctuaciones están más asociadas a los cambios de temperatura. Algunos autores han encontrado fluctuaciones estacionales en algunos alelos e inversiones (Dobzhansky, 1951) lo que permite especular sobre la importancia evolutiva de estos cambios.

4.4. Territorio, migración y cortejo

El *comportamiento* es un importante elemento en la regulación numérica de algunas poblaciones. En algunas especies los individuos establecen un territorio, es decir, un área protegida de eventuales invasores de la misma especie. El establecimiento de estos territorios puede limitar, como en el caso de algunas aves, el número de parejas en reproducción. En casos bien estudiados se ha encontrado que el alimento y otros recursos incluidos en el territorio exceden las exigencias de la pareja y de su eventual prole. La *migración* puede establecer limitaciones similares. El traslado a través de considerables distancias y, a veces, el retorno al sitio de nacimiento, restringe el número de individuos que pueden reproducirse, pero abre opciones al cruzamiento con individuos de otras poblaciones.

Las distintas modalidades de cortejo descritas en numerosos animales (insectos y otros artrópodos, peces, anfibios, aves y mamíferos en particular) suelen estar bajo la influencia del número de individuos presentes. En algunos ritos precopulatorios la distancia individual juega un papel importante, apiñamiento o distanciamiento excesivos pueden

impedir la cópula. Por el contrario en algunos insectos parece necesaria una “masa crítica”, el enjambre, para estimular la actividad sexual.

La distribución espacial es sin duda uno de los aspectos de la regulación denso dependiente mejor estudiados. En muchos organismos se constituyen agregados en los que parece existir un “óptimo numérico” (Principio de Allee) por debajo o por encima del cual existen restricciones reproductivas que actúan como importantes mecanismos de regulación poblacional. Desde el punto de vista evolutivo, todo factor regulador de la población es importante. Regulación suele significar eliminación selectiva de fenotipos o reproducción selectiva de genotipos; en cualquiera de estos casos la constitución genética de la población sufrirá un cambio entre una y otra generación. La única excepción serán factores denso independientes, que actuando al azar, eliminan, también al azar potenciales reproductores.

4.5. Efecto de la heterogeneidad espacial

En todo lo anterior hemos considerado que las poblaciones están distribuidas homogéneamente en el espacio. No obstante probablemente en la mayoría de las situaciones naturales la heterogeneidad espacial es la regla, es decir, tenemos poblaciones distribuidas en subpoblaciones o parches, dentro de los cuales ocurren fenómenos de extinción, y entre los cuales existe un proceso de migración limitada. Una población con estas características recibe el nombre de *metapoblación*. Hay dos aportes resaltantes que han resultado del estudio de las metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997). El primero de ellos es que, si bien puede haber extinciones locales en las subpoblaciones, si tales extinciones ocurren en forma no sincronizada entre las diferentes subpoblaciones y antes de que se produzca la extinción en un parche ocurre migración a partir de éste a un nuevo parche desocupado, entonces la metapoblación puede persistir indefinidamente. En otras palabras puede haber persistencia regional a pesar de existir extinciones locales. El segundo apor-

te consiste en el descubrimiento de que esta persistencia regional es estable y se puede lograr sin invocar fenómeno densodependiente alguno. En otras palabras, esta persistencia está producida por mecanismos denso-independientes, pero presenta características similares a las observadas cuando hay mecanismos denso-dependientes.

4.6. Competencia y coexistencia

Hemos señalado que las poblaciones no constituyen sistemas cerrados desde el punto de vista genético. Flujo de genes es posiblemente un fenómeno común entre una y otra población; también hay flujo de energía en forma de competencia, coexistencia, depredación o parasitismo entre y dentro de las poblaciones. Todas estas interacciones constituyen elementos selectivos de primer orden.

Supongamos que dos especies, con tamaños poblacionales N_1 y N_2 , respectivamente, con idénticas demandas, son introducidas en un ambiente determinado. Estas especies tendrán tasas de incremento r_1 y r_2 y el medio establecerá capacidades de carga K_1 y K_2 , para cada población.

El crecimiento de cada una de estas especies aisladas estará dada por:

$$\left(\frac{dN_1}{dt} \right) = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right) \quad \text{y} \quad \left(\frac{dN_2}{dt} \right) = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right),$$

Sin embargo, si la segunda especie o población tiene requerimientos idénticos a la primera, el incremento numérico estará afectado, ya que el valor de K deberá ser compartido por ambas. Esto determinará la existencia de proporcionalidad entre el número de individuos de la segunda población y la reducción de la primera. Este efecto de reducción que una población establece sobre otra es representado por α y β respectivamente, de tal modo que la ecuación que describe el crecimiento de la primera especie será:

$$\left(\frac{dN_1}{dt}\right) = r_1 N_1 \left(\frac{(K_1 - \alpha N_2) - N_1}{K_1}\right)$$

y, simétricamente la segunda especie podrá ser descrita por:

$$\left(\frac{dN_2}{dt}\right) = r_2 N_2 \left(\frac{(K_2 - \beta N_1) - N_2}{K_2}\right) .$$

Los valores de α y β son denominados *coeficientes de competencia*. Ahora bien, dependiendo del valor relativo de los coeficientes de competencia en relación al producto K_2/K_1 , la interacción competitiva puede resultar en:

- 1) Una de las dos poblaciones elimina a la otra dependiendo de los números iniciales;
- 2) Ambas especies coexisten;
- 3) La primera población persiste, la segunda es eliminada y
- 4) La segunda población persiste, la primera es eliminada.

El análisis matemático de este modelo indica que la coexistencia de las dos especies se da cuando:

$$\frac{\alpha}{K_1} < \frac{1}{K_2} \quad \text{y} \quad \frac{\beta}{K_2} < \frac{1}{K_1} .$$

En otras palabras, existe un límite numérico que los coeficientes de competencia no deben sobrepasar para que haya coexistencia. A mayor parecido biológico entre dos especies los coeficientes de competencia serán mayores, pues los recursos explotados, los espacios ocupados, las actividades, etc., de las especies serán más semejantes. Entonces el modelo de Lotka-Volterra de competencia sugiere que las

especies, para coexistir, no pueden parecerse más allá de un cierto límite. Esta idea dio origen a lo que se conoce con el nombre de *Principio de Exclusión Competitiva*, que dice que dos especies no pueden coexistir si poseen el mismo nicho.

Gause (1934) trabajó con poblaciones de laboratorio de varias especies de microorganismos, comprobando las predicciones del modelo de competencia de Lotka-Volterra. Posteriormente Park (1962) llevó a cabo muchos experimentos con poblaciones de laboratorio de dos especies del escarabajo del género *Tribolium*, en todos ellos, una especie siempre desplazaba a la otra. Todo esto llevó a pensar que el principio de exclusión había sido confirmado.

No obstante el *Principio de Exclusión Competitiva* presentaba problemas por la forma en que había sido enunciado. Si el nicho era una característica de la especie, es imposible que dos especies ocupen el mismo nicho. Por lo tanto es imposible encontrar en la naturaleza dos especies ocupando el mismo nicho, y el principio es irrefutable *a priori*, constituyendo una proposición circular o tautológica. En otras palabras el principio es una teoría inválida desde un punto de vista filosófico.

El problema de la tautología del *Principio de Exclusión Competitiva* fue solucionado gracias al concepto de nicho multidimensional propuesto por Hutchinson (1957). Este concepto consiste en lo siguiente. Imaginemos un espacio multidimensional. Cada dimensión representa alguna característica del nicho de la especie (e.g. tipo de alimento, región del espacio habitada, hora del día de actividad, etc.). La porción del espacio multidimensional correspondiente a los valores de los diferentes ejes en los que ocurre la vida de la especie, corresponde al nicho de ésta. Es ésta una definición operacional, es decir permite cuantificar el nicho de una especie. Cuando las predicciones del modelo de Lotka-Volterra se expresaron con mediciones de los coeficientes de competencia en términos de la magnitud de la sobreposición de los nichos multidimensionales de dos especies, surgió un nuevo

enunciado del principio de exclusión. Según este enunciado dos especies solo podrán coexistir si sus nichos multidimensionales no se sobrepone más allá de un cierto límite, y este límite puede ser determinado manejando los modelos anteriores. Como no existe ninguna razón *a priori* para pensar que el principio deba ser confirmado, el mismo se convierte en una proposición refutable y se elimina la circularidad.

Estas predicciones acerca de cuán superpuestos pueden estar los nichos multidimensionales de especies competidoras que coexisten en la naturaleza dio origen a una de las teorías más importantes de la ecología conocida como *Teoría de la Semejanza Límite* (Abrams, 1983). Muy relacionado con la idea de la semejanza límite es el concepto de *Desplazamiento de Caracteres*. Este concepto mezcla elementos de ecología y de genética. Según dicho concepto dos especies con nichos cuyo parecido supera la semejanza límite, ya que poseen morfologías muy similares (e.g. tamaños de pico muy parecidos en dos especies de aves granívoras), no pueden coexistir a menos que evolucionen produciendo divergencias en sus morfologías. Es decir, dos especies con morfologías muy similares deben diverger para poder coexistir. Una gran cantidad de experimentos y observaciones soporta esta teoría (Dayan y Simberloff, 2005). Entre estas evidencias destaca la de los pinzones de Darwin, especies de aves granívoras que habitan el Archipiélago de las Galápagos y que divergen más en sus morfologías cuando coexisten que cuando están aisladas (Grant y Weiner, 1999). Una publicación reciente muestra claramente el proceso de esta divergencia a lo largo de 30 años de minuciosas observaciones (Grant y Grant, 2006).

La presencia de interacciones competitivas entre especies fue una creencia muy generalizada durante las décadas de los años 1960s y 1970s (MacArthur, 1972). No obstante esta creencia estaba basada en evidencias muchas veces circunstanciales e indirectas. A finales de los años 1970s y principio de los 1980s se acumuló evidencia que hacía dudar de esta generalidad (Strong y col., 1984). Sin embargo, posteriores estudios basados en experimentos de manipulación

en poblaciones naturales han permitido establecer la importancia de la competencia interespecífica. Por ejemplo Schoener (1983) realiza una revisión de la literatura ecológica y concluye que unas dos terceras partes de las poblaciones naturales de animales están sometidas a competencia interespecífica. Más recientemente Kaplan y Denno (2007), utilizando el moderno método del metanálisis para examinar los informes publicados en la literatura, concluyen que un 62% de las especies de insectos fitófagos están reguladas por competencia interespecífica.

4.7. Depredación, parasitismo y facilitación

La alimentación de un organismo a expensas de la vida de otro, es, al igual que la competencia, un mecanismo de regulación poblacional. La mayoría de las interacciones de este tipo en la naturaleza son tales que, tanto la presa como el dedepredador evitan la extinción. Este equilibrio parece ser una función del tiempo, aquellos sistemas más antiguamente establecidos quizás sean los más estables. Por el contrario, asociaciones recientes o accidentales pueden, ocasionalmente, determinar el aniquilamiento de una u otra población. Esta situación ilustra la existencia de un proceso evolutivo en el que probablemente cada población, por efecto de la selección, va delineando distintas “estrategias”. La población-presa recibirá, en cada generación, el legado genético de los sobrevivientes, es decir, que se diseñarán “estrategias elusivas” cada vez más eficientes. Por el contrario, la selección natural deberá favorecer en los dedepredadores una mayor eficiencia en la captura.

El efecto selectivo de los depredadores ha sido puesto en evidencia por varios autores; entre los ejemplos, ya clásicos, tenemos la depredación selectiva de ciertos morfos de *Biston betularia* por aves de acuerdo a su contraste contra el sustrato observada por Kettlewell (1955) y la depredación selectiva de individuos con distintos fenotipos de una especie de reptil (*Natrix sipedon*) observada por Camin y Ehrlich. Más recientemente, Yoshida y col. (2003) han explicado las

fluctuaciones en la densidad de del alga *Chlorella*, consumida por el rotífero *Brachionus*, con una mezcla de procesos ecológicos y genéticos: a bajas densidades del alga no hay competencia y la selección natural favorece a genotipos que escapan de la depredación, lo cual permite el crecimiento poblacional del alga; al crecer la densidad del alga se incrementa la competencia y se favorecen genotipos mas eficientes en el consumo de nutrientes; posteriormente la competencia se hace muy fuerte y vuelve a bajar la densidad, repitiéndose el ciclo.

Lotka (1925) y Volterra (1926) propusieron modelos explicativos para el proceso de interacción entre presas y dedepredadores. Ambos autores partieron de premisas generales como: 1) la tasa *per capita* de natalidad del depredador aumentará en la medida que aumenten las presas disponibles, y 2) la tasa *per capita* de mortalidad de las presas aumentará a medida que aumente el número de depredadores. De este modo el crecimiento de la población del depredador estará expresada por:

$$\frac{dN_1}{dt} = (b_1 N_2 - d_1) N_1 = b_1 N_1 N_2 - d_1 N_1 ,$$

donde b_1 es la tasa *per capita* de natalidad del depredador y b_2 la tasa *per capita* de mortalidad; N_1 y N_2 , son los números respectivos de depredadores y presas. El crecimiento de la población de la presa será expresada por:

$$\frac{dN_2}{dt} = (b_2 - d_2 N_1) N_2 = b_2 N_2 - d_2 N_1 N_2 ,$$

en la que podrá apreciarse que mientras la tasa de nacimiento de la presa (b_2) es independiente del número de dedepredadores presentes y por consiguiente podrá ser considerada como una constante, la tasa de mortalidad (d_2) dependerá del número de depredadores.

Las ecuaciones de Lotka y Volterra también son simplificaciones similares a las mencionadas en el caso de la com-

petencia, pero han permitido y estimulado numerosas investigaciones que contribuyen a la comprensión de estos procesos. El modelo Lotka-Volterra de depredación tiene suposiciones irreales y por consiguiente las predicciones pueden sufrir el mismo defecto. Por ejemplo el mismo supone que los depredadores son insaciables y por ello siempre depredarán una fracción constante de las presas presentes. Agregar la razonable suposición que los depredadores se pueden saciar, es suficiente para obtener un modelo con predicciones ajustadas a lo que ocurre en la naturaleza, como son la existencia de los conocidos ciclos depredador-presa.

La relación entre parásitos y hospedadores es en general similar a la que se establece entre depredador y presa. En efecto, desde el punto de vista de la regulación numérica, si la población de parásitos aumenta la tasa de mortalidad de los hospedadores, el modelo de Lotka y Volterra es aplicable. Sin embargo, existen algunas diferencias interesantes como señaló Emlen en 1973:

- 1) los parásitos suelen requerir más tiempo para matar al hospedador que el depredador a la presa;
- 2) una mayor cantidad de energía queda a disposición de otros organismos, y;
- 3) los parásitos pueden afectar la tasa de natalidad de los hospedadores por debilitamiento o esterilización.

En términos evolutivos ambas interacciones también son comparables. Las estrategias adaptativas estarán definidas por resistencia en el caso de los hospedadores (equivalente a elusión en el caso de las presas), pero en el caso de los parásitos habrá una diferencia importante, la *reducción de la virulencia* y no la eficiencia en eliminar al hospedador será la estrategia más apropiada para garantizar la estabilidad del sistema. Algunas asociaciones parásito-hospedador deben ser muy antiguas y estables; la existencia de coevolución permite el establecimiento de hipótesis sobre la filogenia de un componente del sistema basándose en las afi-

nidades del otro. Así, uno de los autores (C.E. Machado-Allison, 1968) propuso un cambio en la composición taxonómica de un grupo de murciélagos tomando como base las relaciones con un grupo de parásitos que parecen ser muy específicos.

Sin embargo, ejemplos bien conocidos como el caso de *Oryctolagus* en Australia, indican que es posible una rápida estabilización del sistema tras profundas oscilaciones iniciales. Los conejos del género *Oryctolagus* fueron introducidos en Australia entre 1788 y 1856. Pocos años después pasaron a constituir una seria plaga agrícola. La introducción del virus de la mixomatosis (1950) redujo violentamente la población de conejos, de unos 600 millones a 100 millones. Luego se redujo considerablemente la virulencia de la mixomatosis y aumentó la resistencia genética de los conejos al virus y como resultado volvieron a constituir una seria amenaza agrícola (Fenner, 1965) oscilando la población entre 200 y 300 millones. Es éste un típico fenómeno co-evolutivo: el conejo evoluciona al ser favorecidos los genotipos más resistentes a la infección; y el virus evoluciona al favorecerse genotipos con virulencia intermedia o atenuada, suficiente para mantener la transmisión, pero no para matar rápidamente a todos los conejos infectados. En 1996 se introdujo un calcivirus para controlar la población y en la actualidad se le da seguimiento al nuevo proceso.

4.8. Facilitación y otras interacciones positivas

Entre organismos interactuantes la presencia de uno puede determinar un incremento en el valor de la tasa per capita de incremento del otro. Este fenómeno ha recibido el nombre de *facilitación*. Este proceso puede ocurrir tanto intra específicamente (Weisbrot, 1966; Craig y Hickey, 1967) como entre especies diferentes. Desde el punto de vista evolutivo este proceso tiene implicaciones interesantes. La facilitación intra específica puede mantener polimorfismos balanceados en la población aumentando o conservando la variabilidad. La facilitación inter específica reduce los efectos excluyentes de la competencia e incrementa la eficiencia en el aprovechamiento de los recursos.

Bajo el término general de “simbiosis” se han colocado interacciones en las que la aptitud darwiniana de una especie es incrementada por la presencia de otra. Es posible visualizar dos situaciones:

- 1) cuando una especie recibe algún beneficio y la otra es “indiferente” a la interacción (comensalismo); y
- 2) cuando ambas se benefician de la interacción (mutualismo). La facilitación referida anteriormente podría considerarse como una forma de mutualismo.

El significado evolutivo del comensalismo no ha sido bien analizado y posiblemente se reduce a la apertura de un nuevo nicho por parte del hospedador. El mutualismo, por el contrario, constituye un sistema evolutivo integrado en el que cada especie condiciona el crecimiento de la otra. Los ejemplos de mutualismo son abundantes en la mayoría de los casos se supone la existencia de una asociación antigua. Los protozoarios y bacterias intestinales de varios mamíferos son un ejemplo bien conocido.

Janzen (1966) estudió la interesante asociación entre acacias y algunas hormigas (*Pseudomyrmex*) en América Central. La planta cuenta con néctarios foliares donde las hormigas se suplen de alimentos; recíprocamente estos insectos protegen la planta expulsando o matando otros insectos. Este ejemplo no sólo ilustra la interdependencia del sistema, sino que pone de manifiesto la importancia de un componente relativamente pequeño (en términos de biomasa) en la estabilidad del ecosistema (Janzen, 1974). Revisiones recientes de interacciones positivas se pueden hallar en Bertness y Leonard (1997), Stachowicz (2001) y Brooker y col. (2008).

Bibliografía básica

- Abrams, P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14: 359-376.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch, 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bertness, M.D. y G.H. Leonard. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78: 1976-1989.
- Broker, R.W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzardand y R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96: 18-34.
- Camin, J.H. y P.R. Ehrlich. 1958. Natural selection in water snakes (*Natrix sipedon* L.) on islands in Lake Erie. *Evolution*, 12: 504-511.
- Craig, G. B. Jr. y W. Hickey, 1968. Genetics of *Aedes aegypti*. In: *Genetics of Insect Vectors of Disease*. J. W. Wright & R. Pal Ed., Elsevier Publ. Co.
- Crovello, T. y C. Hacker 1971. Evolution of Life Table characteristics among feral and urban strains of *Aedes aegypti*. *Evolution*, 26: 185-196.
- Dayan, T. y D. Simberloff. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8: 875-894.
- Dobzhansky, T. 1962. *Mankind Evolving*. Yale University Press, New Haven.
- Gause, G. F. 1964. *The Struggle for Existence*. Hafner Publishing Co. (Ed. en inglés del original ruso de 1934).
- Grant, P.R. y J. Weiner. 1999. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton.
- Grant, P.R. y R. Grant. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, 313: 224-226.

- Emlen, J. M. 1973. *Ecology: An Evolutionary Approach*. Addison-Wesley Publishing, Reading.
- Fenner, F. 1965. Myxoma virus and *Oryctolagus cuniculus*: two colonizing species. In: *the Genetics of Colonizing Species*. H. G. Baker y G. L. Stebbins (Eds.). Academic Press, London.
- Gause, G. F. 1964. *The Struggle for Existence*. Hafner Publ. Co. (Ed. en inglés del original ruso de 1934).
- Hanski, I. y M. E. Gilpin (Eds.). 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, New York.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Kaplan, I. y R. F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10: 977-994
- Kettlewell, H. B. D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 10: 287-301.
- Lack, D. 1974. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central Arnerica. *Evolution*, 20: 249-275.
- Machado-Allison, C.E. 1968. The systematic position of the bats *Desmodus* and *Chilonycteris* based on host-parasite relationships. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 80: 223-226
- Machado-Allison, C. E., 1971. Genetic Differences among Subspecies of *Aedes aegypti* and their Evolutionary Implications. PhD Thesis, Univ. of Notre Dame.
- Orians, G. H. 1962. Natural Selection and Ecological Theory. *Amer. Nat.*, 96:257-263.
- Park, T., 1962. Beetles, competition, and populations. *Science*, 138: 1369-1375.
- Schoener, T. W. 1983 Field experiments on inter-specific competition. *The Amer Naturalist*, 122: 240-285.
- Sibly, R. M. y J. Hone, 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 357: 1153-1170.

- Sibly, R. M., D. Barker, M. C. Denham, J. Hone y M. Pagel, 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science*, 309: 607-610.
- Slobodkin, L. B. 1962. *Growth and Regulation in Animal Populations* Holt, Rinehart & Winston, N. Y.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience*, 51: 235-246.
- Strong, D. R., Jr., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle (Eds.). 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- Weisbrot, D. R. 1966. Genotype interactions among competing Strains and Species in *Drosophila*. *Genetics*, 53: 427-435.
- Wikipedia, 2009. Rabbits in Australia. http://en.wikipedia.org/wiki/Rabbits_in_Australia

Capítulo 5

La Genética de las Poblaciones

“Evolución es algo que ocurre en las poblaciones y sin una teoría matemática, conectando el fenómeno en las poblaciones con los individuos, no puede haber un pensamiento claro en el problema”.
Sewall Wright (1960).

De lo expuesto en el capítulo 3 concluimos que todas las poblaciones naturales albergan una cierta cantidad de variabilidad genética. Esta variabilidad originada por las mutaciones, es incrementada y redistribuida por la recombinación.

5.1. Equilibrio genético

La recombinación, pese a su importante papel en el mantenimiento de la variabilidad genética, no es por si misma un mecanismo evolutivo. Así, el cruzamiento entre individuos con genotipos AA y aa , resultará en heterocigotos (Aa) cuya composición genética es diferente a la de sus progenitores, pero la proporción de los alelos A y a se mantiene constante en la población.

Ahora bien, si consideramos como p la frecuencia relativa del alelo A en la población y como q la correspondiente al alelo a , existiendo sólo dos alelos en este gen, entonces $p + q = 1$. Esta población es panmíctica, es decir, si cada individuo de la población tiene la misma probabilidad de cruzarse con cualquier individuo de sexo opuesto de la misma, la teoría de las probabilidades señala que “la probabilidad de ocurrencia simultánea de eventos independientes es igual al producto de sus probabilidades separadas”. Esto significa que la probabilidad de unión de gametos $A \times A$ es igual a $p \times p = p^2$ de igual modo la unión $a \times a$ será igual a $q \times q = q^2$ y en consecuencia la de $A \times a$ será igual a $2pq$.

De este modo, en una población panmíctica la frecuencia de las distintas combinaciones estará dada por:

$$p^2 (AA) + 2pq (Aa) + q^2 (aa) = 1$$

Cuando una población conserva este tipo de distribución de las frecuencias genotípicas, se dice que está en equilibrio. Esta situación también ha sido denominada “*Equilibrio de Hardy-Weinberg*”.

Hardy y Weinberg arribaron en forma independiente, en 1908, a la misma conclusión:

“En poblaciones panmícticas, ausentes las mutaciones, la selección natural, la migración diferencial y los eventos al azar, las frecuencias genéticas se mantie-nen constan-tes generación tras generación.”

El “Principio de Hardy-Weinberg” señaló la compatibilidad entre los postulados mendelianos de la herencia y el proceso evolutivo. Por otra parte, posee un gran valor heurístico al señalar, por exclusión, cuáles son los mecanismos evolutivos fundamentales: selección natural, migración, ausencia de panmixia o reproducción selectiva, mutación y eventos al azar. El *Principio*, al señalar cuando no hay cambio evolutivo, establece un punto comparativo de gran importancia y motivó investigaciones en cada uno de estos campos.

Así mismo, el Principio de Hardy-Weinberg nos intro-duce al concepto de *selección*. Para satisfacer el modelo es necesario que todos los genotipos contribuyan con igual número de individuos a la siguiente generación y que todos los fenotipos generados tengan igual probabilidad de sobrevivir hasta una determinada edad, es decir, que los valores de r y en consecuencia las tasas de natalidad y mortalidad deben ser idénticas para cada genotipo (fenotipo). Así, las diferencias en los valores de r en los fenotipos producidos por cada genotipo, serán los que perturben el equilibrio de Hardy-Weinberg. De esta manera será posible definir selección como natalidad (o mortalidad) diferencial.

5.2. Frecuencia genotípica y frecuencia génica

Una vez conocido el modo de herencia de un determinado carácter, será factible estimar tanto la frecuencia de los genotipos en la población (combinaciones diploides) como la frecuencia génica (número relativo de alelos) en la misma. Tomando nuevamente el ejemplo anterior y suponiendo los tres genotipos posibles (**AA**, **Aa** y **aa**) fenotípicamente diferenciables entre sí, podemos representar sus tamaños en la población por n_1 , n_2 y n_3 . La sumatoria

$$n_1 + n_2 + n_3 = N$$

define a N como el número total de individuos en la población. La frecuencia de cada genotipo estará representada por n_1/N , n_2/N y n_3/N respectivamente (Tabla 5.1). Los individuos de la población (N) están constituidos por $2N$ gametos que pueden tener el alelo **A** o el alelo **a**.

Tabla 5.1. Frecuencias Genotípicas

$n_1 = \mathbf{AA}$	
$n_2 = \mathbf{Aa}$	$n_1 + n_2 + n_3 = N$
$n_3 = \mathbf{aa}$	
	$n_1/N = x \dots\dots$ Frecuencias de AA
	$n_2/N = y \dots\dots$ Frecuencias de Aa
	$n_3/N = z \dots\dots$ Frecuencias de aa
$x + y + z = 1$	

En consecuencia, la frecuencia de los alelos **A** estará dada por la siguiente ecuación:

$$p = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{n_1 + (1/2)n_2}{N} ,$$

y la de los alelos **a** por la ecuación:

$$q = \frac{n_2 + 2n_3}{2N} = \frac{(1/2)n_2 + n_3}{N} .$$

Antes habíamos señalado que la suma $p + q = 1$, lo cual se verifica fácilmente:

$$p + q = \frac{n_1 + (1/2)n_2}{N} + \frac{(1/2)n_2 + n_3}{N} = \frac{n_1 + n_2 + n_3}{N} .$$

Por otra parte, las *frecuencias génicas* son calculables a partir de las frecuencias genotípicas de la siguiente manera:

$$\frac{n_1}{N} = x \qquad p = \frac{n_1 + (1/2)n_2}{N} = \frac{n_1}{N} + \frac{(1/2)n_2}{N} = x + \frac{y}{2}$$

$$\frac{n_2}{N} = y$$

$$\frac{n_3}{N} = z \qquad q = \frac{(1/2)n_2 + n_3}{N} = \frac{n_3}{N} + \frac{(1/2)n_2}{N} = z + \frac{y}{2}$$

Ahora bien, supongamos que hemos tomado una muestra de 1.000 individuos de una población y que los fenotipos reconocibles correspondientes a los genotipos **AA**, **Aa** y **aa** están representados así:

<u>Genotipo</u>	<u>No. individuos</u>
AA	800
Aa	100
aa	100

En consecuencia el valor de p estará dado por:

$$\frac{800 + 50}{1000} = .85 ,$$

y el de q por:

$$\frac{100 + 50}{1000} = ,15 \quad (p + q = ,85 + = 1,0) .$$

Sin embargo, las *frecuencias genotípicas esperadas*, de estar esta población en equilibrio, estarían dadas por p^2 $2pq$, q^2 y en nuestro ejemplo: $(.85)^2$, $2(.85 \times .15)$, $(.15)^2$, que equivale a $.7225$ **AA**, $.255$ **Aa**, $.0225$ **aa**. Si comparamos los resultados de la muestra con los esperados tendremos:

<u>Genotipos</u>	<u>Observado</u>	<u>Esperado</u>
AA	800	722,5
Aa	100	255,0
aa	<u>100</u>	<u>22,5</u>
	1000	1000,0

y por consiguiente, podemos señalar, de ser las diferencias estadísticamente significativas, que la población no está en equilibrio. Este análisis nos conducirá a indagar sobre las causas que determinan que las frecuencias de los genotipos **AA** y **aa** sean mayores que las esperadas a expensas de **Aa**, es decir ¿qué factores están favoreciendo a un genotipo sobre otro?

5.3. Alelos múltiples y genes múltiples

El Principio de Hardy-Weinberg es perfectamente aplicable a la presencia de múltiples alelos en un gen, situación frecuente en la naturaleza. Simplemente establezcamos que las frecuencias alélicas, por ejemplo en una población de cuatro alelos, sean $p + q + r + s = 1$ y las correspondientes al organismo diploide las dadas por los términos de la ecuación $(p + q + r + s)^2 = 1$.

Al igual que en el caso de un par de alelos, al cabo de una generación el equilibrio debe quedar establecido. La estimación de las frecuencias génicas, dado que todos los genotipos sean fenotípicamente reconocibles, en el caso de tres alelos será:

$$p = p^2 + pq + pr$$

$$q = q^2 + pq + qr$$

$$r = r^2 + pr + qr$$

Sin embargo, si consideramos, en lugar de genes individualizados como en los casos anteriores, genotipos multifactoriales, encontramos que se requieren varias generaciones para alcanzar el equilibrio. Cuando los genes no están ligados (situados en distintos cromosomas) el proceso requiere menor número de generaciones que cuando los genes se encuentran en el mismo cromosoma.

5.4. Eventos al azar

El equilibrio de Hardy-Weinberg considera que el número de individuos en una población es, o se aproxima a infinito. Dicho de otra manera, la probabilidad de “errores” en el muestreo es inversamente proporcional al número de individuos presentes en la población. De este modo, en una población de 5.000 individuos en los que la frecuencia génica es de $p = 0,5$, el azar determinará fluctuaciones entre 0,48 y 0,52; pero en una población de tan sólo 50 individuos el intervalo de fluctuación estará entre 0,30 y 0,70. Esto determina que simplemente por azar, la frecuencia de un alelo puede llegar a ser 1,0 y el otro puede ser eliminado totalmente de la población en el curso de varias generaciones, indicando que la misma ha perdido heterocigosidad.

Otro resultado importante de los eventos al azar es que la variación originalmente presente dentro de varias poblaciones, del mismo tamaño y aisladas entre sí, es transformada en variación entre ellas a través de las generaciones. La importancia evolutiva de este fenómeno ha sido ampliamente debatida por varios autores (Wright, 1969). Los cambios genéticos debidos al azar podrían tener importancia evolutiva en pequeñas poblaciones aisladas de una determinada especie.

Particular énfasis ha sido colocado en el proceso de colonización de nuevos territorios cuando el número de individuos “fundadores” es muy reducido. En efecto, Mayr (1942) postuló el “*Principio del Fundador*”. Cuando un reducido número de individuos coloniza una nueva área, la población original sólo está representada por una fracción de la variabilidad genética total; por consiguiente, existe la posibilidad que la nueva población difiera en forma significativa, en cuanto a la frecuencia de ciertos alelos, de la población original. Este principio bien podría ser una importante fuente de formación de nuevas especies.

En poblaciones humanas el Principio del Fundador pudo haber actuado en forma efectiva durante el período en el cual nuestra especie estuvo constituida por pequeños grupos con frecuente migración. Por ejemplo, en el estado Zulia se ha encontrado la mayor prevalencia de la enfermedad neurológica fatal de Huntington en el mundo. La misma es causada por una repetición excesiva de la secuencia de nucleótidos CAG (citosina-adenina-guanina) en el DNA del cromosoma IV. El gene normal tiene de 10 a 30 repeticiones mientras que el mutante posee un número mayor a 75. La alta frecuencia del gene ha sido explicada por la llegada de migrantes europeos, portadores de la mutación, en poblaciones pequeñas y aisladas, es decir un efecto similar al designado como principio o evento fundador.

Del mismo modo ciertos patrones culturales, como las severas limitaciones impuestas al cruzamiento con otros individuos de la población pertenecientes a castas, familias o estratos sociales diferentes, pueden tener un efecto similar al Principio del Fundador, sin embargo la dinámica social de nuestra especie, las guerras, invasiones y migraciones, así como la desobediencia de ciertas normas deben haber atenuado el efecto de esas restricciones reproductivas.

Sin embargo, al limitarse el intercambio genético a un número muy limitado de individuos, algunos alelos raros en la población, pueden hacerse relativamente frecuentes (Tabla 5 2).

Tabla 5.2. Ejemplos de alelos usualmente raros con frecuencias elevadas en poblaciones humanas

<i>“Población”</i>	<i>Carácter</i>	<i>Causa del aislamiento</i>
Casa de Ausburgo	Prognatismo	Social
Descendientes de Victoria de Inglaterra	Hemofilia	Social
Dunkers (Pennsylvania)	Grupo sanguíneo	Religiosa
Tristán Da Cunha	Retinitis pigmentosa	Geográfica
Amish (E.U.A.)	Enanismo	Religiosa
Tasmania	Corea de Huntington	Geográfica

5.5. Desviación de la panmixia

El Principio de Hardy-Weinberg sólo puede cumplirse si el intercambio de material genético en la población ocurre al azar. En las poblaciones naturales esta situación, si es que existe, debe ser rara. La cópula suele depender de factores como la distancia y la motilidad de cada individuo o de los gametos.

La reducción de la probabilidad de cruzamiento en función de la distancia establece la existencia de un incremento en la probabilidad de cruzamiento entre individuos con un cierto grado de emparentamiento. De esta forma si el apareamiento entre individuos relacionados genotípicamente, por estar emparentados o por tener el mismo genotipo **AA**, **aa**, aunque no exista relación filial, en una población es más frecuente de lo que se esperaría por efectos del azar, tendremos una población con *intracruzamiento*. *Lo opuesto ocurriría* si el apareamiento entre individuos relacionados, presenta una menor frecuencia de lo esperado por el azar, entonces la misma tendría intracruzamiento negativo o “*exocruzamiento*”. Se define el coeficiente de intra cruzamiento (**F**) como la fracción de la población que está emparentada y puede tener valores entre cero y uno. Si en una población

natural, el apareamiento entre los individuos, ocurre al azar, F toma el valor cero y si solamente ocurre entre individuos emparentados toma el valor de uno. Así:

$$F = 1-H$$

donde H está representando a dos fracciones, la de heterocigotos más la fracción de individuos que tienen igual genotipo pero no están emparentados. Muchos estudios en genética de poblaciones han sido realizados en la población Yanomami de Suramérica. Subsisten principalmente con el método agrícola del conuco, viven en grupos aislados y la densidad poblacional por unidad de área es baja. La población Yanomami es un ejemplo de endogamia negativa ejercida principalmente por las mujeres que tienen una tasa de migración entre los grupos del 16% y tienen pareja fuera de su grupo original (Hartl y Clark 1989).

El aspecto más relevante del cruzamiento entre individuos emparentados es la reducción del número de heterocigotos a favor de un incremento en los homocigotos, es decir, una reducción en la variabilidad genética de la población. El ejemplo extremo de esa situación estaría dado por la auto fertilización, situación en la cual la frecuencia inicial de heterocigotos quedaría reducida a la mitad en una sola generación, a una cuarta parte en dos generaciones y así sucesivamente (Tabla 5.3).

Sin embargo, la panmixia es el sistema más importante en las poblaciones pero además de los apareamientos entre los individuos emparentados y/o con igual genotipo, existe otro tipo de desviación del apareamiento entre individuos, relacionado a los fenotipos. Si el apareamiento es entre individuos con fenotipos similares, se denomina *apareamiento concordante* y entre fenotipos disímiles, *apareamiento discordante*.

La biología de polinización de las plantas ofrece ejemplos para distinguir ambos tipos de apareamientos. Uno concordante se refleja cuando el período de floración es mucho mayor que el tiempo que dura una planta en florecer. Las plantas que florecen al inicio del período serán preferencial-

mente polinizadas por otras de comportamiento similar y lo mismo ocurre con las que florecen tardíamente. El apareamiento discordante se observa en la mayoría de las especies de *Primula* porque hay dos tipos de flores, una tiene el estilo largo con estambres cortos y la otra posee estilo corto con estambres largos. Se ha observado que los insectos polinizan diferencialmente ya que unos extraen el polen de los estambres cortos y lo depositan en flores con el estilo largo y el segundo tipo de polinizadores, extraen el polen de los estambres largos y lo depositan en flores con el estilo corto.

Tabla 5.3. Reducción de la frecuencia de heterocigotos en n generaciones sucesivas de autofecundación.

Generaciones	Frecuencia		
	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>
0	1/4	1/2	1/4
1	3/8	1/4	3/8
2	7/16	1/8	7/16
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
n	$\frac{1-(1/2)^n}{2}$	$(1/2)^n$	$\frac{1-(1/2)^n}{2}$
	1/2	0	1/2

La reducción de la heterocigosidad puede determinar fenotipos poco aptos. El fenómeno de la “depresión por intra cruzamiento” ha sido ampliamente discutido por varios autores como Lerner (1954) Los alelos mutantes son raro y recesivos, están en condición heterociga en los individuos de una población y la mayoría reducen los parámetros de sobrevivencia y fecundidad. El intra cruzamiento se relaciona con la depresión porque aumenta la probabilidad de conseguir homocigotos recesivos en los individuos de una población y por consiguiente se expresan en una reducción de

los parámetros de sobrevivencia y fecundidad (Futuyma 1998). Esta depresión, también suele manifestarse en los valores de R_0 y r (Birch y col., 1963; Machado-Allison, 1971). La reducción en los parámetros mencionados puede ser restablecida en híbridos en los que la heterocigocidad ha quedado restablecida (Tabla 5.4).

Por otra parte, tal como lo señala Mayr (1963), es posible que la extinción frecuente de poblaciones insulares establecidas por pocos fundadores pueda deberse a la depresión por intra cruzamiento. En poblaciones humanas han sido comparadas las tasas de mortalidad, anormalidades físicas y deficiencias mentales en la progenie de individuos emparentados y no emparentados. En algunos casos los valores son considerablemente mayores en los hijos de individuos con elevado grado de consanguinidad (Schull y Neel, 1965).

Tabla 5.4. Tasa intrínseca de crecimiento (r) en líneas de intracruzamiento (NESC F_{s1} y BWAMBA F_s) y sus híbridos (*Aedes aegypti*)*

Cepas	r	D.E.	Media de las cepas progenitoras	Diferencia (%)
NESC	0,1003	0,01	—	—
BWAMBA	0,1265	0,03	—	—
F_1 (NC x BW)	0,1492	0,03	0,1134	32
F_1 (BW x NC)	0,1653	0,01	0,1154	41

*Fuente: Machado-Allison. 1971. (Modificado).

Finalmente es interesante considerar los efectos de la heterogeneidad espacial sobre la genética de las poblaciones. En el capítulo 4 mencionamos que una población que se extingue en un medio espacialmente homogéneo puede persistir como metapoblación en un espacio heterogéneo. De

igual modo, un alelo que es eliminado por alguna fuerza evolutiva en un medio homogéneo, puede persistir indefinidamente en una metapoblación gracias a la colonización continua de nuevos parches no ocupados. Esta idea fue formalizada matemáticamente por Levins (1970) y desarrollada posteriormente por muchos autores (e.g. Hastings y Harrison, 1994).

Bibliografía básica

- Birch, L. C., T. Dobzhansky, T. Elliott, y R. C. Lewontin. 1963. Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution*, 17: 72-83. 1963.
- Falconer, D. S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Ronald Press, N. York.
- Futuyma D. J. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hartl D. L. y A. G. Clark. 1989. *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hastings, A., y S. Harrison. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 167-188.
- Lerner, L. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Oliver & Boyd, Edimburgh.
- Levins, R. 1970. Extinction. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences Vol. 2*. The American Mathematical Society, Providence.
- Machado-Allison, C. E. 1971. Genetic Differences among Sub-species of *Aedes aegypti* and their Evolutionary Implications. PhD Thesis, Univ. of Notre Dame.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Mettler, L. E, y T. G. Gregg. 1965. *Population Genetics and Evolution*.
- Schull, W. J. y J. V. Neel. 1969. The effects of inbreeding in Japanese Children. Harper & Row, N. York.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations*. Univ. of Chicago Press, vols. I y II.

Capítulo 6

Selección Natural

“Las Ciencias Naturales, reducidas en la primera mitad del siglo XIX, casi exclusivamente a una clasificación y contemplación místicas, separadas de las ciencias fisicoquímicas por medio de rancios dogmatismos, después de la crisis determinada por Darwin en 1859, comenzaron a ser más explicativas que descriptivas, pues ya no se consideraba a los seres vivos como objetos que clasificar sino como problemas que explicar”. Alfonso Herrera (1868-1944).

Hemos señalado que todos los individuos que constituyen las poblaciones difieren genéticamente entre sí. Muchas de esas diferencias genéticas se expresan en el fenotipo y muchas de ellas estarán relacionadas a la *probabilidad de sobrevivencia y reproducción*. Estas diferencias son de la más variada índole. Por ejemplo el valor, en términos de supervivencia conferido por la resistencia genética a una enfermedad, existente en algunos individuos de la población, en comparación a los susceptibles, es obvio. Los primeros lograrán sobrevivir y reproducirse; los segundos estarán impedidos de reproducirse efectivamente o morirán antes de poder transmitir el mensaje genético a la siguiente generación. Por otra parte, la variabilidad genética, originada por las mutaciones, preservada e incrementada por la recombinación, no puede aumentar indefinidamente. Las poblaciones constituyen sistemas genéticos integrados y armónicos, en los que el exceso o la deficiencia de la variación no pueden sobrepasar ciertos límites sin que dicho sistema pierda cohesión.

6.1. Concepto de selección

La idea de que distintos individuos de una población tienen diferentes probabilidades de sobrevivencia fue emitida por algunos autores antes de Darwin (Blyth, entre otros, citado por Liseley, 1959). Sin embargo, fue Charles Darwin

quien integró esta observación a la teoría evolucionista. La nitidez con que Darwin visualizó este proceso, señalando que:

“aptitud. . . en un sentido amplio y metafórico, incluyendo (lo que es más importante) no sólo la vida del individuo, sino su éxito en dejar progenie”

fue sin duda oscurecido por la vulgarización de la frase “supervivencia del más apto”.

La identificación de la obra de Darwin con esta frase, o con las múltiples interpretaciones de la misma, condujo a una argumentación circular y crítica al *principio de la selección natural*. En efecto, “si el más apto es el que sobrevive, el que sobrevive es, por definición el más apto”. Sin embargo, Darwin había sido explícito al señalar que lo más importante no era la supervivencia, sino alcanzar la edad de la reproducción. Naturalmente que para alcanzar la edad reproductiva es necesario sobrevivir, pero en síntesis lo importante no es cuántos años o qué edad alcanza un organismo, sino cuál es el número de su progenie. Es decir, cuál es la magnitud del mensaje genético transmitido a la siguiente generación por cada individuo.

Lerner (1959), parafraseando a Spencer, en última instancia el responsable por el impacto de la frase famosa, ha señalado que el más “*apto*” será, por definición, el que “*mayor prole tenga*”. En consecuencia, el éxito reproductivo será el componente fundamental del concepto de selección.

En efecto, algunos autores consideran que selección es equivalente a natalidad diferencial; sin embargo, también podrá ser considerada como mortalidad diferencial cuando la misma ocurra antes de la reproducción. En ambos casos el resultado será una *perpetuación diferencial de genotipos* que va a establecer, en la siguiente generación, nuevos patrones de variación. Habrá ocurrido un cambio genético en la población. Wilson y Bossert (1971) definieron selección natural como:

“el cambio diferencial en la frecuencia relativa de genotipos debido a las diferencias en la capacidad de sus fenotipos de obtener representación en la siguiente generación”.

Al analizar el Principio de Hardy-Weinberg observamos que el mantenimiento de la frecuencia genética de una generación a otra, ocurre si la contribución numérica de cada genotipo es idéntica y si los cruzamientos ocurren al azar. Consideremos ahora dos situaciones diferentes. En la primera (Tabla 6.1) una población en equilibrio constituida por 182 individuos en los que todos los genotipos, en todos los cruzamientos posibles, contribuyen con cuatro individuos a la siguiente generación.

Tabla 6.1. Resultado de todos los posibles cruzamientos en una población en equilibrio en ausencia de selección.

Tipo y N° de Cruzamientos			Genotipo de la progenie			Alelos	
M	H	N	AA	Aa	aa	A	a
AA	x AA	6	24			48	
AA	x Aa	12	24	24		72	24
AA	x aa	6	24			24	24
Aa	x AA	12	24	24		72	24
Aa	x Aa	24	24	48	24	96	96
Aa	x aa	12		24	24	24	72
aa	x AA	6		24		24	24
aa	x Aa	12		24	24	24	72
aa	x aa	6			24		48
Composición original:			Después de una Generación:			384	384
						1	: 1
48 AA : 96 Aa : 48 aa						96 AA	: 192 Aa : 96 aa
1 : 2 : 1						1	: 2 : 1

Al observar los resultados podemos constatar que se conserva el equilibrio de Hardy-Weinberg sin que haya ocurrido cambio alguno en la proporción de alelos que sigue siendo 1: 1.

Consideremos ahora un ejemplo de selección radical contra el doble recesivo (aa) debido a que esa combinación determina que sus portadores son estériles, mientras que los genotipos restantes, Aa y AA siguen contribuyendo con cuatro nuevos individuos (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Resultado de todos los posibles cruzamientos en una población en equilibrio con selección completa contra el doble recesivo.

Tipo y N° de Cruzamientos			Genotipo de la progenie			Alelos	
M	H	N	AA	Aa	aa	A	a
AA	\times	AA	6	24		48	
AA	\times	Aa	12	24	24	72	24
AA	\times	aa	6				
Aa	\times	AA	12	24	24	72	24
Aa	\times	Aa	24	24	48	24	96
Aa	\times	aa	12				
aa	\times	AA	6				
aa	\times	Aa	12				
aa	\times	aa	6				
Composición original:			Después de una Generación:			288	144
						2	1
$48AA: 96Aa: 48aa$						$96AA: 96Aa: 24aa$	
1 : 2 : 1						4 : 4 : 1	

Observamos ahora que, después de una generación, se ha modificado la composición genética de la población, tanto en la proporción de alelos (ahora 2:1) como en la de genotipos que ahora son 4:4:1. Debe notarse que el porcentaje de dobles

recesivos en la población original (25 por ciento) ha sido reducido al 11 por ciento como efecto de la selección. Sin embargo, el fracaso reproductivo total de los individuos con genotipo aa , no determina su desaparición, ya que nuevos individuos con esta composición genética son producidos por recombinación en los cruzamientos entre heterocigotos.

Los cálculos ofrecidos en las Tablas 6. 1 y 6. 2 pueden efectuarse a través de la siguiente ecuación:

$$q_n = \frac{q_0}{1 + nq_0}$$

donde q_0 es la frecuencia inicial y q_n la frecuencia después de n generaciones. Calculando el efecto en dos generaciones ($n=2$), el cómputo es:

$$q_2 = \frac{q_0}{1 + 2q_0} = \frac{0,5}{1 + 2(0,5)} = \frac{0,5}{2} = 0,25$$

Si la frecuencia inicial es de 0.5. Si q_2 es la frecuencia del alelo a y $(q_2)^2$ será la frecuencia de individuos portadores del doble recesivo, es decir $(0,25)^2$ 0,62 equivalente a 6,25 por ciento. De este modo, si calculamos el efecto de la selección completa contra el doble recesivo por 8 generaciones el resultado será que apenas uno por ciento de los individuos de la población tendrá un genotipo aa . Sin embargo, para reducir esa frecuencia a 0.01 por ciento serán necesarias 100 generaciones de selección completa (Fig. 6.1).

De lo anterior se desprende que a medida que el número de genotipos disminuye, el efecto de la selección es cada vez menos efectivo debido a que la mayoría de los alelos recesivos estarán ahora "ocultos" por los heterocigotos (Aa) y por consiguiente protegidos de la selección. Esto pone en relieve la absoluta falta de sentido de algunas medidas eugenésicas propuestas en el pasado para "eliminar" genes recesivos deletéreos de la población humana.

La selección natural actúa sobre el genotipo a *través del fenotipo* y se expresa en términos del *valor de la aptitud*. Este valor podría ser expresado en términos del número de la progenie de cada genotipo, pero en realidad lo que nos interesa es la *diferencia* entre las distintas contribuciones, es decir, la *aptitud relativa* que también ha sido designada como *aptitud darwiniana*.

En poblaciones naturales, la aptitud darwiniana de cada genotipo dependerá de la composición genética y de la influencia del ambiente. En otras palabras, un mismo genotipo podrá tener distintos valores de aptitud en ambientes distintos. El valor 0 es asignado a la letalidad o esterilidad total y el valor 1 es asignado al genotipo o genotipos con la máxima contribución. Estos valores suelen ser representados por la letra W .

En el ejemplo de la Tabla 6. 2, los genotipos AA y Aa contribuyen del mismo modo a la siguiente generación, por consiguiente su valor es $W = 1$ en ambos casos. Por el contrario, el genotipo aa era estéril, por consiguiente su aptitud darwiniana es 0. Lo anterior puede expresarse del siguiente modo:

	Genotipos		
	<u>AA</u>	<u>Aa</u>	<u>aa</u>
Valor de la aptitud:	1,0	1,0	1-s

En la cual s es el coeficiente de selección. En el ejemplo de la Tabla 6.2 el coeficiente es 1 (selección total) y en consecuencia el valor de W será cero para el genotipo aa .

Consideremos ahora otra posibilidad, la de que ambos homocigotos (AA y aa) sean inferiores al heterocigoto (Aa), situación nada extraña en la naturaleza. Esta situación puede ser representada como:

	Genotipos		
	<u>AA</u>	<u>Aa</u>	<u>aa</u>
	$1-s_A$	1	$1-s_a$
	W_0	W_1	W_2

La cual es descrita, tras una generación de selección, por $p^2(1-s_A)AA$, $2pqAa$ y $q^2(1-s_a)aa$. Esto equivale a:

$$p^2 + 2pq + q^2 - s_A p^2 - s_a q^2 = 1 - s_A p^2 - s_a q^2$$

Ahora bien, la frecuencia inicial q_0 es igual a $pq + q^2$ y por lo tanto podemos calcular la frecuencia del alelo a tras una generación como:

$$\frac{pq + q^2(1-s_a)}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = \frac{pq + q^2 - s_a q^2}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = \frac{q - s_a q^2}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = q^1$$

En consecuencia el cambio (Δq) por generación será igual a:

$$\begin{aligned} \Delta q &= \frac{q - s_a q^2}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = -q \frac{q - s_a q^2 - q + s_A p^2 q + s_a q^2(1-p)}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = \\ &= \frac{-s_a q^2 + s_A p^2 q + s_a q^2}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} = \frac{pq(s_A p - s_a q)}{1 - s_A p^2 - s_a q^2} \end{aligned}$$

De lo anterior concluimos que si los valores $s_A p > s_a q$, entonces el Δq es positivo y por consiguiente la frecuencia de a estará aumentando; por el contrario si $s_A p < s_a q$ la frecuencia de a estará disminuyendo. Finalmente, cuando ambos términos son iguales entonces $\Delta q = 0$ y la frecuencia estará en equilibrio.

6.2. Selección contra alelos dominantes

Supongamos ahora que todos los individuos que poseen el carácter dominante, sean homocigotos o heterocigotos, sufran esterilidad total o letalidad bajo ciertas condiciones. Esta situación conduciría, en una sola generación, a la eliminación total de estos alelos de la población y los únicos cruzamientos exitosos serán los $aa \times aa$.

En otros términos, en ausencia de mutaciones $a \rightarrow A$ todas las futuras generaciones estarán constituidas por individuos aa . De igual modo, si existe mutación el número de individuos heterocigotos (Aa) será equivalente a la tasa de mutación.

La situación antes descrita se cumplía en el caso de la enfermedad denominada retinoblastoma, una forma de cáncer ocular letal del recién nacido. Por consiguiente, no había transmisión genética de una a otra generación. En la actualidad, un 70 por ciento de los afectados por la mutación pueden ser curados y por lo tanto la aptitud darwiniana que confiere este alelo ha aumentado considerablemente y su frecuencia está en aumento.

6.3. Tipos de selección

A nivel poblacional podemos considerar la existencia de tres tipos generales de selección: *direccional*, *estabilizante* y *disruptiva*.

Estas formas de selección se refieren al desplazamiento de los valores medios y/o la variancia de un determinado carácter en la población. Consideremos como ejemplo una población humana en la cual el carácter sujeto a selección es la estatura.

La selección direccional consiste básicamente en el desplazamiento de la media para el carácter en consideración. De este modo, si suponemos que las condiciones del medio favorecen a los individuos de mayor estatura a expensas de los más bajos, tendremos la situación ilustrada en la Fig. 6.1.-A. Este tipo de selección es aparentemente el más común en la naturaleza y posiblemente es el punto de partida para la formación de nuevas especies. La selección completa contra los recesivos sería una forma de selección direccional.

La selección estabilizante consiste en la reducción de la variancia en torno a la media, es decir, favorece a los fenotipos (y genotipos) más comunes a expensas de los más ra-

ros. Este tipo de selección (Fig. 6. 1-B) suele conservar los fenotipos mejor adaptados a un ambiente determinado y elimina aquellos que han ingresado por migración o que expresan nuevas mutaciones. Este mecanismo puede ser también una expresión de la superioridad selectiva de los heterocigotos sobre ambos homocigotos.

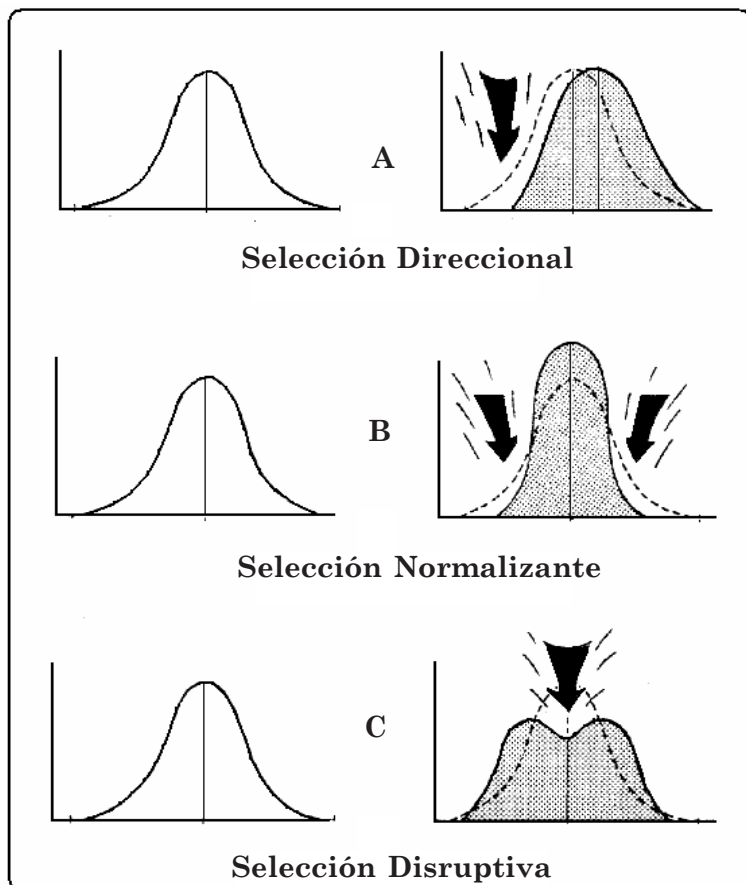


Figura 6.1. Tipo de Selección. **A) Direccional:** La selección actúa en contra de los individuos más pequeños de la población y por consiguiente la media se desplaza hacia la derecha. **B) Normalizante:** La selección actúa contra los extremos y favorece en consecuencia a los individuos ubicados cerca de la media reduciendo la amplitud de tamaños (curva); y **C) Disruptiva:** La selección actúa contra los individuos más cercanos a la media y el resultado es favorecer a los extremos resultando en la separación bimodal.

Finalmente, la selección disruptiva (Fig. 6. 1-C), aparentemente menos común en la naturaleza, consiste en la existencia de dos óptimos fenotípicos en la población (en nuestro ejemplo serían los más altos y los más bajos) y selección en contra de los individuos ubicados en torno a la media. Rara como es esta modalidad, es posible que sea el mecanismo determinante de algunos polimorfismos muy marcados en algunas especies. En efecto, en *Papilio dardanus*, una mariposa de África, las distintas razas geográficas presentan fenotipos muy distintos.

6.4. Polimorfismo balanceado

Este término fue propuesto por Ford (1945) para describir el caso especial en la que la variabilidad de la población se mantenía por efecto de la selección en lugar de ser reducida. Esta situación se presenta cuando hay superioridad selectiva de los heterocigotos. Este fenómeno ha recibido el nombre de *sobre dominancia*. De este modo, regresando al ejemplo de la Tabla 6. 2, observaremos que si el heterocigoto Aa es superior al homocigoto AA aunque sea ligeramente, el alelo a y por consiguiente el genotipo aa será mantenido en la población, pese a que exista selección en contra. Los ejemplos de mantenimiento de polimorfismos por este sistema son abundantes (L'Heritier y Tessier, 1937; Ford, 1945, 1953; Dobzhansky, 1951).

En la población humana un ejemplo de este sistema parece estar ilustrado por la elevada frecuencia de la anemia falciforme en algunas poblaciones Africanas (Allison, 1955). Este tipo de anemia es conocido desde comienzos de siglo en la población de origen Africano que habita en el norte de América y la misma está determinada por una mutación (Hb^s) que afecta la secuencia de aminoácidos en la molécula de hemoglobina, en la cual una glutamina está sustituida por una valina (Ingram, 1958).

Los homocigotos para este carácter ($Hb^s Hb^s$) tienen una viabilidad reducida (hasta un 90 por ciento de reducción en

relación a los otros genotipos). Esto hace esperar una frecuencia muy baja de Hb^s en la población; sin embargo, en algunas zonas de África se han encontrado entre 20 y 40 por ciento de individuos heterocigotos (Hb^sHb^A). Descartada la posibilidad de una tasa de mutación extraordinariamente elevada, resta apenas asignar al heterocigoto alguna superioridad selectiva para explicar esta frecuencia. En efecto, Machado-Allison, C. (1971) señaló que los heterocigotos eran menos susceptibles a la malaria que los homocigotos (Hb^sHb^A). La frecuencia de los heterocigotos, de ser esto cierto, en la población norteamericana de origen Africano, no sometida al efecto de la malaria por varias generaciones debería ser menor, cosa que en efecto ocurre.

La superioridad selectiva de los heterocigotos (*heterosis*) ha sido motivo de numerosos estudios por sus implicaciones prácticas en ganadería y agricultura. Dos hipótesis distintas han sido emitidas para explicar esta superioridad.

6.4.1. *Heterosis por dominancia*

Esta hipótesis señala que los híbridos, al poseer un número mayor de genes dominantes que las líneas que los originaron, resultan superiores por la reducción de las combinaciones homocigóticas recesivas. De esta manera, en el cruzamiento de dos líneas, una de ellas $AAbbccDD$ y la otra $aaBBCCSd$, el híbrido resultará $AaBbCcDd$. El efecto deletéreo que en cada línea derivaba de los dobles recesivos ($bbcc$ y $aadd$ respectivamente) quedaría suprimido por la expresión de los alelos dominantes. En síntesis, esta hipótesis no considera que haya nada *particular* en el heterocigoto, sino que es simplemente la supresión de los recesivos dobles lo que determina la superioridad.

6.4.2. *Heterosis por sobre dominancia*

Esta hipótesis sostiene que sí hay algo en la heterocigocidad, por sí misma, que determina la superioridad selectiva. Las explicaciones sugeridas son las siguientes:

- 1) La heterocigocidad confiere a sus portadores mayor versatilidad bioquímica. En efecto, si suponemos que distintos alelos son responsables por la producción de distintas sustancias, es factible asignar óptimos diferentes a cada una de ellas. Esto equivale a señalar que la heterocigocidad confiere rangos más amplios de adaptabilidad que la homocigosis.
- 2) Los heterocigotos están menos expuestos a los efectos de la selección. Este sería el caso antes mencionado de la anemia falciforme, en la que la superioridad del heterocigoto está realmente definida por la inferioridad de los homocigotos.

La mayor versatilidad bioquímica se traduciría tanto en su mayor aptitud para sobrevivir en ambientes fluctuantes, como en la posibilidad de generar una mayor diversidad de genotipos por recombinación, lo que trae consigo la probabilidad de una explotación más amplia de los componentes del medio (diversificación ecológica).

Por otra parte, varios autores han señalado el interesante fenómeno de reducción de la variancia en organismos heterocigotos (Falconer. 1960; Ayala, 1968). Esta homeostasis (Lerner, 1954) es posiblemente el resultado de la versatilidad bioquímica antes indicada y su ventaja selectiva resulta obvia al “amortiguar” el efecto de las continuas fluctuaciones del medio. Cuando esta reducción de la variancia afecta una característica crucial en la vida del organismo (por ejemplo, su tiempo de desarrollo), entonces adquiere un gran valor selectivo.

Si aceptarnos el segundo cuerpo de hipótesis, restaría explicar el origen del fenómeno heterótico. Mayr (1955, 1963 y 1970) ha señalado la existencia de dos posibles explicaciones. Una simplemente postula que los heterocigotos son *siempre potencialmente superiores*; la otra clama por la existencia de un proceso de selección favorable a esa superioridad. Los cruzamientos inter poblacionales deberían, de acuerdo

a la segunda explicación, producir híbridos inferiores, ya que la selección, actuando en forma diferente en cada población, debería establecer diferentes óptimos de interacción entre alelos (coadaptación). Sin embargo, existen numerosos ejemplos de lo contrario, es decir, superioridad selectiva en híbridos inter poblacionales.

Por otra parte, la heterocigosis *per se* no siempre es expresada en fenotipos superiores. La esterilidad de híbridos entre especies diferentes sería el caso extremo en la cual la falta total de coadaptación entre los genes, procedentes de distintas especies, conduce a una inferioridad selectiva.

6.5. Lastre genético

El concepto de lastre genético fue introducido por Müller en 1950 y desarrollado posteriormente por Haldane (1957) y Haldane y Kimura (1960). El mismo puede ser definido formalmente como

$$\frac{W_{max} - \overline{W}}{W_{max}}$$

W_{max} corresponde a la aptitud darwiniana del “mejor genotipo” o del “genotipo óptimo” de la población y \overline{W} es igual al valor medio de la aptitud darwiniana de la población. Este concepto surge de la frecuente observación de que los nuevos mutantes suelen reducir la aptitud de sus portadores y por consecuencia forman un “lastre” para ellos. La argumentación anterior conduce a la existencia de un límite teórico a la cantidad de variación presente, ya que la recombinación generaría numerosos genotipos inferiores.

Por otra parte, Dobzbansky (1964) ha definido el lastre genético en forma estadística, señalando que es la aptitud promedio de los heterocigotos de la población (*norma adaptativa*) el punto de referencia (y no un genotipo óptimo). En consecuencia, los portadores del lastre serían aquellos genotipos cuya aptitud cae más allá de dos desviaciones estándar de la media.

De acuerdo al primer punto de vista, la existencia de grados de variabilidad como los señalados por Lewontin y Hubby (1966) y luego por numerosos autores, serían imposibles. Suponiendo una reducción en la aptitud de la población a un 95 por ciento del máximo posible por efecto de la selección sobre cada gene, entonces para 2000 genes heterocigotos (un 30 por ciento del total en una estimación conservadora) el potencial de reproducción sería $0,95^{2000}$ (10^{-46}) del máximo posible, lo que equivaldría a la extinción de la población.

Esta contradicción entre la teoría y lo que ocurre en la naturaleza, en la que niveles de heterocigocidad entre el 20 y el 30 por ciento parecen frecuentes, es debida a que el concepto de lastre genético partió de algunas premisas falsas. Una de ellas es la que sostiene la existencia de un genotipo óptimo; otra la que considera que cada gene tiene una aptitud darwiniana independiente, ignorando tanto las interacciones entre genes, como el hecho de que la selección no actúa directamente sobre los genes sino sobre los individuos (Milkman, 1967). Por otra parte, también ignora la existencia de factores denso-dependientes de regulación numérica, en la población en cada generación.

Pese a las objeciones existentes en torno al concepto de lastre genético en su contexto original, no hay duda que el mismo ha tenido un gran valor heurístico, estimulando valiosas investigaciones tanto en el campo teórico como en el experimental (Mayr, 1970).

6.6. Selección en poblaciones naturales

El cambio evolutivo, medido en términos de las profundas diferencias que apreciamos entre especies, suele ser un proceso lento y gradual. Sin embargo existe alguna evidencia de cambios rápidos. El ejemplo del efecto de la selección completa contra el doble recesivo ilustra el elevado número de generaciones requeridas para la sustitución total de un alelo por otro. Haldane (1957) estimó que este proceso requería no menos de 300 generaciones. Pero los cálculos de Haldane estaban basa-

dos en algunas premisas que posiblemente deben ser corregidas. Una de ellas, mencionada en la sección anterior, es la independencia de cada gene. Mayr (1963) y Maynard-Smith (1968) han señalado que puede existir un efecto sinérgico entre genes deletéreos, de tal modo que un individuo:

“con tres genes deletéreos cada uno con una pérdida de aptitud del 1 por ciento en comparación con el alelo normal, tendrá una pérdida de aptitud mucho mayor que 3 por ciento, quizás hasta un 10 por ciento....” (Mayr, 1963).

Esta situación podría acelerar el proceso de sustitución y determinar que el proceso de formación de una nueva especie sea más rápido.

Por otra parte, lento como pudiese ser el proceso, el cambio ocurre, de acuerdo con Haldane (1932, 1957), incluso si un alelo es superior al otro apenas en un 0,1 por ciento. En los últimos 50 años ha surgido una constelación de evidencias que sugieren que el proceso evolutivo puede ser más rápido. En efecto, las profundas modificaciones ambientales causadas por el hombre en los últimos 200 años han determinado presiones selectivas que se traducen en rápidos cambios en la frecuencia de algunos genes. El melanismo industrial y la resistencia a insecticidas y antibióticos son ejemplo de lo anterior.

6.6.1. *Melanismo Industrial*

Hacia 1848 fue encontrado en Manchester (Inglaterra) una forma oscura (“melánica”) de una mariposa bastante común (*Biston betularia*). El análisis de colecciones de la época muestra que esta forma oscura representaba menos del 1% de la población. Sin embargo, para 1898 la forma oscura había pasado a ser la más frecuente con cerca del 95% de la población en el área de Manchester.

Las observaciones y los experimentos de Kettlewell. Ford y Tinbergen lograron explicar tanto el proceso como identificar el mecanismo selectivo actuante. La variedad grisácea

(*típica*) de *Biston bentularia* tiene una coloración protectora cuando se posa sobre los líquenes en zonas donde el hollín es escaso. Por el contrario, su coloración resulta contrastante cuando se posa sobre troncos ennegrecidos y son entonces fácilmente localizables por aves insectívoras. Todo lo contrario ocurre con la forma melánica (*carbonaria*), cuya oscura coloración le confiere protección cuando se posa sobre árboles cubiertos por hollín. Árboles y otras superficies en las ciudades británicas se oscurecieron considerablemente durante el siglo XIX por el empleo abundante del carbón tanto en la industria como en la calefacción doméstica. Luego el patrón de consumo de combustibles cambió, se utilizó más gas, se instalaron filtros y en ocasiones se reubicaron las fábricas.

El efecto del cambio ambiental y por consiguiente de la selección ha determinado que para 1958 (Kettlewell) sólo existían poblaciones con predominio de la forma grisácea en Irlanda, Escocia del Norte y el extremo suroeste de Inglaterra, zonas de baja actividad industrial. Kettlewell logró en forma experimental la plena identificación del agente selectivo. Esto fue posible a través de experimentos realizados en Birmingham, donde *carbonaria* constituía 87% de la población y en Dorset, donde la totalidad de la población correspondía a la forma *típica*. Un determinado número de individuos fueron marcados y liberados en cada localidad y luego se procedió a la recaptura. En un experimento fueron liberados individuos de ambas formas en un área donde los árboles estaban cubiertos por hollín. Al proceder a la recaptura se observó que la muestra contenía el 52% de los *carbonaria* liberados y apenas el 25% de los pertenecientes a la forma *típica*. En Dorset sólo se logró recapturar el 4,7% de los *carbonaria* contra el 13,7% de los integrantes de la forma *típica*. Es decir, mientras que en la zona contaminada se recuperaban dos *carbonaria* por cada mariposa *típica*, en la zona no contaminada, donde la forma grisácea tenía coloración protectora, la recaptura la favorecía en una proporción de casi 3 a 1.

Kettlewell y Tinbergen realizaron otro experimento, combinando observación directa con fotografías y filmación, ha-

ciendo evidente la eliminación selectiva de cada morfo. En cada caso observaron cómo las aves lograban encontrar rápidamente a las mariposas que contrastaban con el sustrato e ignoraban la presencia de las formas con coloración protectora en cada tipo de ambiente.

6.6.2. *Antibióticos e insecticidas*

A partir de 1945 el empleo de diversos antibióticos se generalizó. Es difícil concebir alguna población humana, por aislada que esté, en la cual ningún individuo haya estado en contacto con algún tipo de antibiótico. Poco después de iniciarse el uso extensivo de estas sustancias se encontraron las primeras “cepas resistentes”. Inicialmente fue sugerido que esta resistencia debía ser “inducida” por las drogas, es decir que éstas debían ser mutagénicas. Casi simultáneamente fueron encontrados los primeros casos de resistencia de insectos al DDT y una hipótesis similar fue emitida.

Los experimentos de Lederberg con bacterias y de Lüers, Bochnig y Kikkawa en insectos demostraron claramente que la resistencia era un fenómeno selectivo y que los genes responsables se encontraban en la población previamente al desarrollo de los antibióticos y de los insecticidas. Lederberg cultivando bacterias en agar puro y con estreptomicina, a través de un ingenioso sistema de replicación en placas, logró identificar y separar las bacterias portadoras de las mutaciones que conferían resistencia.

Por otra parte, Lüers, Bochnig y Kikkawa en *Drosophila*, Eddy (1955) en *Pediculus* demostraron igualmente que no era posible *inducir* resistencia, es decir provocar mutaciones que hicieran inocuo al DDT. De la misma manera como fue analizado el proceso de incremento en el número de individuos resistentes en la población mientras se mantenía la presión selectiva (insecticida), Keidig (1963) logró demostrar que al mantener libre de DDT una zona por cierto tiempo se podía observar una reversión de la resistencia. La resistencia al DDT suele estar bajo control de un mono factorial recesivo y se requiere un elevado número de generaciones

para que la resistencia pueda ser detectada. De igual manera, al cesar la presión del insecticida también se requiere un cierto número de generaciones para reducir la frecuencia del alelo responsable. Por el contrario, la resistencia al Dieldrin está controlada por un gene semidominante y en unas diez generaciones de selección la resistencia es observable (Spielman y Kitzmiller, 1967). En el año 2002 Wilson identificó el gen responsable por la resistencia al DDT en *Drosophila*, pero además identificó el proceso genético que consiste en la inserción de un “gen saltarín” en el sitio genético DDT-R, de hecho una mutación, que determina un incremento en la producción de citocromo P450 responsable por la degradación del DDT. Más recientemente, Schuler y colaboradores (2008) identificaron la base genética de la resistencia a insecticidas en *Anopheles gambiae*, uno de los transmisores más importantes de malaria en África.

Otro posible efecto de los insecticidas, lamentablemente aún por ser estudiado, es el aparente cambio de comportamiento de algunas especies. Algunos autores han referido un incremento en la *exofilia* (mosquitos que no entran en las casas) después de campañas antimaláricas en las que se ha utilizado grandes cantidades de insecticidas. Este cambio podría ser asignado a un proceso selectivo favorable a los genotipos menos endofílicos de la población, es decir aquellos que entran con menor frecuencia dentro de las viviendas. Martínez-Palacios y De Zulueta (1964) han ofrecido información interesante sobre este cambio en *Anopheles pseudopunctipennis* de México.

6.7. Aptitud darwiniana y adaptadura (*adaptedness*)

La aptitud darwiniana expresa las diferencias relativas en la contribución de cada genotipo a la siguiente generación. Ahora bien, este valor no es directamente cuantificable. En muchas oportunidades deseamos medir, no la aptitud relativa, sino la “condición de estar adaptado” (*adaptedness*. Dobzhansky, 1967), es decir, *adaptadura* de una población a un ambiente determinado.

Dobzhansky (1967) ha señalado nítidamente que un organismo no puede estar adaptado “en abstracto” y que requerirá sobrevivir para reproducirse y reproducirse para que la progenie sobreviva a la siguiente generación. Obviamente, el cuantificar con precisión y exactitud todos los componentes que determinan la sobrevivencia y la reproducción, no es tarea sencilla dada la heterogeneidad de los organismos y el elevado número de componentes que determinarán el éxito reproductivo. Sin embargo, el parámetro malthusiano, “ r ” o tasa intrínseca de crecimiento es, por ahora, una estadística aceptable para medir la adaptación en su conjunto.

El valor de “ r ” está más influenciado por unos aspectos de la biología reproductiva que por otros; así, la velocidad de desarrollo, la edad de la primera reproducción y la fecundidad de los individuos tienen mayor peso que la esperanza de vida y que las edades tardías de reproducción. En alguna oportunidad es posible que biológicamente sea muy importante una mayor longevidad que una temprana reproducción. Resulta obvio que el empleo de “ r ” como una medida de la adaptación tiene ciertas limitaciones, sin embargo, el uso de este parámetro es actualmente de utilidad práctica y conceptual.

6.8. Selección y éxito reproductivo

Darwin, en su bien conocida obra *El origen del hombre y selección en relación al sexo*, señaló la posible importancia evolutiva de las marcadas diferencias morfológicas que existen entre individuos de distinto sexo en una misma especie. Numerosos casos de dimorfismo sexual son debidos a la acción de la selección sobre la fecundidad o sobrevivencia, no al éxito sexual en el sentido de que estas características contribuyan efectivamente al acercamiento entre los sexos en forma diferencial (*selección sexual*). En otros términos, la presencia de cornamenta o plumaje llamativo, no necesariamente debe elevar la atracción que las hembras tienen hacia los machos, sino que posiblemente estos ornamentos elevan

la probabilidad de que estos machos sobrevivan y se reproduzcan.

Lo anterior determina que la selección sexual, en el sentido que Darwin le dio, y selección por *éxito reproductivo*, sean dos procesos diferentes. Por una parte las características *epigámicas*, es decir, aquellas que determinan la atracción entre sexos diferentes, son también importantes componentes del éxito reproductivo. Sin embargo, el concepto de selección sexual plantea la posibilidad de que individuos con mayor atractivo sexual tengan mayor éxito reproductivo que otros, posiblemente portadores de material genético más apropiado para la persistencia de la especie.

Mayr (1970) indica que la selección natural tiene en este proceso un punto débil al permitir la existencia de eficientes reproductores que posiblemente no contribuyan en gran cosa a la persistencia de la especie. Pese a lo anterior, constituye una observación general en la naturaleza que, asociado al éxito reproductivo se encuentran características como una mayor viabilidad y un mejor funcionamiento fisiológico. ¿Cuán importante es el proceso de selección sexual? ¿Cuánta superposición existe entre el mismo y la simple selección por mayor fecundidad? Son tópicos que aún requieren ser investigados en mayor detalle.

6.9. Selección denso-dependiente

Petit, en 1958, observó en colonias de laboratorio de *Drosophila melanogaster*, que los genotipos más raros de la población tenían mayor éxito reproductivo que aquellos abundantes. En *Drosophila* son las hembras las que hacen la selección de apareo, escogiendo al macho con el cual copularán. Petit y posteriormente Ehrnman (1967) descubrieron que las hembras manifiestan preferencia por aquellos machos portadores de los genotipos menos frecuentes. Este mecanismo contribuye, en forma significativa, al mantenimiento de la variabilidad genética en la población y además podría ser responsable del mantenimiento de polimorfismos sin que

exista superioridad de los heterocigotos, como lo señaló Teissier en 1954.

Una década más tarde surgieron nuevas evidencias de este mecanismo. Kojima y Yarborough (1967) analizaron las frecuencias de los alelos F y S del gene esterasa-6 en *Drosophila melanogaster* reconocibles electroforéticamente (F de “fast”, rápido, y S de “slow”, lento). Estos autores, tras una serie de experimentos, concluyeron que el efecto selectivo sobre un alelo o el otro, depende de la densidad de los mismos en la población.

6.10 Selección r y K

En años recientes ha sido sugerido (MacArthur y Wilson, 1967) que las poblaciones que ocupan ambientes “inestables” o “impredecibles” estarían favorecidos si: 1) se reproducen rápidamente y agotan los recursos del medio antes que otras poblaciones; 2) si son capaces de una rápida dispersión hacia otros ambientes, y 3) si son capaces de encontrar rápidamente ese nuevo ambiente. Organismos de este tipo han sido denominados *Estrategas-r*. Por el contrario, en ambientes de mayor estabilidad (ambientes predecibles) una mayor capacidad competitiva, especialización o eficiencia en explotar los recursos del medio sería favorecida. Estos últimos organismos serían denominados *Estrategas-K*. Para entender porque las especies difieren los rasgos de su biología, como sobrevivencia y mortalidad, es importante tomar en cuenta que los individuos usan una cantidad finita de energía para sus funciones básicas: mantenimiento, crecimiento y reproducción, existe entonces un balance del uso de la energía porque la cantidad que se dirige a alguna de las funciones mencionadas, no puede ser usada en otras.

El concepto de selección r y K fue ampliamente debatido (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970 y 1972; Hairston, Tinkle y Wilbur, 1970) y el mismo tiene posiblemente su origen en la sugerencia de Dobzhansky (1950) quien señaló de que las causas de mortalidad en las zonas templadas son

quizás menos denso dependientes y más independientes de la composición genética. Por el contrario, las causas de mortalidad en las zonas tropicales, aparentemente más estables, estarían más relacionadas a la capacidad competitiva (más denso dependientes) y por consiguiente más relacionadas a la composición genética. Naturalmente persiste aún abierto el tema de si la mayor “estabilidad” de los trópicos es un concepto válido.

En torno al concepto de selección r y K , es necesario señalar (Pianka, 1970; MacArthur, 1972) que los mismos no son procesos excluyentes. Es perfectamente posible que una población esté sometida en distintos períodos a presiones selectivas opuestas. En algunos insectos es posible que las formas larvales estén sometidas a regulación denso dependiente, en particular en formas acuáticas y durante los períodos de sequía. Los adultos resultantes serán portadores de los genotipos (que en forma larval) tenían la mayor capacidad competitiva. Sin embargo, ese material genético no tendrá expresión en la forma adulta, al menos no de la misma manera que en la larva. Los adultos por el contrario podrían estar sometidos a presiones reguladoras menos denso dependientes en los que los genotipos favorecidos sean los de mayor r . Aparentemente los adultos proceden de larvas K -seleccionadas y las larvas de adultos r -seleccionados.

Pianka (1970) señalaba que es posible concebir un “*continuum*” $r \longleftrightarrow K$ en el cual el extremo correspondiente a r representará un “vacío ecológico”, sin competencia y sin efectos de densidad. Por otra parte, el extremo K representaría un ambiente “totalmente saturado”. En el extremo r la estrategia óptima sería la utilización máxima de la energía en la reproducción; en el extremo K la estrategia óptima sería el mantener pocos individuos muy aptos para explotar y mantenerse en el medio. Distintas especies se encontrarán ubicadas en diferentes puntos de ese “*continuum*”, siendo de interés la determinación de sus posiciones relativas. Aunque el tema ha sido revisitado muchas veces después de los trabajos de Pianka hace ya casi 40 años, aún la idea mantiene vigencia e incluso ha sido empleada para explicar patrones de biodiversidad (McNeely, 1994).

Rabinovich (1975) recopiló valores de r para distintas especies de animales (Tabla 6.3). Sin embargo, otros autores (Stearns 1992, Charlesworth 1994) han criticado los conceptos de r y k porque muchos organismos no se ajustan a dichas predicciones y no se consideran a otros elementos importantes de la teoría de bio-historias, como, cantidad y calidad de la progenie, edad de la reproducción, tamaño del organismo, tiempo de desarrollo entre otros. Una hipótesis alternativa al modelo determinista de r - k es que los rasgos bio-históricos, en lugar de tener una inflexibilidad tienen una plasticidad fenotípica, es decir, que existen varias respuestas ante diferentes condiciones ambientales. En un año bueno, los individuos tienen más hijos que en uno malo cuando la progenie es inferior.

Tabla 6.3. Valores de r (por día) en distintas especies (Rabinovich, 1975; Gómez, Rabinovich y Machado-Allison, 1976).

Insectos	r
<i>Stagmatoptera biocellata</i>	0,0065
<i>Phyllopertha horticola</i>	0,0029
<i>Triatoma infestans</i>	0,0145
<i>Rhodnius prolixus</i>	0,0236
<i>Oncopeltus fasciatus</i>	0,0412
<i>Triboliurn castaneum</i>	0,1010
<i>Pediculus humanus</i>	0,1073
<i>Culex pipiens</i>	0,1453
<i>Aedes aegypti</i>	0,1800
<i>Nasonia vitripennis</i>	0,3007
<i>Drosophila melanogaster</i>	0,3756
Mamíferos	r
<i>Ovis aries</i>	0,00005
<i>Peromyscus maniculatus</i>	0,0104
<i>Microtus agrestes</i>	0,0125
<i>Rattus norvegicus</i>	0,0156

6.11. *Selección grupal y Selección vía parientes ('Kin Selection')*

Cierta sorpresa puede causar el encontrar comportamiento altruista en algunos animales. En una bandada de pájaros, algún individuo emite una señal de alarma ante la presencia de un depredador y aumenta la probabilidad de ser atacado. Algunos vampiros regurgitan la sangre y alimentan a otros miembros del grupo que no han tenido éxito en alimentarse. En colonias de insectos sociales (hormigas, avispas, abejas y termitas), las obreras son estériles y pasan toda su vida trabajando por el nido, cuidando y ayudando el esfuerzo reproductivo de la reina. Pero lo más sorprendente es la explicación, “para asegurar la sobrevivencia del grupo y de la especie” porque expresan una pésima interpretación del argumento de selección natural.

Wynne-Edwards (1962) entendió que cualquier expresión de restricción reproductiva debida a un genotipo altruista (reproducción cero o baja), no podría ser favorecida por la selección natural porque deja menos hijos per cápita respecto a los otros genotipos que no tienen esa expresión de comportamiento. Por otra parte, en un grupo constituido por genotipos altruistas, la aparición de un mutante egoísta podría ser favorecido por la selección natural, porque al dejar mayor número de hijos, tiene mayor probabilidad de fijarse en la población. Para explicar la presencia de los rasgos altruistas, propuso que las restricciones reproductivas deberían haber sido favorecidas por una selección donde los grupos, en lugar de los individuos, sean la unidad de selección. Para que la selección pueda operar, debe haber una tasa reproductiva diferencial entre los grupos, la cual se cumple cuando los grupos conformados por genotipos egoístas tienen una mayor tasa de extinción que aquellos grupos constituidos por individuos de genotipos altruistas. La selección individual gradualmente reduce la frecuencia del gene altruista pero la extinción del grupo de los egoístas la contrabalancea y emerge una propiedad promedio donde la frecuencia del alelo altruista dentro de la población puede aumentar (Futuyma, 1998).

Hubo críticas fuertes a la noción de selección entre grupos entre los investigadores y las más importantes, fueron realizadas por Hamilton (1964). Su oposición tiene argumentos muy simples:

- 1) Las tasas de natalidad y mortalidad entre los grupos es mayor respecto a las que ocurren entre individuos. Por consiguiente, la tasa de reemplazamiento de individuos con menor aptitud por unos de mayor aptitud es potencialmente mucho mayor que la tasa de reemplazamiento de grupos menos aptos por los más aptos.
- 2) La variación genética entre individuos es mayor que entre grupos y probablemente en grupos grandes, la mayoría de los alelos tengan una diversidad de frecuencias tal, que hacen que la variación genética entre los grupos sea menor.

Hamilton (1964) propone un mecanismo de selección a nivel de gene, denominado, *selección vía parientes* ('kin selection). Un alelo altruista puede aumentar en frecuencia en una población si los beneficiarios (individuos del grupo) están emparentados con el individuo que expresa el comportamiento. Así, el individuo está protegiendo a sus genes y sería favorecido, si:

$$c < r b$$

c es el costo en términos de la aptitud del altruista, b es el beneficio (considerando a todos los individuos y estimado con base en el cambio de la aptitud) y r es el coeficiente de relación genética entre el altruista y los beneficiarios. Si el costo es menor que los beneficios, el comportamiento altruista aumenta en frecuencia y puede mantenerse.

Los investigadores interesados en el tema, no niegan la posibilidad operativa de la selección entre grupos pero la mayoría considera que son *pocas las características que han*

sido favorecidas porque benefician a la población o a la especie (Futuyma 1998). Es muy importante comprender y reconocer que en el comportamiento humano, los cambios no necesariamente deben ser explicados por selección vía parientes ya que estamos inmersos un sistema social que transmite información, inter y transgeneracional, a través de diferentes modalidades. Los seres humanos tomamos decisiones, acertadas o erradas, bajo la influencia de la cultura, no necesariamente como factores hereditarios. De esta forma la sociedad humana no debe culpar a los genes por sus decisiones erradas.

Bibliografía básica

- Ayala, F. J. 1970. Population fitness of geographic strains of *Drosophila serrata* measured by interspecific competition. *Evolution*, 24: 483-494.
- Dobzhansky, T. 1967. On Fitness, Adaptedness and Adaptability. In: *Evolutionary Biology*. Dobzhansky, Hetch & Steere Ed., Appleton-CenturyCrofts, N. York.
- Falconer, D. S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Ronald Press N. York.
- Futuyma D. J. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior, I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- Hubby, J. L. y R. C. Lewontin. 1966. A Molecular approach to the Study of Genetic Heterocigosity in Natural Populations 1. The Number of Alleles at Different Loci in *Drosophila pseudoscura*. *Genetics*, 51: 595-609.
- Kojima, K. y K. N., Yarborough. 1966. Frequency Dependent Selection at the Esterase-6 Locus in *Droophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 57: 645-649.
- Lerner, L. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. John Wiley & Sons, N.York.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, N. York.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1966. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Machado-Allison, C. E. 1971. Genetic Differences among Sub-especies of *Aedes aegypti* and their Evolutionary Implications. PhD Thesis, Univ. of Notre Dame.
- Martínez-Palacios, A. y J. De Zulueta. 1964. Ethological changes in *Anopheles pseudopunctipennis* in Mexico after prolonged use of DDT. *Nature*, 203: 940.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Maynard-Smith, J. 1966. Evolution in Sexual and Asexual Populations. *Amer. Nat.* 102: 469-474.

- McNeely, J. A. 1994. Lessons of the past: Forests and Biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 3, 3-20.
- Pianka, E. R. 1966. On *r*- and *K*- Selection. *Amer. Nat.*, 104: 592-597.
- Rabinovich, J. 1975. Demographic Strategies in animal Populations: a regression analysis. In: *Trends in Tropical Ecology*. Golley & Medina Eds., Springer-Verlag.
- Rabinovich, J. E., Gómez, C y C. E. Machado. Allison. 1976. Population Analysis of *Culex pipiens fatigans* under Laboratory Conditions. *J. Med. Entomol.*, 13: 453-463.
- Schuler, M., Ting-Lan, C y S. Rupasinghe. 2008. Key Mechanism Of DDT Resistance Found In Malarial Mosquitoes. En Science Daily www.sciencedaily.com/releases/2002/09/020930075507.htm
- Spielman, A. y J. B. Kjtzmiller. 1967. Genetics of Populations of Medically-Important Arthropos. In: *Genetic of Insects Vectors of Disease*. Pal & Wright E., Elsevier.
- Wilson, E. O. y W. H. Bossert. 1971. *A Prime, of Popultion Biology*. Sinauer Ass. Inc., Stanford.
- Wilson, T. 2002. Researchers Identify Insect Gene Respon-sible For Pesticide Resistance En: Science Daily. www.science-daily.com/releases/2002/09/020930075507.htm
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd, Edimburgh.

Capítulo 7

Origen de las especies

“La ciencia de la Evolución es una disciplina en su propio derecho. Pero es el producto combinado de un número de ramas separadas del estudio y del conocimiento”. Julian Huxley (1953).

En los capítulos anteriores hemos discutido la existencia de patrones de variación en el tiempo y en el espacio. También han sido señalados los mecanismos a través de los cuales las poblaciones conservan su variabilidad genética y cómo responden ante las presiones selectivas. Sin embargo, la diversidad de los organismos no es simplemente una interminable secuencia de poblaciones gradualmente diferenciadas; existen, en apariencia, grupos de poblaciones afines, que denominamos especies, distinguibles de otros agregados similares. La búsqueda de una explicación satisfactoria a la existencia de unidades más o menos discretas en la naturaleza ha sido uno de los problemas centrales del estudio de los procesos evolutivos. En efecto, muchas veces “evolución” ha sido transformado en sinónimo de “origen de las especies”. El mismo Darwin, al seleccionar el título de su obra, reconocía por una parte la existencia de esas unidades, más o menos discretas, y por la otra las consideraba como el producto básico del proceso evolutivo.

Al margen de la existencia, como veremos más adelante, de distintos modos de especiación, es decir de formación de nuevas especies, tanto el proceso como el resultado dependen en buena medida de la existencia de mecanismos de aislamiento reproductivo.

7.1. Mecanismos de aislamiento reproductivo

La ruptura del flujo genético, el aislamiento reproductivo en sus distintas formas impide el libre intercambio de mate-

rial genético entre las poblaciones y así se preservan las diferencias genéticas que, por cualquier causa, se han establecido en una población. Así, los mecanismos de aislamiento reproductivo juegan dos importantes papeles. Por una parte aíslan la integridad del sistema genético de una especie o de una población en proceso de diferenciación y por la otra tienden a incrementar la eficiencia del acercamiento reproductivo entre los integrantes de la misma (Mayr, 1963).

El término “mecanismos de aislamiento” fue sugerido por Dobzhansky en 1937 y además, corresponde a este autor el mérito de haber sido el primer investigador en establecer la importancia evolutiva de los mismos. Varios autores han propuesto esquemas de clasificación de estos mecanismos, entre otros Mayr (1963) y Stebbins (1966). En la Tabla 7.1 se presenta un esquema, basado en los autores antes mencionados, pero con algunas modificaciones.

Tabla 7.1. *Mecanismos de aislamiento reproductivo.*

1. Pre copulatorios
1.1. Aislamiento en hábitat 1.2. Aislamiento estacional 1.3. Aislamiento etológico 1.4. Aislamiento estructural o mecánico
2. Post copulatorios
A. Pre cigóticos 2.1. Incompatibilidad gamética B. Post cigóticos 2.2. Inviabilidad de los cigotos o híbridos 2.3. Esterilidad de los híbridos 2.4. Inferioridad selectiva de los híbridos 2.5. Inviabilidad o esterilidad del F_2

En la tabla se han colocado estos mecanismos en una secuencia lógica. Así, los mecanismos post copulatorios sólo actúan cuando los pre copulatorios han sido superados de alguna manera. La separación de estos procesos en función

de la cópula no es arbitraria; los mecanismos pre copulatorios impiden el desperdicio de gametos y además son *sensibles a la selección natural* en forma directa. Un ejemplo de lo anterior son los complejos rituales de cortejo que preceden a la cópula en muchas especies. Estos rituales, esencialmente un mecanismo de mutuo reconocimiento intra específico, a veces no constituyen una barrera totalmente efectiva y ocurre hibridación en las zonas de contacto o superposición en la distribución de algunas especies. Sin embargo, los híbridos, aún siendo fértiles, no pueden reproducirse, ya que su comportamiento sexual previo a la cópula, suele ser intermedio entre las especies que han hibridado. Estos híbridos, al no ser reconocidos o aceptados como pareja, son seleccionados en contra.

Por el contrario, los mecanismos post copulatorios no sólo no impiden la pérdida de gametos, sino que la selección natural difícilmente puede actuar en forma directa sobre los mismos. En términos de uso de energía, los mecanismos pre copulatorios son más eficientes que los post copulatorios.

7.1.1. *Mecanismos pre copulatorios*

El aislamiento reproductivo más evidente ocurre cuando las especies ocupan hábitats diferentes (*Aislamiento de hábitat*) y por consiguiente, el encuentro de individuos de sexo y especie diferente constituye un evento raro. Ejemplos de esta situación entre organismos filogenéticamente relacionados son abundantes en la naturaleza. Por otra parte, es necesario señalar que un aislamiento de hábitat no demanda, necesariamente, que exista una gran distancia geográfica entre una y otra población. Los parásitos externos de aves y mamíferos pueden tener una amplia superposición en su distribución geográfica en términos generales; sin embargo, muchos de ellos, al no poder abandonar a un determinado hospedero, es decir su hábitat, están aislados aunque ocupen la misma área geográfica.

Blair (1928, 1958) y otros autores, han analizado detenidamente los mecanismos de aislamiento reproductivo de

Bufo fowleri y *Bufo americanus*. Estas especies hibridan en condiciones controladas de laboratorio, pero están aparentemente aisladas en la naturaleza pese a la superposición de su distribución geográfica. El aislamiento reproductivo parece obedecer a la existencia de más de un mecanismo. Por una parte *B. fowleri* prefiere charcos grandes, lagunas y arroyos de curso lento; por el contrario, *B. americanus* suele encontrarse en pequeños charcos y pozos reducidos en arroyos en desecación (aislamiento de hábitat). Además, los períodos de reproducción, pese a la existencia de una pequeña superposición, son básicamente diferentes (aislamiento estacional) y finalmente, han sido encontradas diferencias en el canto, parte importante del cortejo, entre ambas especies (aislamiento etológico).

El aislamiento etológico o de conducta, está restringido a los animales y suele ser, generalmente, bastante complejo. El comportamiento sexual, sumado a las diferencias entre los sexos, distintas coloraciones, sonidos y olores, forma un complicado sistema de reconocimiento y estimulación mutua de gran precisión y especificidad. La existencia de diferencias morfológicas o alteraciones en el comportamiento pueden determinar falta de los estímulos apropiados o ruptura de las secuencias necesarias en el cortejo.

Si bien las plantas carecen de comportamiento, al menos en el sentido en que este término es utilizado en los animales, la existencia de complejos mecanismos de polinización merece ser señalada. Es bien conocido el papel de insectos y otros animales como polinizadores de muchas plantas. Distintos tipos de asociación y de evolución paralela han sido descritos. Algunas plantas sólo atraen cierto tipo de insecto, otras son visitadas por una variedad de organismos. Cuando existe atracción hacia una sola especie de polinizador y éste no visita otras plantas, se puede establecer un mecanismo de aislamiento reproductivo muy eficaz.

Si las barreras etológicas son superadas, las diferencias anatómicas pueden impedir la cópula (*aislamiento estructural*). Schwinck en 1953, citado por Jacobson (1965), señala que las feromonas de las hembras de *Plodia interpunctella* y

Ephestia kühniella, dos especies de mariposas, determinan una fuerte excitación sexual en los machos de ambas especies; estos, estimulados, intentan copular con las hembras de la otra especie, pero las diferencias anatómicas lo impiden. En efecto las diferencias en la estructura genital fueron consideradas por muchos años como el mecanismo de aislamiento más eficiente y la taxonomía de muchos grupos de insectos está basada precisamente en las diferencias morfológicas del aparato genital. Pese a lo anterior, Jordan (1905), al analizar 698 especies de la familia Sphingidae encontró que en 48 de ellas no había diferencias importantes en el aparato genital. Mayr (1963), basado en este trabajo y en otros (Kullenberg, 1947; Rosen y Gordon, 1953), señala que el aislamiento estructural juega un papel limitado en la mayoría de los animales. Resulta obvio que las estructuras genitales son un producto pleiotrópico de numerosos genes, y cambios en la constitución genética del organismo deberán reflejarse en modificaciones estructurales de la genitalia, pero lo mismo debe ocurrir con otras características como el comportamiento y el tipo de feromonas. Las diferencias en la genitalia pueden tener distinto grado de importancia de acuerdo al grupo y a la historia evolutiva del mismo.

7.1.2. *Mecanismos post copulatorios*

Bajo este título incluimos dos tipos de mecanismos. Por una parte la *incompatibilidad gamética*, es decir, el fracaso de los gametos en el tracto genital o en el momento en que, por ejemplo espermatozoides y óvulos se encuentran, es un proceso post copulatorio pre cigótico. Este mecanismo ha sido analizado en varios organismos. Patterson y Stone (1952), por ejemplo, observaron, en cruzamientos entre especies distintas de *Drosophila* que ocurre un bloqueo del semen por una secreción de la pared vaginal de la hembra. En las plantas ha sido descrito un proceso análogo, denominado *aislamiento fisiológico*, donde el polen de ciertas especies, al entrar en contacto con el estigma, determina una reacción de rechazo. Otros fenómenos similares han sido descritos. En algunas especies de *Bufo* machos estériles pueden estimular la oviposición de la hembra, pero los huevos, al no ser

fertilizados, mueren en poco tiempo. Volpe (1960) ha estudiado esta situación en *Bufo fowleri* y *B. valliceps*.

Finalmente, es posible considerar varios tipos de mecanismos post cigóticos. Estos incluyen la mortalidad cigótica en distintas fases del desarrollo; la formación de larvas o juveniles inviables; esterilidad de los híbridos: reducción en la fertilidad o inferioridad de estos últimos y ruptura en la cohesión genética en el F_2 o en el producto de los retrocruzamientos. Todos estos mecanismos constituyen un *continuum*, sin embargo, suelen ser clasificados en forma discreta para uniformidad de exposición. En general las expresiones del fracaso reproductivo suelen ser indicadores del grado de afinidad en el material genético de las especies hibridantes.

7.2. Hibridación

Pese a la diversidad y eficiencia de los mecanismos de aislamiento reproductivo, responsables del mantenimiento de la integridad genética de las especies, en muchos casos los organismos son capaces de superar todas esas barreras e hibridar. Mayr (1963) discute con amplitud las distintas interpretaciones que ha recibido el término "híbrido". En efecto, el mismo ha sido empleado, indistintamente, para describir la progenie de cruzamientos entre especies diferentes, poblaciones diferentes, cepas diferentes e incluso, entre individuos que difieran en un carácter reconocible. En esta sección, el término estará limitado al resultado del intento entre especies diferentes. Esto lleva a una inevitable circularidad en cuanto al concepto de especie y a una aparente contradicción, dado que la formación o no de híbridos entre poblaciones aparentemente distintas será precisamente uno de los criterios a ser empleados para decidir si dichas poblaciones pertenecen o no a distintas especies.

En páginas anteriores hemos señalado las marcadas diferencias en la frecuencia de hibridación entre plantas y animales. En las primeras, la misma no se traduce necesaria-

mente en una ruptura del sistema genético, por el contrario, combinada a la poliploidía, constituye un importante proceso de formación de nuevas especies. Este proceso es tan frecuente en algunas plantas, que Heiser (1961) señala que de las 50 especies de *Heliacanthus* conocidas en América del Norte, existe evidencia de Hibridación en 25 de ellas. En los animales, existe un creciente número de muchos de ellos referidos a peces por modificación de hábitat, por ejemplo contacto de cuencas hidrográficas previamente separadas por construcción de represas y otras alteraciones (Hubbs, 1955; Hubbs y Miller, 1943). Pero se considera excepcional el encuentro de híbridos naturales.

Tabla 7.2. Factores asociados a la hibridación (Mayr, 1963)

- | |
|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 1. Hibridación marginal.
<i>Reducido número de individuos de la especie.</i> 2. Naturaleza de la asociación entre parejas. 3. Formas de fertilización. 4. Perturbación del hábitat. |
|--|

Existe un cierto número de casos analizados de hibridación (e introgresión) que ocurren en el margen del área de distribución de una especie. Estas poblaciones marginales suelen existir en bajas densidades y al reducirse la probabilidad de encuentro entre los distintos sexos en coespecíficos, aumenta la posibilidad de respuesta a estímulo sexual entre especies diferentes. Este fenómeno es comparable a los numerosos ejemplos de hibridación en cautividad, cuando el investigador coloca en contacto directo a especies, que en la naturaleza suelen estar aisladas por diversos mecanismos.

De igual manera, el tipo de nexo que se establece entre la pareja parece ser importante. En especies en las que la asociación entre el macho y la hembra es de larga duración o permanente y la cópula es precedida por un largo o complejo cortejo, la hibridación es poco frecuente. Por el contrario, en

ciertas aves, como indica Mayr, en las que no existe ni asociación prolongada ni formación de pareja permanente (Trochilidae y Tetraonidae, por ejemplo), la hibridación parece ser más común.

Pese a la eficiencia de los mecanismos etológicos, los mismos no pueden evitar la posibilidad del contacto entre gametos en organismos acuáticos en los que la fertilización es externa. Esto coloca en relieve la importancia de los métodos de fertilización en relación a la frecuencia de hibridación. En la literatura correspondiente encontramos un mayor número de híbridos en peces con fertilización externa que en otros vertebrados (Hubbs, 1955) o que en peces con fertilización interna.

Numerosos son los ejemplos existentes de hibridación por perturbación del hábitat. Hubbs y Miller (1943) han señalado que el proceso de desecación puede obligar a ciertas especies de peces a convivir en aguas comunes determinando la ruptura de los mecanismos de aislamiento. Fryer e Iles (1972) observaron hibridación entre *Tilapia spilurus nigra* y *T. leuconstricta* en el Lago Nai-vasha (Kenya). Ambas especies habían sido recientemente introducidas, en forma deliberada.

7.3. Especiación

Las notables diferencias biológicas, los mecanismos reproductores, ecología y procesos de adaptación de plantas y animales, determinan la existencia de diversos *modos de especiación*. Dentro de las limitaciones existentes es posible considerar tres procesos diferentes que conducen a la formación de nuevas especies (Fig. 7.1). Cada uno de ellos ha recibido nombres diversos y varios autores han intentado formalizar una clasificación de los mismos (Tabla 7.3) que incluya todas las alternativas posibles.

Mayr (1963) contemplaba dos grandes modalidades: (a) *Especiación filética* y (b) *Multiplicación de las especies*. Así

mismo consideraba que en esta segunda gran categoría deberían incluirse (1) *especiación gradual, simpátrica y alopátrica* y (2) la *instantánea*, usualmente limitada a algunas plantas. La *especiación filética* de Mayr es el producto de la selección direccional analizada en el capítulo anterior, pero controversial debido a las dificultades para ser demostrada (Gould, 1977; Gould y Eldredge, 1977). Eldredge y Gould (1972) criticaban la simplicidad de este enfoque sobre la base de su teoría del equilibrio puntual, es decir de la existencia de evidencia de procesos más rápidos de especiación. Para 1978 White propone un nuevo esquema, mismo que ha sobrevivido hasta el presente y que trataremos más adelante.

7.3.1. *Especiación filética*

La selección direccional discutida en el capítulo anterior puede ser el proceso responsable por la *especiación filética*, sin embargo, no deja de ser controversial debido a la baja probabilidad de ser “probada”. Posiblemente, este tipo es el que más estimuló a los paleontólogos británicos a finales del Siglo XIX y comienzo del XX (1899-1929) en la búsqueda de “eslabones perdidos” en numerosas especies de invertebrados (echinoideos, corales, ostras) y vertebrados incluyendo al hombre (Gould, 1977; Gould y Eldredge, 1977). (Fig. 7.2)

Desde el punto de vista teórico, no resulta difícil concebir que una especie, cuyas poblaciones se encuentran aisladas, sufra gradualmente cambios importantes. Cambios que pueden conducir a la invasión de un nuevo nicho por parte de una población diferenciada. Sin embargo, dado a que no existe una barrera que permita el aislamiento reproductivo, éste deberá ocurrir dentro del rango de distribución de la especie.

Especies con amplia distribución latitudinal y con series de poblaciones contiguas diferentes (variación clinal) podrían estar aisladas en sus extremos en los que ha ocurrido una diferenciación tal, por ejemplo en el comportamiento, que determine que no se reconozcan como miembros de la misma especie. Fijados así los caracteres que impiden la hibridación o entrecruzamiento, el proceso concluye con dos

especies diferentes. Este proceso de especiación filética puede ocurrir a través de la selección natural actuando sobre la variabilidad genética de la población original (proceso autógeno) o a través de la incorporación de material genético de otra especie (proceso alógeno). El primero debe ser más común en los animales, en los que la introgresión no es un fenómeno común; por el contrario, la transformación alógena puede ser más frecuente en las plantas (Anderson, 1953).

En la especiación filética no se obtiene una “ramificación” de un linaje determinado, más bien podemos describir este proceso como “extinción por transformación” o anagénesis, como algunas autores lo han llamado. La especie parental desaparece, al transformarse, en la nueva especie (Fig. 7.1A y 7.2).

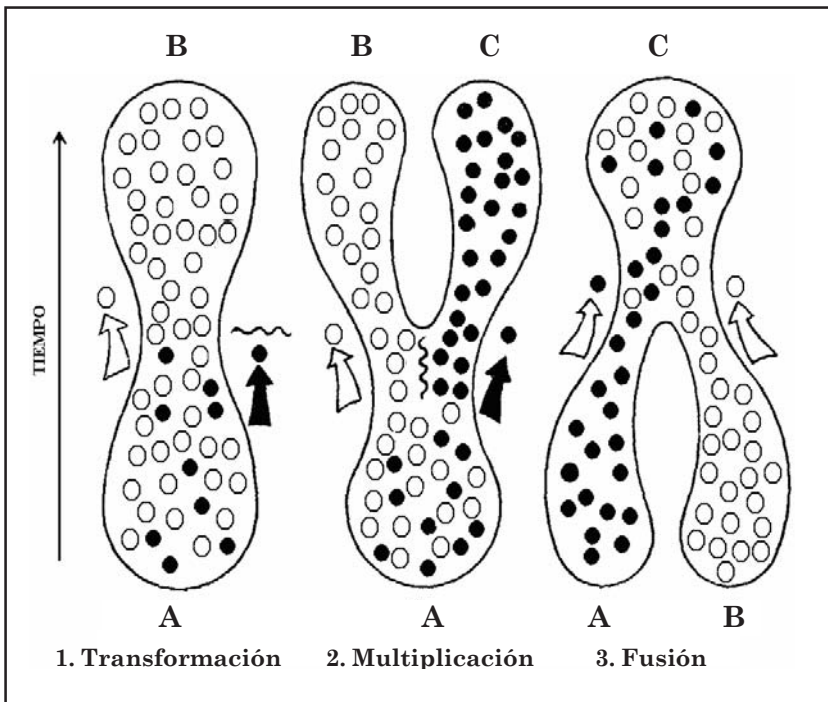


Figura. 7.1. Modos básicos de especiación. 1) Especiación filética o transformación; 2) Multiplicación; y 3) Fusión dos especies. Basado en Mayr (1963).

Esta especiación ha sido sugerida para explicar la evolución de los homínidos en general y del género *Homo* en particular (Simpson, 1963). Así, en sus etapas más recientes, parece más ser un proceso anagenético, al menos desde la desaparición de los australopitecinos. Ahora bien, existe todavía controversia acerca de si los diferentes fósiles taxonómicamente descritos como pertenecientes al mismo género (como *Homo habilis* y *Homo erectus*) son especies diferentes o variantes morfológicas (fenotípicas) de la misma especie.

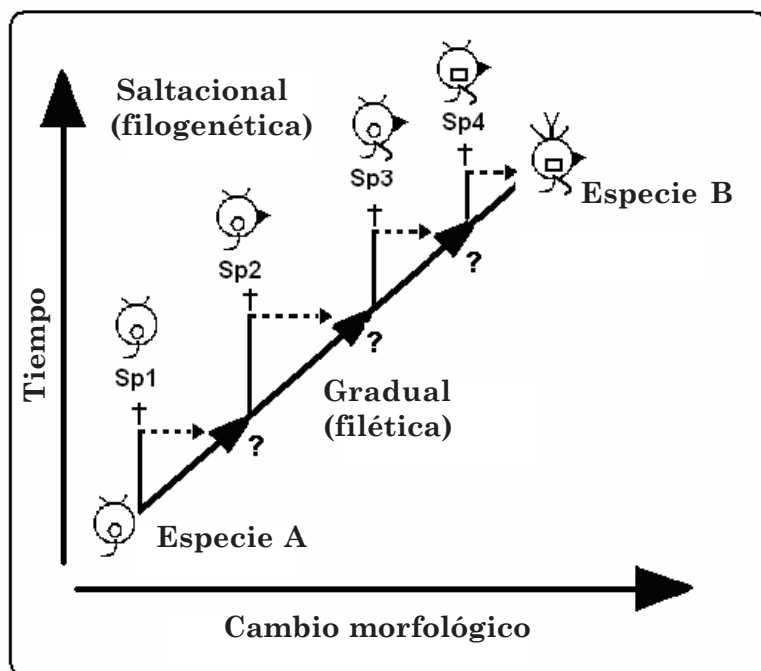


Figura 7.2. Ilustración hipotética de especiación filética (gradual) y saltacional. Producción de nueva especie (†). Flechas gruesas indicarían “fenotipos intermedios”, suerte de “eslabones perdidos” o especies. En el modelo “gradual” los cambios se van acumulando durante el tiempo. El modelo “saltacional” implica ruptura del equilibrio y producción de cambios masivos en poco tiempo con la generación de dos especies y un proceso de extinción. El resultado final aparentemente es el mismo. (Modificado de Eldredge y Cracraft, 1980, Fig. 4.1 y 4.3).

7.3.2. *Multiplicación de las especies*

La multiplicación de las especies era el segundo gran grupo contemplado por Mayr y responsable importante por el incremento de la diversidad en el tiempo. Es factible considerar dos tipos de procesos diferentes que pueden determinar este incremento en la diversidad, la “*especiación instantánea*” limitada básicamente a las plantas y la “*especiación gradual*” común tanto en plantas como en animales.

La primera apunta hacia la posibilidad de formación de *unidades discretas* en lapsos breves. Estos términos parecen reminiscencias de viejas hipótesis (Cuvier, por ejemplo). Aunque el término “instantánea” tampoco es el más apropiado, el mismo se ha hecho de uso común. Este proceso está asociado a cambios genéticos masivos y ocurre a través de uno o pocos individuos de la población original y consiste en la producción de organismos reproductivamente aislados en una o pocas generaciones. En organismos asexuales está abierta la posibilidad de especiación instantánea por simple mutación (Protozoarios, Bacterias, Celenterados y posiblemente Rotíferos) ya que es posible la formación de poblaciones genéticamente idénticas y diferentes a otras a partir de un solo individuo. Las líneas de descendencia reciben el nombre de clones. Estas líneas podrían ir acumulando diferencias genéticas por mutación, y eventualmente constituir especies diferentes.

Cuando existe alternancia de generaciones la formación de clones suele estar interrumpida. En efecto, durante la fase asexual es posible la constitución de poblaciones clonales en las que la especiación instantánea es probable, pero al retornarse al ciclo de reproducción sexual, el intercambio de material genético interrumpirá cualquier proceso de diferenciación que se haya sido iniciado en la fase asexual.

Existe amplia documentación sobre la especiación por poliploidía en numerosos grupos de plantas y en particular en especies cultivadas. Por ejemplo el género *Triticum* (tri-

go) está constituido por especies que presentan 14, 28 y 42 cromosomas.

Se ha postulado que las formas primitivas contienen 14 cromosomas somáticos (*T. aegilopoides* y *T. monococcum*) y las más recientes, precisamente las de más amplio cultivo, tienen 42. En todos los casos el número cromosómico es un múltiplo de 7 (número básico). Se supone que las formas con 28 cromosomas surgieron a partir de aquellas con 14 mediante la duplicación cromosómica en híbridos entre formas de 14. De igual manera, las especies de 42 cromosomas, deben ser producto de la duplicación en híbridos entre formas de 14 y 28 cromosomas. Existen otros grupos de plantas, en las que se ha logrado trazar el origen de algunas especies por poliploidía, o se han obtenido en forma experimental (*Asplenium*, *Gossypium*, *Primula* y *Raphanobrassica*). En general se ha estimado que entre el 30 y el 50 por ciento de las angiospermas actuales son de origen poliploide (White, 1954). En algunos casos se ha sugerido un origen poliploide para familias enteras, como es el caso de las Rosaceae. En plantas inferiores el fenómeno de la poliploidía no ha sido investigado en forma intensa, pero existe evidencia de que el proceso es común en algas, musgos y helechos.

Tabla 7. 3. Número de cromosomas en especies de *Triticum*

Número de cromosomas		
14	28	42
<i>T. aegilopodes</i>	<i>T. diccoides</i>	<i>T. aestivum</i>
<i>T. monococcum</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. spaherococcum</i>
	<i>T. durum</i>	<i>T. compactum</i>
	<i>T. persicum</i>	<i>T. spelta</i>
	<i>T. turgidum</i>	<i>T. macha</i>
	<i>T. polonicum</i>	

La frecuencia de las formas poliploides ha sido asociada a factores climáticos como bajas temperaturas o a la existencia de climas con extremos térmicos en ciertos períodos. Tam-

bién ha sido señalada la posibilidad de que esté asociada a la colonización de nuevos ambientes. Stebbins (1970) destaca la existencia de evidencias contradictorias, pero agrega que en plantas invasoras de origen europeo introducidas en California predominan las formas poliploides. Las plantas nativas anuales sólo presentan un 20 por ciento de poliploides, mientras que en las invasoras la cifra es de 42 por ciento. Otro aspecto interesante de la poliploidía es la aparente irreversibilidad del sistema. Las plantas poliploides rara vez, o quizás nunca, dan lugar a formas diploides. En los animales la poliploidía no parece tener tanta importancia. Es posible que la ruptura del balance en la determinación del sexo, el acentuado gonocorismo de la mayoría de los animales y problemas de diferenciación celular sean las tres causas que impiden la poliploidía (Müller, 1925; Stebbins, 1950; Mayr, 1963). Sin embargo, en animales partenogénéticos o hermafroditas existe evidencia de poliploidía y la literatura contiene ejemplos en grupos tan diversos como moluscos (*Paludetrina*), gusanos tricládidos (*Dendrocoelum*), crustáceos (*Artemia*, *Trichoniscus*), lombrices de tierra y algunos peces.

7.3.3. *Especiación gradual*

Dos modelos básicos han sido propuestos como vías de especiación gradual: 1) *Especiación simpátrica*, y 2) *Especiación alopátrica* o geográfica. Ambas presentan variaciones o modelos transicionales (White, 1978). El primer modelo “*especiación simpátrica*” supone la posibilidad que poblaciones de una determinada especie logren invadir un nuevo nicho y queden reproductivamente aisladas de otras poblaciones dentro de un mismo rango de distribución geográfica. Este modelo requiere premisas que rara vez se cumplen en la naturaleza. La subdivisión de una población en unidades de mayor homogeneidad genética requiere de un proceso previo de *homogamia*, es decir, la existencia de una mayor atracción entre individuos de mayor similitud genética. En capítulos anteriores hemos señalado la existencia de evidencia opuesta a esta premisa, es decir, mayor atracción entre individuos genotípicamente diferentes (*heterogamia*).

Otra demanda de este modelo es la selección de nicho y la preadaptación. Es decir, que organismos que en su etapa de dispersión buscan el nicho que mejor se adapta a su constitución genética. Si bien esto puede ser cierto en términos generales, es difícil concebir que uno, o pocos mutantes, puedan hacer *efectiva* la preadaptación a un nicho, tan diferente del original, que pueda promover el aislamiento reproductivo. Algunos ejemplos de este tipo de especiación han sido sugeridos por autores que han estudiado la extraordinaria “radiación” en dos grupos de peces cíclidos en los lagos de África, así, se supone que las especies han sido formadas a partir de “*stocks* generalistas” que han invadido numerosos nichos determinados por sustratos diferenciados en estructura (rocas, fango, arena) y profundidad dentro de mismo lago (Fryer e Iles, 1972).

El origen de nuevas especies por *selección disruptiva* ha sido sugerido por algunos autores (Thoclay y Gibson, 1962) basados en resultados experimentales. Pese a lo anterior, los polimorfismos extremos existentes en la naturaleza no parecen constituir parte de un proceso incipiente de especiación, dada la existencia de flujo genético entre las poblaciones polimórficas.

Otro mecanismo de especiación simpátrica sugerido es el de *aislamiento estacional*. El mismo supone la posibilidad de que ocurra aislamiento reproductivo entre poblaciones que se reproducen en distintas épocas del año. Sin embargo, no parece existir evidencia concluyente y es posible, tal como señala Mayr (1970), que muchas de las llamadas “razas estacionales” correspondan a una superposición secundaria en la distribución de poblaciones originadas en zonas geográficas diferentes y adaptadas a las condiciones locales. Asimismo, debe ser señalado que algunas de estas “razas estacionales” al ser estudiadas cuidadosamente, han resultado ser especies crípticas. Además de las objeciones antes señaladas, es necesario añadir otras de tipo genético. La reproducción sexual resulta en recombinación que a su vez mantiene la cohesión genética de la población bajo el efecto de la selección natural. Un nuevo mutante no puede ser responsable de un proceso de aislamiento reproductivo, ya que

en su fase inicial siempre será heterocigoto. Por consiguiente si esta nueva mutación determina incompatibilidad frente a los restantes individuos de la población, no podrá reproducirse y la mutación será eliminada de la población.

A diferencia del modelo anterior, la *especiación alopátrica* o geográfica se encuentra ampliamente documentada. Algunos autores han considerado que la misma constituye el proceso más generalizado en animales y junto a la poliploidía es responsable por la mayoría de los ejemplos estudiados en las plantas. Las presiones selectivas varían considerablemente en el rango de distribución de la mayoría de las especies. Esto debe determinar diferencias en la frecuencia de algunos alelos. Sin embargo, la existencia de poblaciones intermedias entre los extremos mantiene un flujo genético continuo que conserva la cohesión de la especie. Una mayor diferenciación y formación de especies, exige una ruptura de ese flujo, es decir, aislamiento geográfico.

Existe una discusión sobre el empleo del término *alopátrica* o el de *especiación vicariante* que para algunos autores es el más adecuado (Wilkins, 2005), para explicar procesos de especiación asociados a cambios climáticos o geológicos, que se traducen en cambios geográficos, de distinta magnitud, que determinan el aislamiento de poblaciones. Ejemplos de especiación han sido sugeridos debido a la ruptura de las grandes masas terrestres (Hocutt, 1987), y la observación de endemismos en áreas grandes. Por otro lado, también explican la presencia de organismos con posibles ancestros comunes en continentes separados en el presente, que formaron parte de grandes masas terrestres unidas en el pasado (Gondwana y Laurentia) Tal es el caso de los marsupiales (América del Sur y Australia, parte de Gondwana). Año tras año crece el conocimiento sobre la dinámica de los continentes y en la actualidad está razonablemente bien datada. Así, el largo proceso de fragmentación de la Gondwana (450 millones de años) y sus etapas (Cámbrico, Ordovícico, Mesozoico) y las rupturas más recientes entre América del Sur y África en el Cretácico y entre Australia y la Antártica en el Cenozoico son otros ejemplos que apoyan este modelo de

especiación. Sin embargo, existen eventos menos dramáticos, como cambios en el flujo de los ríos como ha sido estudiado en el sur de Nueva Zelanda y América del Sur pueden ser la causa de especiación vicariante (Waters, 2009).

Cuando las poblaciones de una especie difieren en características discontinuas, reciben el nombre de *razas geográficas*, término común en la literatura evolucionista de los últimos 75 años, ilustra la relación existente entre discontinuidades en características y separación geográfica. Estas subpoblaciones pueden ser consideradas como una etapa en la transformación de una población o grupo de poblaciones en especies distintas. No siendo factible analizar en un lapso breve un proceso (cambio en los atributos) tan lento como éste, debemos suponer que existe la capacidad de reconocer (por los científicos) en ellos, las distintas etapas del mismo; a menos que se evidencie un “salto” como ha sido sugerido por Eldredge y Gould (1972) y Gould y Eldredge (1977).

En este sentido, Dobzhansky (1970) señaló:

“Para el taxónomo, las especies in status nascendi son un problema, le resultan embarazosas; a ciertas personas les han llevado a creer que todas las especies son creaciones de los taxónomos y no realidades objetivas de la naturaleza. Lo que constituye un problema para el taxonomista, es, sin embargo, una bendición para el evolucionista”.

El análisis del complejo de especies (o *superespecie*) *Drosoplila paulistorum* realizado por Dobzhansky y sus colaboradores, mostró la existencia de distintos niveles de especiación (o diferenciación) entre las *semiespecies* que la constituyen. Las seis semiespecies (*centroamericana*, *orinocana*, *amazonica*, *interior*, *andeobrasileña* y *transcional*) son indistinguibles en su morfología, pero difieren en el ordenamiento de bloques de genes en sus cromosomas, lo que determina aislamiento reproductivo entre cada especie incipiente. Ahora bien, el aislamiento entre las mismas no parece completo, ya que si bien es cierto que los machos híbridos son estériles, las hembras suelen ser

fértiles. En algunas localidades el proceso parece más avanzado que en otras ya que es posible encontrar hasta cuatro semiespecies juntas sin que ocurra hibridación.

En estudios realizados sobre mosquitos (Davidson y cols., 1967; Kitzmiller y col., 1967) también se ha obtenido evidencia de la existencia de distintos grados de especiación. Las formas paleárticas del complejo *maculipennis* en *Anopheles* son difícilmente separables entre sí por su morfología (especies crípticas). Los cruzamientos experimentales realizados entre varias especies permiten inferir la existencia de distintos grados de afinidad genética (Tabla 7.4).

La restricción, o el cese completo del intercambio de material genético entre dos o más poblaciones pueden ocurrir por vías muy distintas. Una parte de la población puede migrar hacia una nueva zona y luego quedar aislada de las restantes poblaciones por alteraciones del ambiente. Glaciaciones, conexiones y separaciones intercontinentales, fragmentación de cuerpos de agua, formación de desiertos y muchos otros cambios pueden determinar aislamiento entre poblaciones.

Las poblaciones marginales o periféricas deberían mostrar cierta diferenciación y en efecto, existe evidencia. Se formularon dos hipótesis diferentes para explicar la ruptura en la continuidad y flujo de genes entre poblaciones. Una de ellas (Fig. 7.3) es la formación de poblaciones periféricas como producto de la expansión de la especie en períodos favorables para su incremento numérico; al deteriorarse estas condiciones las poblaciones marginales podrían quedar aisladas y el proceso de selección natural las haría diferenciarse de la población original. Una objeción a este modelo es que las poblaciones marginales no están bien adaptadas a esas zonas periféricas y que sería necesario el concurso de mutaciones favorables, evolución de mecanismos de aislamiento reproductivo y ausencia de competidores y depredadores para que estas poblaciones tuviesen éxito en su proceso de diferenciación.

Tabla 7.4. Resultado de cruzamientos entre *Anopheles atroparvus* y otras especies del complejo *maculipennis*. (Kitzmilller, Frizzi y Baker, 1967).

<i>Anopheles atroparvus</i>					
F1	<i>labranchiae</i>	<i>maculipennis</i>	<i>subalpinus</i>	<i>sacharovi</i>	<i>messae</i>
	Esteril	Esteril	Fertil	Pocos adultos todos estériles	No se obtienen adultos
	Esteril	Esteril	50%	Fertil	Pocas larvas

La segunda hipótesis supone el cese del flujo genético por una ruptura en la continuidad de la distribución (Fig. 7.4). En este caso, cada población aislada está previamente adaptada al ambiente, el riesgo de extinción es menor y podrían transformarse en especies diferentes. Este proceso, más efectivo que el anterior, debe ser menos frecuente. Existe una aparente contradicción en lo anteriormente expuesto. Mayr (1963, 1970) lo aclara a través de dos preguntas: 1) ¿Producen frecuentemente nuevas especies las poblaciones periféricas? y 2) ¿Las nuevas especies son el producto de poblaciones periféricas aisladas? La respuesta a la primera pregunta es negativa; la respuesta a la segunda es positiva. Es decir, que pese a que las poblaciones periféricas fracasan frecuentemente como unidades evolutivas, cuando tienen éxito conducen a la formación de nuevas especies. Los estudios existentes muestran, cada vez que una especie es suficientemente estudiada, evidencia de su elevado contenido de poblaciones parcialmente diferenciadas (razas, subespecies y poblaciones periféricas).

Por otra parte, el análisis de la flora y fauna de las islas ofrece evidencia favorable a esta interpretación. Uno de los ejemplos mejor documentados corresponde a las aves de las islas Galápagos observadas por Darwin en el viaje del *Beagle*. Estas aves, (familia Fringillidae) son clasificadas en la actualidad en seis géneros con 14 especies (Lack. 1953; Bowman, 1961). Estas aves no difieren exclusivamente en el tipo de

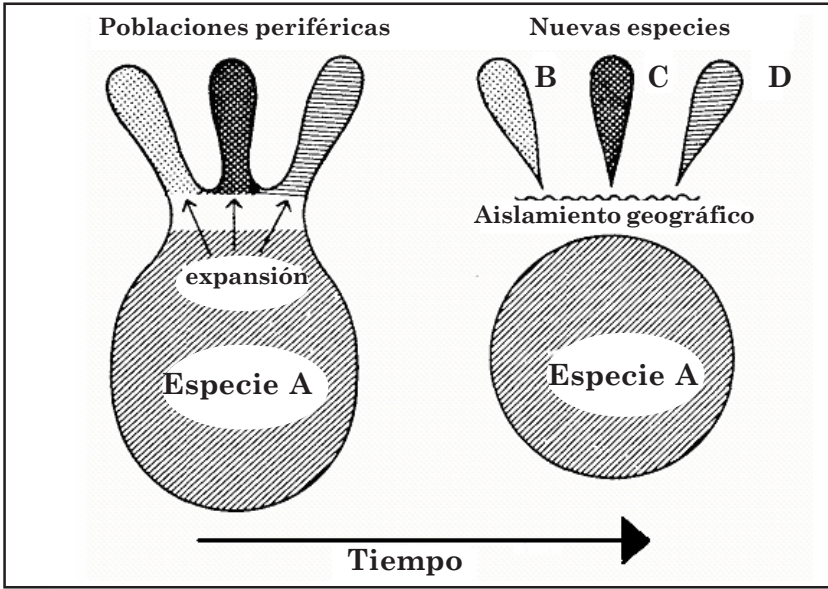


Figura 7.3. Poblaciones periféricas y especiación. La especie original, A, expande su área de distribución y forma poblaciones periféricas. Distintas presiones selectivas van a determinar diferencias en la composición genética de estas poblaciones en el tiempo. Si posteriormente estas poblaciones periféricas quedan aisladas de la población original, la existencia de presiones selectivas diferentes y la ruptura del flujo genético podrán permitir la formación de nuevas especies (B, C y D).

alimento, sino que existen diferencias de tamaño e interesantes adaptaciones en la forma del pico. Algunas formas tienen hábitos muy similares y en consecuencia, existe una exclusión mutua. Por ejemplo, *Camarhynchus pauper* y *C. psittacula* tienen hábitos y morfologías similares; la primera apenas ocupa la Isla Charles, mientras que *C. psittacula* está distribuida sobre once islas diferentes. *G. conirostris* y *G. scandans*, también son bastante parecidas, se distribuyen, respectivamente, en las islas periféricas y en las centrales. Este patrón podría ser explicado a través de la colonización (poblaciones periféricas) en ausencia de competidores y luego ruptura del flujo genético entre las distintas poblaciones colonizadoras. Una vez establecidas y geográficamente aisladas en las islas, las distintas presiones selectivas y la existencia de nichos disponibles permitieron la diferenciación de este grupo. Un caso similar ha sido sugerido

do para mariposas, reptiles y aves distribuidas en la región amazónica de América del Sur, donde por efecto de las glaciaciones se produjeron separaciones de poblaciones periféricas que tuvieron la oportunidad de adquirir diferenciación suficiente dentro de “parches de bosque” aislados (*Teoría del Refugio Forestal*, Vanzolini, 1973). Sin embargo, al igual que otras explicaciones esta teoría ha sido discutida ampliamente por Endler (1977) que sugiere aislamientos debido más a cambios en aspectos biológicos, que causados por efectos climáticos.

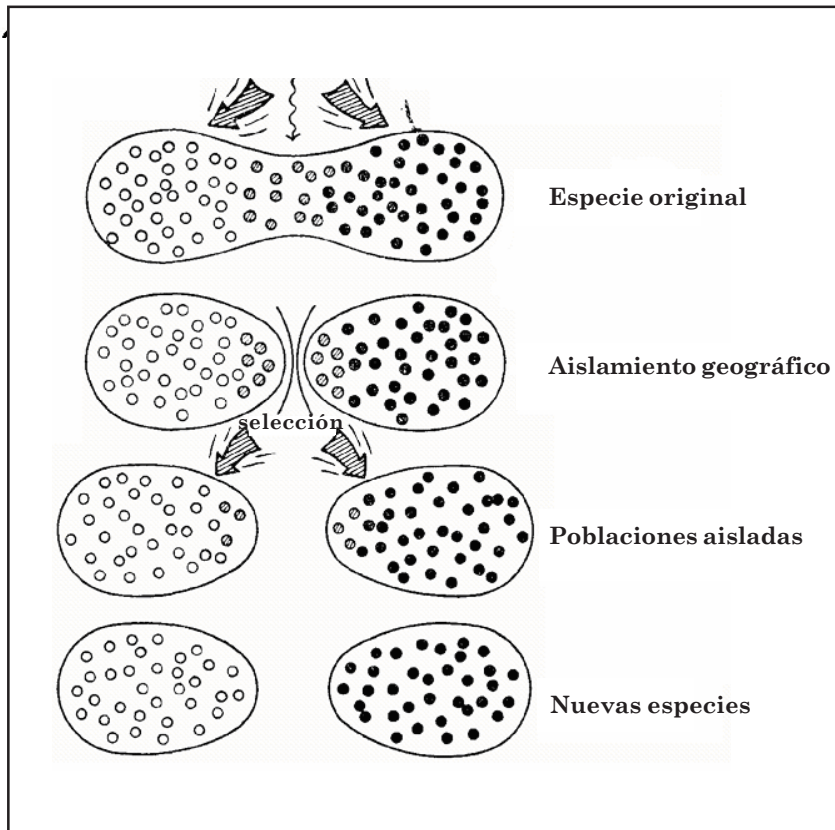


Figura 7.4. Especiación geográfica. La ruptura en la continuidad de la distribución cuando actúan presiones selectivas diferentes (flechas) que han establecido diferencias genéticas en las poblaciones, puede conducir a la formación de nuevas especies.

7.4. Clasificación de White

White (1978) propone otra clasificación de las posibles vías mediante las cuales puede ocurrir la especiación.

Tabla 7.5 *Métodos de Especiación (White, 1978).*

1. Especiación estrictamente alopátrica.
 - 1.1. Sin cuello de botella.
 - 1.2. Con cuello de botella o del “efecto fundador”.
2. Especiación de poblaciones extremas (extinción de razas en una cadena).
3. Especiación clinal.
4. Especiación por efecto de área (principalmente génica).
5. Especiación estasiopátrica (principalmente cromosómica).
6. Especiación simpátrica.

Los primeros tres modelos (1.1, 1.2 y 2) son esencialmente alopátricos (lo que Mayr llamó “especiación geográfica”. Los siguientes serían los llamados “semigeográficos” por Mayr

Especiación estrictamente alopátrica (Sin cuello de botella). En éste caso una población ancestral se separa en dos poblaciones por el efecto de una barrera geográfica que los individuos no pueden cruzar. Durante el período de aislamiento en ambas poblaciones ocurren cambios genéticos de tal naturaleza que si entran en contacto nuevamente (como resultado de dispersión o eliminación de la barrera) no hibridan por poseer ya mecanismos de aislamiento genético.

Especiación estrictamente alopátrica (con cuello de botella o del “efecto fundador”). En este modelo una especie hija surge a partir de pocos individuos, en el caso extremo a partir de una sola madre fertilizada, que invade un nuevo territorio, tal como una isla. Actúa entonces como “funda-

dor” de una población inmigrante. La nueva población comenzará con solo una fracción de la variabilidad genética de la población ancestral original. El “*Principio del Fundador*” ha sido empleado por Carson (1971) para explicar la radiación de 23 especies de *Drosophila* endémicas en las islas de Hawai con 11 de ellas por efecto fundador.

Especiación de poblaciones extremas (extinción de razas en una cadena). Existe un buen número de ejemplos en los que las poblaciones terminales de un anillo de razas que se superponen simpátricamente no hibridan. Un caso clásico lo representa las razas nortenas y centrales de la mariposa *Junonia Lavinia* (“*buckeye butterfly*”) en México. Estas se cruzan en el norte de México pero coexisten separadamente en Cuba. La explicación en este caso es la eliminación de razas intermedias por extinción.

Especiación Clinal. Especies que poseen poblaciones ampliamente distribuidas altitudinal o latitudinalmente muestran variaciones a lo largo del gradiente geográfico. Esto es conocido como *variación clinal*. Fisher (1930) hace algún tiempo sugirió que un “salto” o discontinuidad (“*steep*”) en un clino puede ser el resultado en la selección contra individuos que poseen una fuerte tendencia a migrar. Murray (1972) sugirió la posibilidad de diferenciación local dentro de un clino debido a la ruptura de las fuerzas cohesivas de deriva genética dando como resultado la fragmentación en dos o más especies distintas.

Especiación por efecto de área. En especies de distribución amplia existe la tendencia a ocurrir diferenciación genética en poblaciones locales debido al aislamiento por distancia si la vagilidad es restringida. Esto sucede en plantas, invertebrados, anfibios, muchos reptiles, roedores pequeños e insectívoros. Cain y Currey (1963 a,b) estudiando caracoles del género *Cepaza* acuñaron el término “*area effect*”. Cuando dos o más poblaciones caracterizadas por inusuales composiciones genéticas expanden su distribución pueden hacer contacto en ciertas, pero al tener diferencias en su composición genética producen “híbridos débiles” o

poco adaptados. Esto abre la posibilidad de persistencia en la diferenciación o divergencia y eventual especiación. Este modelo es parecido al anterior, pero no requiere un gradiente geográfico para que ocurra.

Especiación Estasipátrica. En el modelo anterior la diferenciación es debido a numerosos cambios genéticos, pero sin cambios estructurales en los cromosomas o cariotipos. En este modelo (propuesto por White y col., 1967) lo importante es el rearrreglo cromosómico originado en algún lugar dentro del área ocupada por la especie ancestral reduciendo la fecundidad de heterocigotos. Si tal rearrreglo se establece (ya sea por deriva de un deme local o por “*deriva meiótica*”) y se expande sobre el área ocupada por la especie ancestral. La superioridad de los homocigotos, puede actuar como un mecanismo de aislamiento reproductivo entre ambas poblaciones.

Especiación simpátrida (o simpátrica). Una población se separa a través de la adaptación de dos subpoblaciones a nichos ecológicos o hábitats diferentes dentro de la misma área geográfica ocupada por la especie. Los mecanismos de aislamiento reproductivo en las dos subpoblaciones ocurren por factores intrínsecos. Muchos ejemplos de este tipo de especiación son propuestos para la evolución de parásitos y la posibilidad de cambios de hospedadores (plantas y animales) que se encuentran conviviendo en un área determinada. Este modelo fue ampliamente discutido por Mayr y fue asociado principalmente con la idea de gradualidad en los cambios en las poblaciones a través del tiempo (Mayr, 1973:449-480).

7.5. Especiación gradual vs puntual

Existe una interesante controversia desde la publicación de la Teoría del Equilibrio Puntual (Eldredge y Gould, 1972) o “*Punctuated Equilibria*”. Esta gira en torno al *tempo* evolutivo. Según estos autores, las especies permanecen estables (sin cambios o cambios menores insignificantes para el proceso evolutivo), por prolongados lapsos designados como

“*estasis*”. En un momento de su historia se produciría una revolución genética breve en términos geológicos, bien por factores externos como cambios en el ambiente o internos como la pérdida de homeostasis génica. Estos autores cuestionan el carácter gradual del cambio evolutivo debido a la carencia de evidencia paleontológica.

Las diferencias entre la “teoría sintética” (Darwinista) y la “teoría del equilibrio puntuado” se refieren no sólo al *tempo* (rápido o lento) de la evolución, sino también al *modo* en que ésta se despliega. Así, los neodarwinistas defienden que la evolución se desarrolla en el tiempo, básicamente, según un patrón lineal o filético, mientras que los “puntuacionistas” son partidarios de una evolución en mosaico, es decir: ramificada (filogenética). La idea de los primeros es aceptar anagéneis como un posible modelo de especiación en el cual una especie ancestral A se transforma en B. Para los segundos una especie ancestral da lugar a múltiples especies (*esp1... esp4*) descendientes que a su vez o se extinguen o continúan ramificándose. Sin embargo, ambas se sustentan en la selección natural.

Bibliografía básica

- Anderson, E. 1953. Introgressive Hybridization. *Biol. Rev.* 28: 280-307.
- Blair, W. F. 1958. Mating call in the speciation of Anuran Amphibians. *Amer. Nat.* 92: 27-51.
- Bösiger, E. 1960. Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution. *Experimentia*, 16: 270-273.
- Bowman, R. L. 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galápagos finches. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 58.
- Cain, A. y J.D. Currey 1963a. Area effects in *Cepaea*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B)*, 246:1-181
- Cain, A. y J.D. Currey 1963b. The causes and area effects. *Heredity*. 18:467-471
- Carson, H. L. 1971. Speciation and the founder principle. *Stadler Genetic Symposia* 3:51-70.
- Davidson, G.; H. E. Patterson; M. Coluzzi; G. F. Mason & D. W. Micks, 1967. The *Anopheles gambiae* complex. In: *Genetics of Insect Vectors of Diseases*. Wright & Pal Ed., Elsevier
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press.
- Dobzhansky, T. 1970. La Superespecie Neotropical *Drosophila paulistorum*. Actas IV Congr. Latinoamer. Zool., Caracas, 1: 29-37.
- Eldredge, N. y J. Cracraft 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia Univ. Press. 349p.
- Eldredge, N. y J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En: Schopf, Th.J.M. (Ed.) *Models in Paleobiology*. Freeman Cooper and Co.: 82-115.
- Eldredge, N. y J. Gould. 1972. Punctuated Equilibria: an Alternative to Phyletic Gradualism. En: Schopf, Th.J.M. (Ed.) *Models in paleobiology*. Freeman Cooper and Co.: 82-115.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon Press.

- Fryer, G. y T. D. Iles 1972. The Cichlid Fishes of the Great Lakes of África. Oliver & Boyd, Edinburgh. 641 p.
- Gould, J. y N. Eldredge 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3:115-151.
- Gould, J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press, Harvard.
- Hocutt, C.H. 1987. Evolution of the Indian Ocean and the drift of India: a vicariant event. *Hydrobiologia* 150(3): 202-203.
- Hubbs, C. L. 1955. Hybridization between fish species in nature. *Sist. Zool.*, 4: 1-20.
- Jacobson, M. 1965. *Insect Sex Attractants*. J. Wiley & Sons, NY
- Kitzmilller, J. B.; G. Frizzi y R. H. Baker 1967. Evolution and Speciation within the maculipennis complex of the genus *Anopheles*. In: *Genetics of Insect Vector of Diseases*. Wright & Pal Ed., Elsevier.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Belknap Press. Harvard.
- Murray, J. 1972. *Genetic Diversity and Natural Selection*. Edinburg, Oliver & Boyd.
- Stebbins G. L. 1970. Variation and Evolution in Plants: Progress during the last twenty years. In: *Essays in Evolution and Genetics in honor to T. Dobzshansky*. Appleton-Century-Crofts.
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press.
- Vanzolini, P. E. 1973. Paleoclimates, relief, and species multiplication in equatorial forests. (255-258). En: B. Meggers, E. Ayensu y W. Duckworth, eds. *Tropical Forests Ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press.
- Volpe, E. P. 1960. Evolutionary consequences of hybrid sterility and vigor in toads. *Evolution*. 14: 181-193.
- Waters, J. 2009. Geological dates and evolution rates: using river vicariance to pinpoint the pace of molecular change. <http://orago.ac.nz/zoology/research/water/marsdeb.html>.

- White M. J. D., R. E. Blackith, R. M. Blackith y J. Cheney. 1967. Cytogenetics of the *viatica* group of morabine grasshoppers. The “coastal” species. *Australian. Journ. Zool.*, 15: 263-302.
- White, M. J. D. 1954 *The Chromosomes*. Methuen Monogr. Biol. Subj. London.
- White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation*. W. H. Feeman and Co. San Francisco.
- Wilkins, J. 2005. Relating Speciation. <http://evolvethought.blogspot.com/2005/relating-speciation.html>.

Más allá de las especies: los patrones y los procesos

“La máxima contribución de la Paleontología a la comprensión de la evolución es que nos permite ver lo que no podemos observar en los seres vivos: los cambios reales de las poblaciones naturales durante millones de años”. George G. Simpson (1967)

Las formas de vida son abundantes y diversas. La sumatoria de las mismas, vertebrados e invertebrados, bacterias, protoarios, hongos, helechos, plantas superiores conforman un “patrón” de diversidad y el mismo ha cambiado a través del tiempo. El registro fósil, cada vez más abundante, ilustra que ese patrón ha cambiado y que la velocidad del cambio y el surgimiento de nuevas formas de vida ha tenido ritmos distintos. Ya señalábamos en los primeros capítulos que desde la formación del planeta Tierra hasta el surgimiento de las primeras formas de vida transcurrieron más de mil millones de años, luego por un lapso muy prolongado, alrededor de 2.600 millones las expresiones de la vida fueron casi imperceptibles, pero entre 600 y 450 millones de años atrás, un lapso relativamente breve, la vida se diversifica un peculiar rapidez y aparecen muchos organismos. Tenemos entonces un patrón de vida para el Precámbrico y otro, muy distinto, en los períodos geológicos sucesivos. El patrón que observamos en la actualidad, esa rica sumatoria de especies diferentes, es el resultado de más de 3 mil millones de años de evolución.

En la actualidad se ha acumulado bastante información sobre las relaciones genealógicas de estos organismos. Los

taxónomos y sistemáticos “tipológicos”, desde el siglo XVIII hasta hace pocos años describieron una enorme diversidad de especies que fueron ubicadas en grupos superiores (géneros, familias, órdenes, clases y phyla, de acuerdo a un sistema internacional basado en las ideas de Carl Linneo). Esta actividad clasificatoria persiste ya que aún no conocemos bien a todos los integrantes de la flora o la fauna, en particular aquellos que se encuentran en áreas de difícil acceso o hábitats poco estudiados en el pasado.

Sin embargo la clasificación se efectúa en nuestros días bajo una concepción diferente. Se inició como la descripción de criaturas producto de actos de creación (y destrucción), ahora son observados como producto de la evolución. Con Darwin, se ocurre una revolución en el pensamiento al postular que las especies no eran entes estáticos y que estas, además tenían relaciones de origen y parentesco con otras especies. Que existían caracteres que pasaban de una generación a otra o que cambiaban sobre el tiempo. Nace simultáneamente la idea de cambio en las especies y el papel del ambiente, a través de las presiones selectivas. Es decir, una explicación de la biodiversidad, la aparente *ordenación de la vida y la posibilidad* de explicar los *procesos* mediante los cuales estas especies surgieron y como se relacionan entre sí. De ese modo se van desarrollando ilustraciones gráficas, llamadas “árboles evolutivos”. Pero el modo de construirlos es diferente porque el conocimiento del proceso evolutivo también va cambiando sobre el tiempo. Así, en sucesión podemos citar la Escuela Evolutiva de Simpson y Mayr, los *fenogramas de similaridad total* (Escuela Fenética de Sokal y Sneath) y *cladogramas* (Escuela Filogenética de Hennig, Wiley y otros).

En síntesis, la biología comparada en el siglo XXI es percibida como la captura de los patrones de diversidad y el continuo proceso de enriquecimiento de la teoría evolutiva a través del análisis de los procesos de vida. Así, hemos señalado, tomando la visión neodarwinista de Simpson que la acumulación gradual de pequeños cambios en la composición genética de las poblaciones puede conducir a la formación

de nuevas especies. Pero, ¿podrá este proceso, regido por la selección natural, ser el responsable por el surgimiento de los grandes grupos taxonómicos? ¿Será posible explicar a través de los mecanismos evolutivos antes delineados, el origen de las grandes novedades evolutivas y sus relaciones a través de la historia de la vida? Estas preguntas han motivado controversias desde la primera mitad del siglo XX hasta nuestros días. Por ejemplo, en la actualidad es generalmente aceptado por la Escuela Evolucionista que los procesos *micro-evolutivos* que conducen a la formación de nuevas especies son básicamente los mismos que rigen los grandes eventos evolutivos (*evolución transespecífica*). Pero otras dos escuelas de pensamiento y metodologías en sistemática y evolución critican este punto de vista. Sólo son las especies las que estarían sometidas a los procesos de selección y no grupos o categorías superiores. Por lo tanto, un género o una familia no pueden dar lugar al origen de una especie o una categoría equivalente superior como fue postulado a mediados de siglo pasado por Simpson y otros investigadores.

8.1. Los Patrones

8.1.1. *Patrones intrínsecos*

Aunque hemos discutido en capítulos anteriores algunos aspectos de las características comunes a todas las especies, en este capítulo le daremos un orden para poder entender mejor esos fenómenos. Los *patrones intrínsecos* de los organismos comprenden átomos, moléculas, grupos de células, tejidos, órganos, así como también parte de su comportamiento y su distribución en el espacio y en el tiempo. El tipo de orden mostrado por las diferentes estructuras es expresado como *grado relativo de similaridad*. Todos los organismos comparten al menos algunas propiedades, por ejemplo la posesión de ácidos ribonucleicos. Por otro lado todos tienden a compartir más características con algunos organismos que con otros. Entonces, el “ordenamiento de la naturaleza” puede ser referido a jerarquías de similitud entre los organismos (Eldredge y Cracraft, 1980) (Tabla 8.1)

Tabla 8.1. Resumen de características comunes y agrupamientos jerárquicos en la naturaleza.

Carácter	Jerarquía
Células	Todos los organismos vivos
Asociación celular y tejidos	Esponjas y resto de animales más avanzados
Simetría	Radiolarios y resto de animales
Cefalización	Moluscos, artrópodos y todos los vertebrados
Vértebras	Solo vertebrados
Glándulas mamarias	Solo mamíferos
Locomoción bipedal	Primates
Lenguaje escrito	<i>Homo sapiens</i>

8.1.2. Patrones extrínsecos

Los patrones extrínsecos están únicamente constituídos por las asociaciones que tienen *connotaciones genealógicas* o *filogenéticas*. Es importante colocar énfasis en esa caracterización ya que existen otras formas de asociación como las existentes en comunidades o ecosistemas en las que también es posible encontrar jerarquías con respecto a la similitud ecológica. De éste modo los patrones extrínsecos expresan esencialmente la relación entre ancestros y descendientes. Así que el patrón que nos ocupa es el correspondiente a la asociación entre ancestros y descendientes. Dos conceptos generalmente relacionados deben ser resaltados:

- 1) Que la evolución implica la “descendencia con modificación”; nuevas estructuras intrínsecas, sean los genes, caracteres anatómicos o de comportamiento, se originan de tiempo en tiempo y son heredados por los descendientes. Esta es la idea general del origen y mantenimiento de la diversidad morfológica entre los organismos. Debido a que algunas características aparecen primero que otras (notocordio en Chordata antes que vértebras en Vertebrata o cartílago antes que hueso) el

resultado entonces debe ser una serie de semejanzas evolutivas anidadas: “*similaridades entre organismos están tan jerárquicamente ordenadas tanto como el resultado del proceso evolutivo mismo*”.

- 2) El segundo concepto es un corolario del primero y está relacionado con el arreglo jerárquico de los taxa, es decir de las formas de clasificación. Estas son agrupaciones de organismos definidos y reconocidos de acuerdo con una serie de criterios. La principal tarea de la sistemática y del evolucionista también es el reconocimiento y clasificación (nombrar series mediante un arreglo jerárquico) de los taxa y tratar que esa ordenación se ajuste al mejor conocimiento posible de las relaciones de origen.

Los dos conceptos, *agrupamiento de similaridades* y *agrupamiento de taxa* están cercanamente relacionados, ambos epistemológicamente (p.e. en metodología) en sistemática y ambos espistemológica y ontológicamente en la teoría evolutiva. Todas las vías para entender el arreglo jerárquico de los taxa en sistemática dependen del patrón de agrupamiento de las similaridades de los *patrones intrínsecos* como la *data primaria* de análisis (Tabla 8.2) lo que permite construir un árbol filogenético como el ilustrado en la Figura 8.1.

8.2. Procesos

8.2.1. Zonas adaptativas

Se ha especulado mucho sobre los productos de la evolución como resultado de la invasión de una nueva zona adaptativa por un grupo que previamente ocupaba un área diferente. El concepto de *zona adaptativa*, introducido por Simpson en 1944, puede ser explicado por analogía con el concepto de nicho. Así como es posible considerar, en términos generales y estadísticos, que cada especie posee un nicho definido por un conjunto de parámetros, podemos suponer que

especies relacionadas entre sí, también ocupan nichos con cierta similitud.

Tabla 8.2. Resumen de características de grandes grupos basales de Chordata y Vertebrata mostrando sus similitudes evolutivas (en negritas) como series agrupadas mostradas en Figura 8.1.

Taxa	Caracteres	No.
Chordata		
Cefalochordata	Notocordio + Sin mandíbulas	1
Craniata		
Hyperotreti (<i>Mixine</i>)	Notocordio + Sin mandíbulas + con neurocráneo y nervios craneales	2
Vertebrata		
Hyperoartia (<i>Lampreta</i>)	Notocordio + Sin mandíbulas + con neurocráneo y nervios craneales + con vértebras	3
Gnathostomata	Notocordio + con neurocráneo y nervios craneales + vértebras + con mandíbulas	4
Chondrichthyes	Notocordio + con neurocráneo y nervios craneales + vértebras + con mandíbulas + esqueleto cartilaginoso	5
Osteichthyes	Notocordio + con neurocráneo y nervios craneales + vértebras + con mandíbulas + esqueleto óseo	6
Actinopterygii	Notocordio + con neurocráneo y nervios craneales + vértebras + con mandíbulas + esqueleto óseo + aletas no lobuladas + vejiga natatoria no vascularizada	7
Sarcopterygii	Notocordio + con neurocráneo y nervios craneales + vértebras + con mandíbulas + esqueleto óseo + aletas lobuladas + vejiga natatoria vascularizada	8

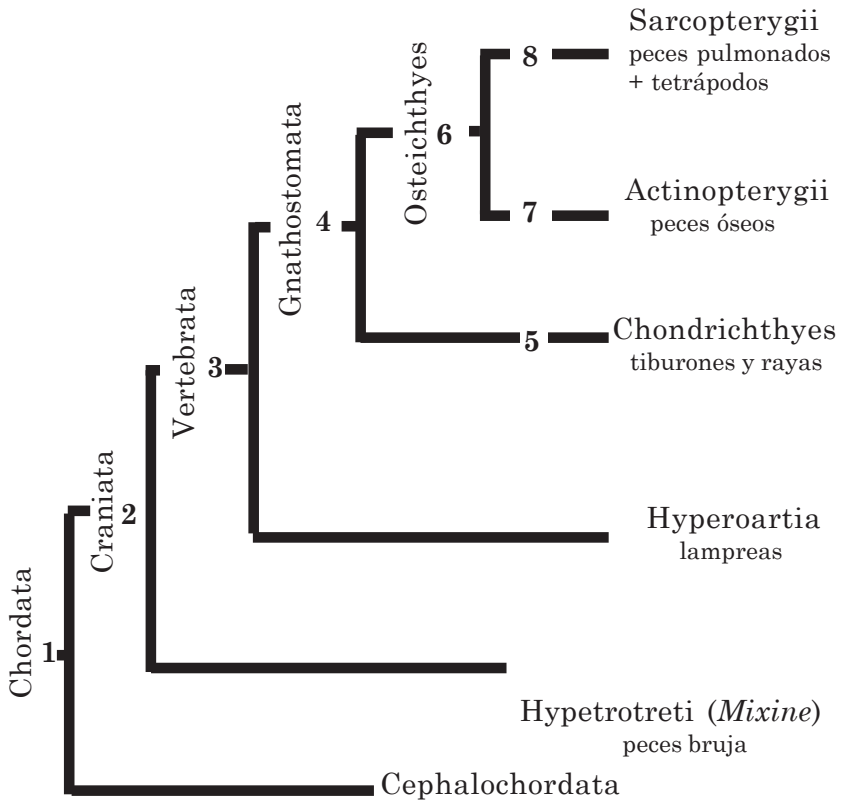


Figura 8.1 Filogenia del grupo basal de Vertebrata. Los números corresponden a los caracteres que definen a cada grupo como se indica en la Tabla 8.2.

Este conjunto de especies constituye un grupo taxonómico superior y el conjunto de sus nichos constituye una *zona adaptativa* (Fig. 8.2).

El paso de una zona adaptativa a otra, por ejemplo la invasión del medio terrestre por organismos que previamente ocupaban sólo un medio acuático, requiere la existencia de caracteres preadaptados para satisfacer las demandas de la nueva forma de vida. Es precisamente esta situación la que motivó la perpetuación de puntos de vista “saltacionistas” (Gould y Eldredge, 1977) todavía vigentes hoy día. En apariencia resulta difícil explicar, por simple mutación y selección natural, el surgimiento de grandes novedades evolutivas como las alas de

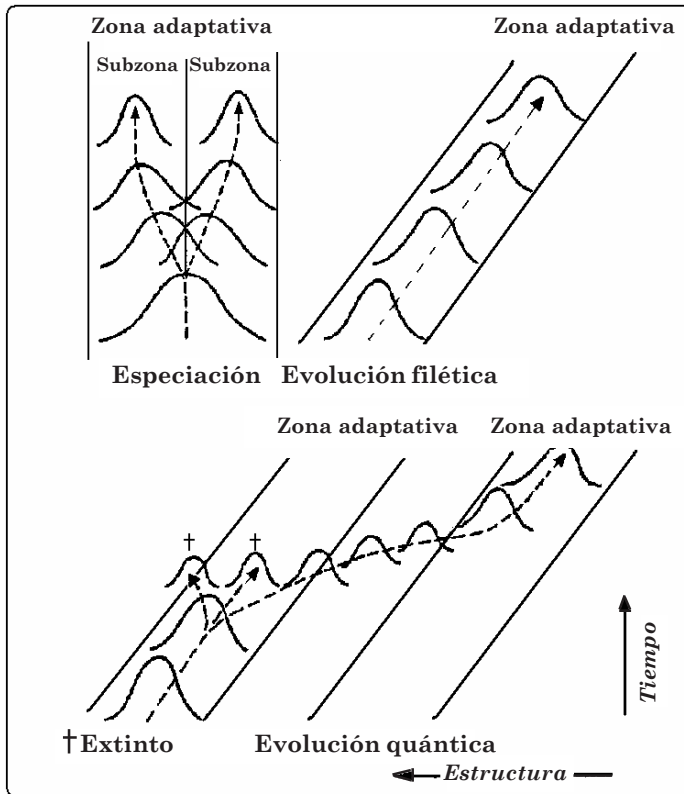


Figura 8.2. Caracterización visual de los tres modos de evolución principales discutidos por Simpson (1944) basados exclusivamente en la dispersión e invasión de nuevas zonas adaptativas. Líneas interrumpidas señalan filogenia y las curvas de frecuencia representan poblaciones en estados sucesionales.

los insectos o las plumas de las aves. Entre otros argumentos figura la escasez de formas intermedias o de transición entre los fósiles conocidos.

Además, es necesario señalar que las diferencias entre las zonas adaptativas pueden tener distinta naturaleza. Resulta obvio suponer que el paso de la vida acuática a la terrestre exigió mayores demandas que el paso de un organismo dulceacuícola al mar. De allí que la probabilidad de éxito en la invasión de una nueva zona es una función de las carac-

terísticas preexistentes. La invasión del medio terrestre por un organismo acuático exigió un conjunto de preadaptaciones para vencer obstáculos como el peso, la excreción, la respiración, la conservación del agua y las variaciones en la temperatura. Por otra parte, al menos durante un cierto período, estas funciones debían ser satisfechas simultáneamente a las preexistentes. Por ejemplo estos organismos debían ser capaces de respirar tanto el oxígeno disuelto en el agua, como el existente en la atmósfera.

En efecto, pocos fueron los grupos de organismos capaces de invadir el medio terrestre con éxito (artrópodos, moluscos y vertebrados); pero una vez vencidos los obstáculos iniciales, estos organismos lograron conquistar prácticamente todas las zonas adaptativas terrestres del planeta y constituyen en la actualidad algo más del 85 por ciento de todos los seres vivos.

Eldredge y Cracraft (1980) discuten ampliamente estas hipótesis de Simpson. Indican que los tres modelos muestran una dependencia total sobre nociones de adaptación (preadaptación), con un concomitante argumento selectivo subyacente. Simpson aparentemente ve especiación *per se* como un epifenómeno, tratando de explicar la evolución de grupos superiores. Estos autores indican al menos tres objeciones:

1. *“...la extrapolación directa del concepto de adaptación vía selección natural para explicar diferencias de características intrínsecas entre taxa de elevado rango categórico (p.e. familias, órdenes) no parece apropiado. El uso del escenario adaptativo más allá de los límites de una especie.....viola la noción del origen de nuevas comunidades reproductivas (especiación) y no es lógico considerarlas como un fenómeno de adaptación.*
2. La segunda objeción es referida a que: *“...los taxa de rango por encima de especies no existen en el mismo sentido de la existencia de las especies.”*

Esta consideración sugiere que los géneros, familias, órdenes y otros grandes grupos no evolucionan, excepto tanto como sus componentes específicos lo hagan. Así que los patrones de fluctuación de su diversidad (número de especies) son un reflejo de los patrones de origen, sobrevivencia y extinción de las especies que lo constituyen.

3. Además, si las especies son las unidades ancestrales de evolución, entonces los taxa supraespecíficas no pueden formar unidades ancestro-descendientes. De aquí que cualquier proposición, sea un diagrama ramificado (o árbol evolutivo), una secuencia filética o una clasificación que reconozca taxa supraespecíficos como ancestros carece de lógica.

8.2.2. *Nuevas estructuras y funciones*

De lo anterior se deriva que la existencia de una preadaptación es un requisito indispensable pero no suficiente para explicar la invasión de una nueva zona adaptativa. La morfología y la fisiología de las estructuras que permitieron la sobrevivencia de los primeros vertebrados terrestres es marcadamente diferente a la que poseen aquellos grupos que completaron con éxito esta invasión. Han sido postuladas dos explicaciones para el origen de estas estructuras. Una de ellas, analizada por Sewertzoff (1931), es denominada *intensificación de función* y equivale al producto de la intensificación de la presión selectiva. Ejemplos de lo anterior lo constituyen las diferencias entre órganos de locomoción en vertebrados en los que incremento o reducción de partes, fusión de huesos, presencia de membranas interdigitales, diferentes estructuras cutáneas y otras características.

La segunda explicación constituye el *cambio de función* y es posiblemente la más importante (Sewertzoff, 1931; Mayr, 1963). Como indicamos antes, el cambio de función depende de la capacidad de una estructura o de un organismo para satisfacer simultáneamente dos demandas diferentes. Un

ejemplo de lo anterior lo encontramos en los osteíctios primitivos. Ha sido sugerido que en estos peces primitivos, originalmente dulceacuícolas y sometidos a la desecación periódica del medio, poseían simultáneamente pulmones y branquias. Las formas marinas modernas perdieron gradualmente los pulmones que se transformaron en órganos flotatorios o sensoriales; por el contrario, los vertebrados terrestres derivados presentan pulmones y las branquias se transformaron en parte del aparato digestivo y órganos endocrinos. Otras formas, como *Lepidosiren paradoxa* de América del Sur (así como especies del mismo grupo conocidas de África y Australia), conservaron tanto el hábitat original como la presencia simultánea de pulmones y branquias.

En ambos escenarios se presupone que existe un problema derivado de las condiciones del ambiente que los organismos (especies) deben *solucionar* mediante el desarrollo de una característica particular. Aletas para medio líquido, alas para volar, patrones de color para reconocerse, canto para atracción nupcial, entre otros. Los defensores de la escuela evolucionista han aceptado que la evolución es un proceso de “adaptación” en la cual los aspectos morfológicos, fisiológicos, o de comportamiento de los organismos son vistos como adaptaciones del organismo en su totalidad. En síntesis, la asignación de un significado *adaptativo* a un órgano, o modo de comportamiento supone que es la *solución* a un *problema* existente en la naturaleza. Sin embargo, en muchos casos, se ha demostrado que no existe tal relación direccional. Estructuras, condiciones fisiológicas y de comportamiento han surgido como novedades evolutivas y no como respuestas directas a *necesidades adaptativas* (Lewontin, 1986). Así, una vez más, encontramos que no es simple explicar todos los *patrones de diversidad* observables o construir hipótesis sólidas sobre los *procesos evolutivos*. Lo que se intenta hacer, una suerte de ruta investigativa, es establecer, con la mayor nitidez posible, las relaciones entre ancestros y descendientes, así como la mejor definición de los grupos naturales; sólo así será posible establecer escenarios razonables. Otros autores como Gould y Vrba (1982) han discutido el concepto de “adaptación” y otros conceptos de-

rivados como: “aptación”, “preadaptación” y “exaptación”. Este último, para referirse a una estructura de un organismo que “evoluciona” como una adaptación a unas determinadas condiciones y una vez que está consolidada (generalmente, varios millones de años después) comienza a ser utilizada y perfeccionada en pos de una nueva finalidad, en ocasiones no relacionada en absoluto con el supuesto “propósito” original (Gould y Vrba, 1982).

Por otro lado es necesario recordar lo que Darwin sugirió, explicado por Lewontin (1980:249):

La teoría de la evolución de la vida orgánica que Darwin desarrolló fue una expresión de estos mismos elementos ideológicos (revolución industrial, gobiernos de la burguesía, entre otros). Esta coloca énfasis en que el cambio y la inestabilidad son características del mundo viviente (y también del mundo inorgánico ya que la tierra ha sido construida y fragmentada mediante procesos geológicos). Adaptación, para Darwin, era un proceso de llegar a ser, más que un estado final de optimalidad. Progreso a través del sucesivo mejoramiento de las relaciones mecánicas fue la característica de la evolución en este esquema”

8.2.3. Tasas evolutivas y éstasis

Uno de los problemas más interesantes dentro de los procesos macroevolutivos se refiere a la tasa evolutiva, es decir, la cuantificación de los cambios en el tiempo (Fig. 8.3). Simpson (1944, 1953) aplicó el método de analizar cuantos géneros había en determinados períodos del pasado y comparar las cifras con los géneros actuales.

Al comparar moluscos lamelibranquios con mamíferos carnívoros, Simpson encontró que los géneros de lamelibranquios persistían, en promedio, por unos 78 millones de años, mientras que los géneros de carnívoros tan sólo persistían por unos 6.5 millones. Esto significa que los carnívoros evolucionaron diez veces más rápidamente que los lame-libranquios.

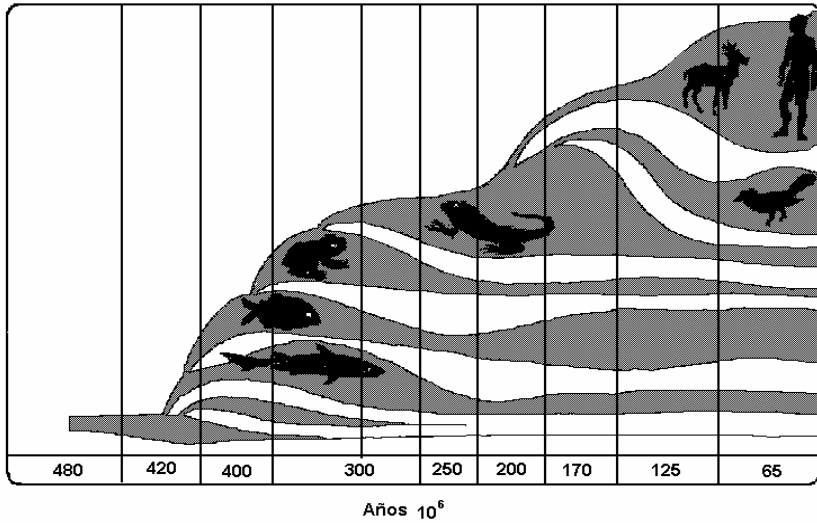


Figura 8.3. Origen y diversidad de algunos grupos de animales. La amplitud de las zonas sombreadas refleja la diversidad de cada grupo en distintos períodos.

Es necesario entender la naturaleza estadística de esta conclusión. Este señalamiento no implica que *todos* los carnívoros evolucionaron más rápidamente que los lamelibranquios. Por otra parte, como lo ha señalado Williams (1957), este método debe ser utilizado tomando en cuenta las diferencias en el tratamiento taxonómico de cada grupo ya que distintos autores mantienen diferentes criterios sobre cada grupo. En el caso de los braquiópodos, tomando los criterios taxonómicos prevalecientes en 1804, 1929 y 1956, la vida media de los géneros puede ser de 64, 56 o 53 millones de años. Pese a las diferencias, aún es posible señalar que los braquiópodos evolucionaron siete veces más lentamente que los carnívoros (Kerkut, 1960). Como se indicó en líneas anteriores, para concluir satisfactoriamente con estos datos la comparación deberá hacerse con grupos que sean naturales, es decir monofiléticos, con un origen único. Si tomamos en cuenta esto, entonces podríamos ver dentro del grupo como han sido los patrones de diversificación y extinción.

La Figura 8.4 ilustra un cladograma filogenético de los géneros de peces de la subfamilia Serrasalminae *sensu* Machado-Allison, A. (1983). Muchos géneros en la subfamilia poseen entre 1 a 4 especies mientras que otros muestran una extraordinaria radiación (por ejemplo, *Serrasalmus*, *Metynnis* y *Myleus*). Estas diferencias no han podido ser atribuidas a cambios en la dieta ya que los *Serrasalmus* son carnívoros, las especies de *Myleus* son herbívoras y las de *Metynnis* son omnívoros. Tampoco se pueden aducir cambios de ecosistema ya que los tres grupos explotan ambientes similares.

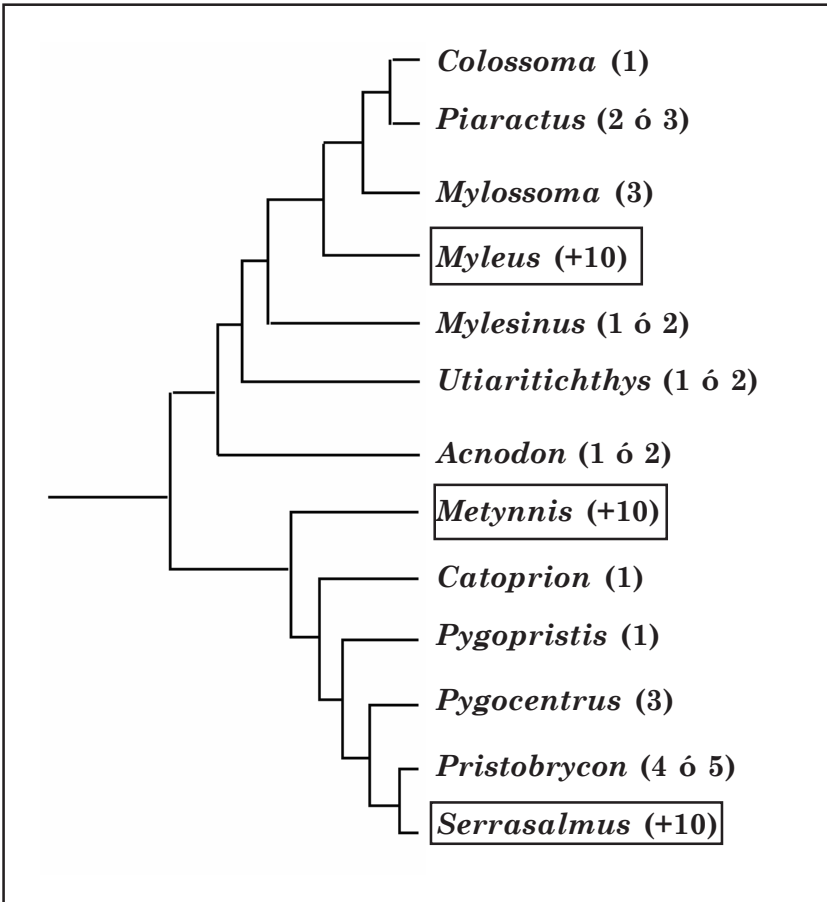


Figura 8.4. Cladograma que ilustra las relaciones filogenéticas entre los distintos géneros de peces incluidos en la Subfamilia Serrasalminae (Machado-Allison, A., 1983). En recuadros los géneros con una aparente mayor tasa de especiación que sus grupos hermanos.

Realmente el método de Simpson mide el proceso de incorporación y extinción de *taxa* (especies o géneros) dentro de un grupo. Otros métodos han sido propuestos para estimar la velocidad de cambio, pero la situación ideal, como señalan Ehrlich y Holm (1963), consistiría en la integración de todas las características que pueden ser cuantificadas y su análisis a través de métodos multivariados.

En general, es posible designar como *taquitélicos* a aquellos grupos que muestran cambios rápidos en el tiempo (por ejemplo, *Serrasalmus* en la figura anterior). Es posible que la taquitelia sea una condición característica de los períodos de traslado de una zona adaptativa a otra y esto podría explicar la relativa escasez de formas intermedias (¿evolución saltacional?). Sin embargo, como vimos antes la explicación es más compleja. Por el contrario, cuando un grupo se mantiene dentro de una sola zona adaptativa por largos períodos suele manifestar cambios lentos y recibe el nombre de *braditélico* (*éstasis evolutivo*). Un ejemplo de este proceso ha sido documentado en el pez *Colossoma macropomum* una especie perteneciente a la Subfamilia mencionada anteriormente (Lundberg y col., 1986). Estos autores indican:

“...el fósil Colossoma demuestra que algunos peces suramericanos han permanecido morfológicamente conservadores por al menos 15 millones de años. Esto parece ser un período muy largo si se comparan con los estimados de longevidad basado en otros peces y mamíferos (Stanley, 1979). Sin embargo, éstasis evolutivo de duración similar ha sido reportado para algunos peces en el Norte y Sur de América así como en tortugas (Lundberg, 1975).”

8.2.4. Extinción

La desaparición de un grupo determinado, su extinción, es un fenómeno biológico natural que forma parte del proceso de la evolución y es familiar para el paleontólogo y el biólogo comparativo. Ocurre debido a cambios climáticos (extrínsecos) o biológicos (intrínsecos), que en un momento de-

terminado afectan de manera generalizada a un conjunto de especies (Ascanio y col., 2006). Este proceso puede ser interpretado tanto en términos de éxito como de fracaso. En realidad extinción significa transformación en algo diferente o desaparición. Una especie se “extingue” tanto cuando se transforma en otra especie, u otras, especies distintas (proceso de especiación) o desaparece sin dar lugar a descendientes. Por otra parte, es necesario distinguir entre extinción a nivel de especie y extinción a nivel de “linaje”, ya que en la práctica ninguna especie puede escapar a la extinción. Los linajes *sensu* Simpson (Fig. 8.5) pueden subdividirse en el tiempo y formar nuevos linajes que se perpetúan. Algunos, sin embargo, constituyen “callejones sin salida” y desaparecen sin dar lugar a nuevas líneas de sucesión. Este fenómeno es el que más ha llamado la atención de los investigadores.

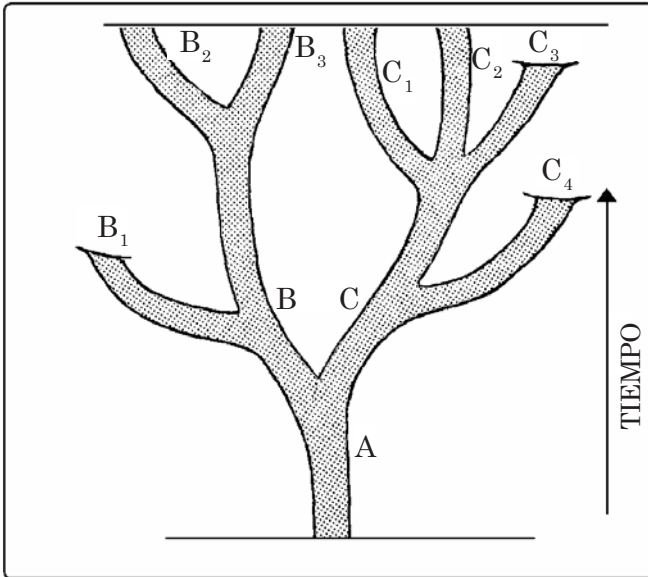


Figura 8.5. Persistencia y extinción de linajes evolutivos. El linaje original (A) da lugar a dos especies (B y C) que a su vez dan origen a otras especies (B_1 , B_2 , B_3 , C_1 , C_2 , etc.). Algunas de ellas se extinguen sin dar lugar a nuevas formas (B_1 , C_3 y C_4) otras persisten hasta la actualidad (B_2 , B_3 , C_1 y C_2).

Es posible considerar (Salthe, 1972) la existencia de *factores intrínsecos* y *extrínsecos* asociados al proceso de extinción. Los primeros estarían considerados entre las propiedades de los organismos para poder eludir efectos adversos o catastróficos del ambiente. De esta manera, aquellos organismos dotados de una tasa intrínseca de crecimiento mayor, al generar un elevado número de recombinantes por unidad de tiempo, podrían ajustarse más rápidamente a intensos cambios del ambiente. Naturalmente, el valor del parámetro malthusiano no es el único factor a ser considerado. La capacidad de moverse de un lugar a otro (migración, dispersión) será también importante, como lo es la habilidad competitiva frente a otros organismos. La depredación al igual que la competencia puede jugar un importante papel en la extinción de algunas especies, al menos la especie humana ha demostrado su capacidad para hacerlo (bisontes, pato de Labrador, varias especies de palomas, dugong y un centenar de otras especies seriamente amenazadas) en períodos recientes.

En las islas, este proceso de extinción ha sido claramente documentado (MacArthur, 1972). Las poblaciones insulares parecen ser particularmente vulnerables, tanto por su confinamiento, como por haber evolucionado muchas veces en ausencia de depredadores. En síntesis, la extinción puede ocurrir por fenómenos al azar como por procesos de interacción entre distintos organismos. Los primeros, por su efecto limitado a zonas relativamente reducidas, apenas podrían ser responsables de la extinción de especies constituidas por pequeñas y aisladas poblaciones. Esto nos lleva a pensar en que la extinción catastrófica, sobre zonas no insulares, sólo puede ocurrir previa reducción de la población por efectos denso dependientes.

Otro aspecto interesante (MacArthur, 1972) es que una especie con muchas poblaciones, cada una con una probabilidad independiente de extinción, reduce considerablemente la probabilidad de extinción total si las tasas de recolonización de las áreas que estaban ocupadas por poblaciones eliminadas es elevada. De igual manera MacArthur y

Wilson (1967) y MacArthur (1972) han señalado que, al menos en el caso de poblaciones con ‘fronteras’ bien delimitadas (islas y hábitats continentales aislados), aquellas que poseen un K (capacidad de carga) menor tienen mayor probabilidad de extinción que las definidas por un K mayor. Esto podría explicar la bien documentada extinción de poblaciones en islas muy pequeñas y la mayor persistencia de las mismas en islas mayores donde el valor de K puede ser más elevado.

El registro fósil señala la existencia de períodos en los cuales han “desaparecido” la mayor parte de los representantes de algún gran grupo. Tres períodos resultan llamativos: 1) Durante el Cretácico (80.000.000 de años atrás) se extinguen los dinosaurios, así como diversas formas marinas; 2) En el Pérmico (250.000.000) desaparecen los braquiópodos, varios grupo de corales y peces marinos; 3) En el Cámbrico (unos 500.000.000) se extinguen la mayoría de los trilobitas. Estos procesos de extinción “masiva” permanecen aún en la oscuridad en cuanto a los factores causales, pese a la amplia especulación existente en torno a factores extrínsecos e intrínsecos (radiación, cambios intensos en el clima, problemas de adaptación, competencia con nuevos grupos, entre otros). Es difícil definir si estos procesos fueron sincrónicos y además, la persistencia de algunos linajes, permite suponer una cierta selectividad en la extinción (*Sphenodon*, *Limums*, *Styx*, *Gincko*, por ejemplo).

Existe alguna evidencia de procesos de extinción masiva por transformación de ambientes acuáticos como es el caso en cuencas principales de los ríos de América del Sur durante el Pleistoceno o antes (Lundberg y col., 1986). Estos autores indican que:

“...El Río Magdalena es un río grande y ecológicamente diverso..... ¿Por qué este río muestra una pobreza de especies hoy día cuando originalmente contuvo una fauna similar a la del Orinoco o del Amazonas? Seguramente ha habido un gran elemento de catastrofismo en la historia de la ictiofauna del Magdalena. La perturbación de hábitat

causada por severas actividades tectónicas en las paredes del valle debido al levantamiento de la Cordillera Oriental y el volcanismo en la Cordillera Central de los Andes puede haber extirpado muchas especies....”

8.2.5. Radiación adaptativa

La invasión de una nueva zona adaptativa puede determinar un notable incremento en la diversidad. En efecto, este proceso ha sido analizado en un cierto número de grupos (peces placodermos, reptiles, mamíferos, entre otros). El aumento en la diversidad depende de un conjunto de factores en los que el más importante parece ser la ausencia de competidores en la nueva zona. Un ejemplo ilustrativo de lo anterior lo constituyen los marsupiales en Australia. Aparentemente este grupo invadió el continente australiano en ausencia de otros mamíferos y en el curso de los años surgieron las formas más variadas. Los marsupiales australianos presentan especies cavadoras, arborícolas, carnívoras, saltadoras, etc., mientras que en otras partes del mundo estos nichos están ocupados por mamíferos eutéridos que posiblemente excluyeron a los marsupiales.

Un hecho llamativo en varias radiaciones de este tipo, es el tiempo requerido para alcanzar un máximo de diversidad a partir del período en el cual se realiza la invasión de la nueva zona. Simpson (1953), señala unos 50 millones de años para los agnatos, 70 millones para los placodermos y así sucesivamente, determinando un promedio de unos 55 millones de años (Salthe, 1972) antes que se inicie un declinar numérico, en términos de géneros o familias, del grupo. Ésta radiación puede estar asociada con la sustitución de un grupo similar que ocupaba un conjunto de nichos parecidos. Así, desde el Paleoceno hasta la actualidad, los artiodáctilos parecen haber desplazado a los perisodáctilos en buena medida, habiendo quedado estos últimos reducidos a caballos, rinocerontes y otros ungulados; mientras que los artiodáctilos se han diversificado considerablemente en los últimos 40 millones de años (jirafas, camellos, llamas, bovinos, cabras, venados, antílopes y otros).

Sin embargo como hemos indicado anteriormente, este proceso y escenario no puede dilucidarse a menos que tengamos la reconstrucción histórica completa del grupo. En la figura 8.4 y en el texto, indicamos que no es tan simple explicar la “radiación”. Por ejemplo en un grupo con origen único, como han considerados los peces de la subfamilia *Serrasalminae*, es evidente que unos géneros han tenido un proceso de especiación mayor que en otros. Sin embargo, reducir esto al efecto de la influencia de pasos por zonas adaptativas diferentes, con cambios en la dieta, por ejemplo no es del todo satisfactorio. Dado que la totalidad del grupo vive en zonas similares y que potencialmente tienen una tasa evolutiva parecida, entonces también podríamos sugerir que el escenario puede haberse construido como resultado de tasas diferentes de extinción.

8.2.6. *Paralelismo y convergencia*

En numerosos taxa existen ejemplos de *evolución paralela*. Este término ha sido utilizado para describir el resultado de un proceso de adaptación en organismos que comparten material genético común. Cuando no lo comparten, se emplea el término *convergencia*. Esto suele ocurrir en zonas adaptativas similares. Un ejemplo de este proceso lo encontramos en dos mamíferos del Plioceno: *Smilodon* y *Thylacosmilus*. El primero, es un eutérido y el segundo un marsupial, sin embargo, la forma de sus caninos y otras partes del cuerpo son bastante parecidas. Otro ejemplo lo constituyen las euforbiáceas Africanas y las cactáceas del Neotrópico, ambas adaptadas a la vida en zonas áridas y con notable similitud morfológica y fisiológica. En ambos casos, presiones selectivas parecidas han actuado sobre genomas que guardan similitud entre sí, pero en zonas geográficas aisladas. Este aislamiento ha determinado la inexistencia de competencia y la evolución paralela de ambos grupos. Algunos autores han utilizado el término “homólogos ecológicos” para estas formas de evolución paralela.

El término *convergencia* ha sido empleado para definir la existencia de estructuras o funciones parecidas en orga-

nismos poco relacionados genéticamente. La convergencia es el resultado de procesos selectivos similares sobre genomas diferentes. Este proceso suele ocurrir cuando algunos organismos invaden una nueva zona adaptativa que exige ciertos órganos particulares. Entonces surge ese superficial parecido de algunos mamíferos acuáticos (ballenas y focas, por ejemplo) con los peces. Sin embargo, el origen de las aletas es bien diferente. Asimismo, muchos organismos parásitos, independientemente de su origen, suelen tener estructuras similares, como son los ganchos, para fijarse sobre los hospedadores.

Paralelismos y convergencias han sido procesos que generalmente han confundido el patrón evolutivo en animales y plantas. Es frecuente encontrar en textos antiguos y en algunos recientes clasificaciones en donde se ilustran agrupados organismos “parecidos” como resultado del análisis de caracteres paralelos o convergentes, dando lugar en estos casos a grupos no naturales polifiléticos o parafiléticos (Fig. 8.6).

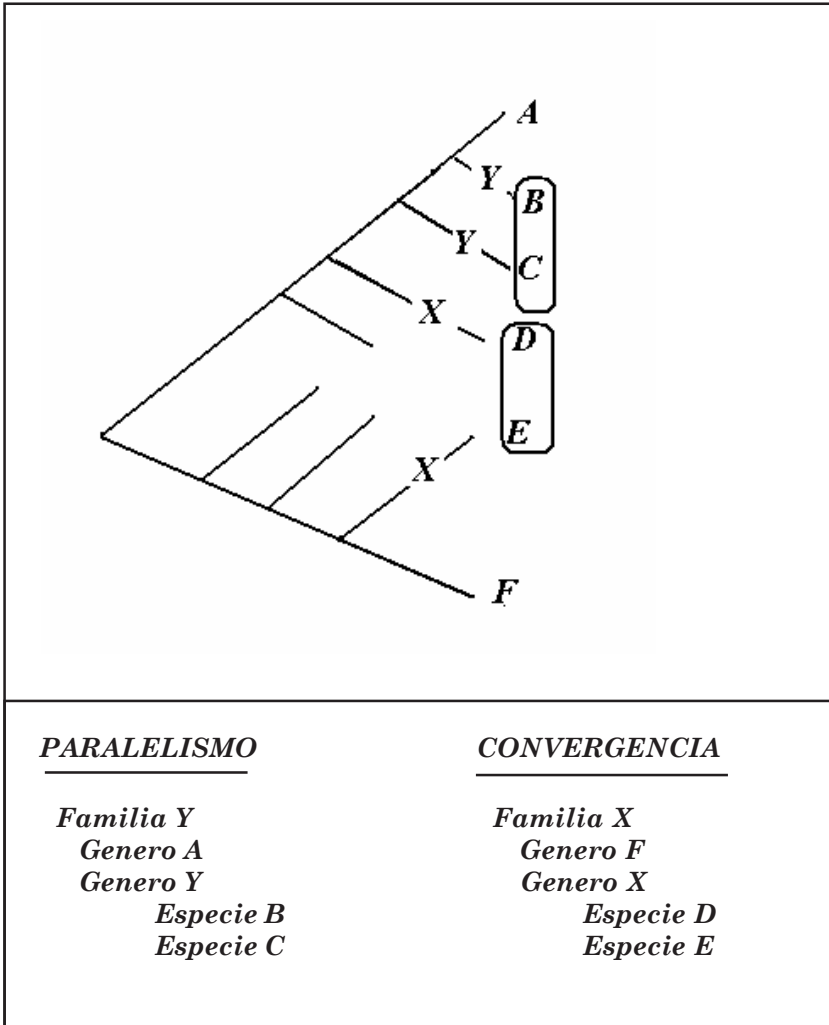


Figura 8. 6. Paralelismo y convergencia. En la figura la posible clasificación de los taxa D y E puede ser debido a una similitud adquirida por “adaptación” a un ambiente similar, pero el origen del carácter (X) ocurre en ancestros diferentes por lo tanto es una “analogía” y define la “convergencia” (por ejemplo las alas de insectos y las de las aves). En el caso de B y C esta unión se debe al desarrollo del carácter en dos ancestros diferentes contiguos (paralelos) y esta unión igualmente produciría grupos no naturales (alas de murciélagos y alas en aves o aletas en focas y ballenas). Se tendería a clasificar aves y murciélagos en el mismo grupo si sólo se empleara éste carácter.

Bibliografía Básica

- Ascanio, R., C. Silvera, L. Navarrete y A. Machado-Allison. 2006. *La Extinción. Fauna Venezolana en Peligro*. Cenamec-Fudeci. 64 p.
- Ehrlich, P. R. y R. W. Holm. 1963. *The Process of Evolution*. McGraw-Hill Book Co. Inc., N. York.
- Eldredge, N. y J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia Univ. Press.
- Kerkut, G. A. 1960. Implications of Evolution. *Intl. Ser. Monographs on Pure & Appl. Biol.* Vol. 4. Pergamon Press., Oxford.
- Lewontin, R. 1980. Adaptation In: *Conceptual Issues in Evolutionary Biology: an Anthology*. (E. Sober Ed.).
- Lundberg, J. 1975. *Univ. Mich. Mus. Paleont. Pap Paleontol.*, 11:1
- Lundberg, J., A. Machado-Allison y R. Kay. 1986. Miocene characid fishes from Colombia. Evolutionary stasis and extirpation. *Science*, 234:208-209.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row Publ. N. York.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1963. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press. New Jersey.
- Machado-Allison, A. 1983. Estudios sobre la Sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte (II) Sobre la condición monofilética de la Subfamilia. *Acta Biol. Venez.* 11(4), 145-195.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Salthe, S. N. 1972. *Evolutionary Biology*. Holt Rinehart & Winston. Inc., N. York.
- Simpson, G. G. 1949. *The Meaning of Evolution*. Yale, New Haven.
- Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia Univ. Press. N. York.

Stanley, S. 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. Freeman ,
San Francisco.

Williams, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic
Press.London & N. York.

Capítulo 9

Origen y evolución del hombre

“El fruto del árbol del conocimiento científico que hemos probado, coloca en el hombre la obligación de ejercer sus crecientes poderes en distinguir entre el bien y el mal. No como absolutos establecidos por sanción divina, no como características que pueden ser derivadas de la ciencia, sino como fuerzas que operan entre la gente, fuerzas cuyo significado el hombre tiene que definir por sí mismo”.
I. M. Lerner (1968)

Para Teilhard de Chardin, el hombre es la “flecha ascendente de la gran síntesis biológica”. Desmond Morris señala que pese a su gran erudición, el *Homo sapiens* sigue siendo “el mono desnudo”. Waddington lo considera como “el animal ético”. Para nosotros es todo esto y más aún. El *Homo sapiens* es la única especie con poder para crear y destruir; es un animal, es cierto, pero es el único capaz de tener sentido de la belleza y de la crueldad, igualmente capacitado para salvar una vida o destruir una nación. Es un animal particular que ríe y llora, hace ciencia y es capaz de tomar la vida de sus semejantes por razones ajenas a su simple condición de primate. Dobzhansky señaló en una oportunidad que el hombre era el único animal que tenía conciencia de sí mismo y de su eventual muerte.

No hay duda que el hombre es producto del proceso evolutivo. Las mismas reglas, los mismos mecanismos que nos permitieron explicar la evolución de otros organismos son aplicables al *Homo sapiens*. Mutación, recombinación, selección natural son eventos y procesos que han transformado, paso a paso, el linaje ancestral. Desde la primitiva figura del *Homo habilis*, a través de los rasgos más simiescos de las reconstrucciones del *Homo erectus*, ya diestro en la elaboración de herramientas, hasta el civilizado *Homo sapiens*

sapiens con sus densas poblaciones y avanzada tecnología fluye en un solo torrente el mismo material genético enriquecido con algunas mutaciones y modelado por la selección natural.

No es tan sólo la “flecha ascendente” de Chardin. Es un animal que ha creado una singular estructura cultural, un animal que ha ido escapando paso a paso a las presiones selectivas comunes a otros primates, el único animal que ha creado nuevas presiones selectivas con inusitada rapidez alterando el curso evolutivo de otras especies y que, además, ha construido o remodelado, al menos en parte, su propia zona adaptativa. Posee una ética, al menos en términos estadísticos, pero hasta qué punto la misma constituye una adquisición importante en lo que a su continuidad como especie se refiere, es aún una incógnita. El sentido de la ética es subjetivo, cambiante, muchas veces subproducto de las corrientes culturales. Un componente de la ética de nuestro siglo fue la destrucción del ambiente en aras del progreso; resultaba aceptable (y aún lo es para muchos) destruir la fauna, la flora y la atmósfera para sustentar una creciente población (Machado Allison, C. E., 2000).

No es ético para muchas culturas e ideologías el restringir, por cualquiera de los medios existentes, el crecimiento de esa población. Es parte de la ética el tener leyes igualitarias; no es ético, a veces, la interpretación de esas leyes obviando nuestra variabilidad genética y su expresión fenotípica.

Entre las consideraciones estrictamente biológicas y lo ocurrido con la evolución social del *Homo sapiens* se abre un mundo de consideraciones, estudios y especulaciones que cubren no sólo los temas propios de la sociología, la filosofía y otras disciplinas, que, por razones de espacio y objetivo de éste libro debemos obviar. Una excelente introducción a estos temas se encuentra en el libro de Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine (1977) que, a más de treinta años de su publicación, aún preserva vigencia.

Nuestra especie, al igual que otros primates, ha tenido una estrategia evolutiva que podríamos establecer como de tipo K.

Eficientes en la explotación del ambiente, eficientes recolectores y cazadores eficientes al comienzo, eficientes explotando luego la agricultura o la ganadería. La eficiencia también se transformó en una meta cultural en la mayor parte de las sociedades. Esta eficiencia, que alcanzó también al control de la mortalidad por causas naturales, determinó luego un crecimiento poblacional exponencial, como si nuestra especie fuera un estratega- r . Una proporción importante de los problemas ambientales del siglo XXI han sido causados por esta paradoja, la de un organismo de buen tamaño, omnívoro, con enormes demandas de recursos y con una población extraordinariamente numerosa.

El *Homo sapiens* adquirió cierta capacidad de dirigir su proceso evolutivo, atenuando o estimulando los factores selectivos. Una propiedad que la hace diferente, por lo menos en grado, de todas las demás especies del planeta. Aún no parece haber adquirido la capacidad de conducirlo por el mejor de los caminos, biológica o culturalmente. Sin embargo, el “mejor de los caminos” es un concepto relativo y distintas culturas o individuos pueden tener una idea diferente a la nuestra.

9.1. Los homínidos

Cuando hace poco más de un siglo, en 1871, Darwin publicó su segundo, pero no menos famoso libro, *El Origen del Hombre*, la evidencia paleontológica era realmente escasa. Los primeros fósiles del “Hombre de Neanderthal” apenas habían sido hallados en 1856 y pasarían 20 años después de la publicación del libro, en 1891, para que los primeros restos del ‘Hombre de Java’ (*Homo erectus*) fueran encontrados. Esto explica el famoso fraude de Piltdown (1915) y su persistencia durante más de cuarenta años, hasta que, armado con más conocimientos y herramientas se determinó que el famoso “fósil” había sido una composición de cráneo, mandíbula y dientes de tres organismos distintos (hombre, chimpancé y orangután).

Además de los fósiles de Neanderthal sólo otro elemento paleontológico era conocido, una especie de *Dryopithecus*, lo que llevó a Darwin a postular que la separación de los linajes que conducen al hombre y a los primates superiores actuales debió ocurrir en un período tan reciente como el Mioceno.

La inclusión del hombre entre los primates es anterior a la obra de Darwin. La anatomía y embriología comparadas habían sido ampliamente cultivadas en los siglos XVII y XVIII, de tal suerte que en la segunda mitad del siglo XIX se había acumulado amplia información (Huxley, Haeckel y Vogt). Pero es el prestigio y la autoridad de Darwin lo que determina el tremendo impacto social de su declaración interpretada como que *el hombre desciende de los monos*, que requiere, ante el escenario actual, definir con precisión que significa la palabra “mono”. En todo caso lo trascendente, fue la declaración que el hombre, como los restantes organismos, también era un producto de la selección natural. Nadie antes de Darwin, pese a su modestia, que lo hace citar con amplitud los antecedentes, había expuesto clara y explícitamente el origen animal y natural del *Homo sapiens*, así como su relación con otros primates.

Más de un siglo después de la muerte de Darwin el origen y la evolución de nuestra especie reposa sobre una evidencia paleontológica mucho más extensa. Desde los primitivos Prosimii del Paleoceno hasta los recientes fósiles de Cro-Magnon y Neanderthal en el Cuaternario, transcurren unos 70 millones de años. Cuarenta millones de años atrás ocurre la diferenciación de los antropoides y probablemente hace apenas unos cinco millones aparecen los primeros homínidos.

El origen evolutivo del hombre no es más motivo de discusión entre científicos, aunque sea ilegal el enseñar esta teoría en algunos sitios y aún persistan posiciones neolamarckistas producto del impacto de las ideas de algunos científicos sociales cuyos postulados han adquirido la categoría de dogmas. Para ilustrar lo anterior vale la pena citar

a Dobzhansky (1962) quien reconocía haber violado “recientemente y en dos oportunidades” la famosa Ley del Estado de Tennessee que prohibía enseñar evolución y que motivó que en 1925 fuera procesado John Scopes por enseñar la Teoría de la Evolución. Pese a la evidente derrota argumentativa del fiscal, Scopes fue multado con cien dólares. Niesturj en 1972, señalaba, en un libro sobre evolución humana: “*El lenguaje articulado no es congénito*”, y luego explica su origen citando a Engels: “*En resumen, los hombres en formación llegaron a un punto en que tuvieron necesidad de decirse algo los unos a los otros. La necesidad creó al órgano*”. En la biblioteca hay un libro de paleontología publicado en España en 1945, tiene la autorización eclesiástica y niega rotundamente la validez de las ideas de Darwin. En la actualidad aún existe un rechazo fundamentalista a las ideas evolucionistas, también hay personas que han decidido no comer carne y otros que se oponen a la investigación sobre la genética humana o al empleo de plantas genéticamente modificadas. La evolución nos hizo diferentes, las culturas son distintas. La tolerancia es un valor importante.

Los primates actuales pueden ser clasificados en dos grandes grupos: los Prosimii y los Anthropoidea (ver Tabla 9.1), cuya separación debió haber ocurrido en el Eoceno. En el Oligoceno aparece el primer antropoideo fósil, una especie que fue ubicada en el género *Parapithecus*, encontrado en el desierto de Fayun y cuya ubicación taxonómica fue bien debatida en su momento (Simons, 1968). Los fósiles de antropoideos del Mioceno son abundantes y el número de especies reconocidas varía considerablemente de acuerdo al autor. Sin embargo, existe la idea común de que en el Mioceno aparecen los primeros integrantes de la superfamilia Hominoidea que son ubicados en los géneros *Dryopithecus*, *Pliopithecus*, *Kenyapithecus* y *Ramapithecus*.

Las especies del subgénero *Proconsul* (*Dryopithecus*) han sido motivo de especial atención por parte de muchos especialistas. Este grupo está representado por unos 400 fragmentos fósiles cuyas características sugieren su condición

de ancestro común de los Pongidae (monos superiores actuales) y los Hominidae. Sin embargo, otros autores consideran que las especies de *Aegyptopithecus* del Oligoceno constituyen el *hominoideo* más antiguo. En 1958, el paleontólogo suizo Hürzeler encontró un esqueleto muy peculiar. Se trata de un primate del Plioceno, unos 12 millones de años atrás, que presenta un rostro corto, la pelvis amplia y los caninos reducidos; además este organismo, ubicado en el género *Oreopithecus*, presenta una estructura ósea que sugiere una locomoción bípeda. Pese a lo anterior, resulta difícil establecer una relación directa entre los *Oreopithecus* y los homínidos del Pleistoceno y se ha postulado que la locomoción bípeda haya surgido en más de una oportunidad en los primates y no menos de doce hipótesis han sido postuladas para explicar este proceso. En todo caso, seis o siete millones de años atrás ya existían primates con cierto grado de bipedalismo en la cuenca del Mediterráneo, como es el caso de *Oreopithecus bambolii* (Kohler y Moya-Sola. 1997).

Tabla 9.1. Clasificación de los primates según Simpson, 1945; Simons, 1968)

Suborden	Infraorden	Superfamilia	Familia
Prosimii	Lemuriformes		
	Lorisiformes		
	Tarsiiformes		
		Cercopithecoidea (<i>Monos del viejo mundo</i>)	
	Catarrhini		Pongidae (<i>Pan, Pongo, Gorilla, etc.</i>)
Anthropoidea		Hominoidea	
			Hominidae (<i>Homo</i>)
	Platyrrhini	Ceboidea (<i>Monos americanos</i>)	

Hasta hace poco se consideraba que el género *Homo* había surgido en el último millón de años y que el proceso evolutivo de nuestro linaje había sido bastante rápido. En la actualidad se considera que las especies más cercanas al hombre aparecieron hace algo más de tres millones de años y las más antiguas, que se incluyen en el género *Homo*, aproximadamente 2,2 millones de años. La mayoría de los gráficos que pretendían ilustrar las diversas líneas evolutivas de los homínidos señalaban la existencia de una rama colateral, extinta, constituida por los australopitecinos. Este grupo, cuya desaparición ocurrió hace un millón de años aproximadamente, está constituido por un grupo de especies originalmente descritas como *Australopithecus africanus*, *Plesianthropus trasvaalensis*, *Paranthropus robustus* y *Zinjanthropus boisei*, que posteriormente fueron ubicadas como tres especies (*africanus*, *boisei* y *robustus*) de un solo género (*Australopithecus*). Estos homínidos africanos medían entre 1,40 y 1,50 metros y poseían un cráneo cuya capacidad ha sido estimada en unos 600 cc, similar o ligeramente superior a la capacidad craneal de los gorilas actuales. Asociados a estos restos, Louis y Mary Leakey encontraron primitivas herramientas en estratos datados en 1,7 millones de años atrás.

Sin embargo, los descubrimientos de Mary y Richard Leakey (1971-1975) modificaron el panorama anterior que contemplaba a australopitecinos y los ancestros del hombre actual como linajes separados (Fig. 9.1). En 1972, Richard Leakey, siguiendo las investigaciones de sus padres, Louis y Mary, descubrió en África del Este en una toba volcánica cuya edad fue estimada en 2,5 millones de años un cráneo asociado a algunos primitivos instrumentos de piedra. Leakey ha asignado este cráneo al género *Homo*, al igual que los restos encontrados en 1964 en Olduvai (*Homo habilis*).

Esta opinión no fue ampliamente aceptada (Simons, 1968; Biberson, 1973) ya que los restos en cuestión también podrían ser considerados como pertenecientes a australopitecinos evolucionados. En octubre de 1975, Mary Leakey encontró restos fósiles del género *Homo* en Lectolil, a unos

40 km. de Olduvai. Este hallazgo, en opinión de los Leakey, confirma la coexistencia de los géneros *Homo* y *Australopithecus* por no menos de 2 millones de años y traslada el origen del género *Homo* a no menos de 3.5 millones de años atrás. (Fig. 9.2).

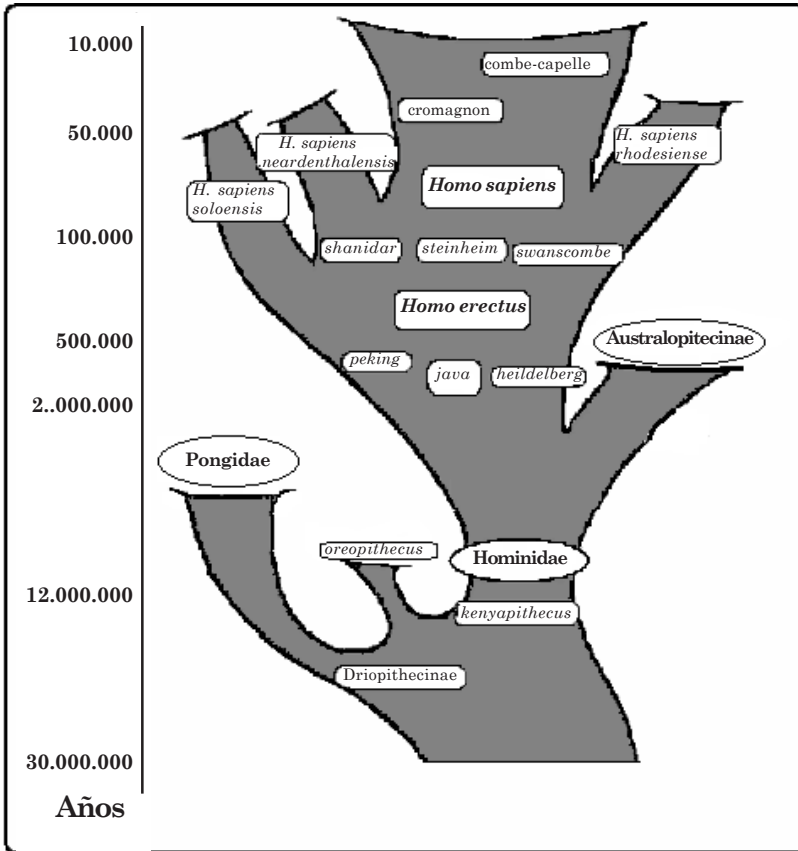


Figura 9.1. Esbozo filogenético del *Homo sapiens* y otros primates superiores. No incluye al *Homo habilis* y considera a los australopitecinos como una rama lateral.

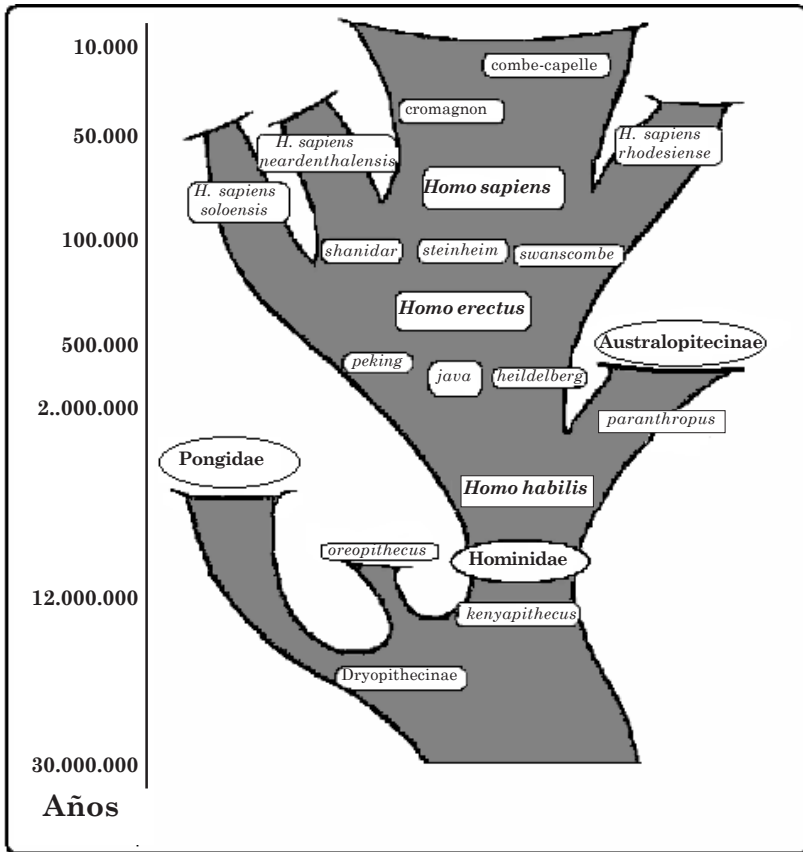


Figura 9.2. Esbozo filogenético del *Homo sapiens* y otros primates superiores. Considera al *Homo habilis* en la línea ancestral directa del *H. sapiens*

9.2. *Homo erectus* y *Homo sapiens*

El *Homo habilis* (*sensu* Leakey) no abandonó su lar nativo, pero 2 millones de años después la evidencia fósil señala la presencia del género *Homo* en Asia y Europa. En 1890 Dubois encontró en Trinil, Java, los restos de un homínido que designó como *Pithecanthropus erectus*. Este organismo muestra características intermedias entre el *Homo habilis* y el *Homo sapiens*. La capacidad craneana mayor, la reducción de los molares y una abertura nasal menos “simiesca”

separan al “hombre de Java” de sus ancestros africanos. Los restos encontrados por Dubois tienen una edad aproximada de 520.000 años, Pleistoceno Medio, similar a la calculada para toda una familia de fósiles descritos bajo los diversos nombres de *Homo heilderbergensis* (Alemania), *Atlanthropus mauritanicus* (Argelia) y *Sinanthropus pekinensis* (China). Algo más antiguos son los restos encontrados por Von Koeningswald en Java (700.000 años) y designados como *Homo modjokertensis*. Todos ellos son considerados actualmente como razas geográficas de una sola especie, *Homo erectus*, cuya amplia distribución cubrió extensas zonas del viejo mundo entre las glaciaciones de Mindel y Riss (ver Tabla 9.2).

Tabla 9.2. Fósiles humanoides del Pleistoceno y Holoceno, edad, glaciaciones y culturas

Años atrás	Glaciaciones	Fósiles	Culturas
15.000	Postglacial Wurm	<i>Homo sapiens</i> Cro-magnon Mt. Carmel Neardenthal Steiheim Swanscombe Solo	Neolítica Magdaleniense Musteriense
150.000	Riss	Verszöllos <i>Sinanthropus</i> Heidelberg	Acheulense
400.000	Postglacial Java Mindel	Olduvai II <i>Homo erectus</i> <i>Homo habilis</i>	Cromeriense Olduvayense
1.000.000	Gunz	Australopitecinos <i>Homo habilis</i>	
2.000.000	Villafranchiense Donau	Australopitecinos <i>Homo habilis</i>	

Los restos de animales y herramientas asociadas a los fósiles del *Homo erectus* permiten suponer que este organismo utilizaba el fuego, era cazador y elaboraba primitivos instrumentos de piedra. Algunos autores sugieren incluso, la existencia de un lenguaje articulado primitivo en el *Homo erectus*.

Si el *Homo sapiens* actual surge por transformación gradual del *H. erectus*, no debería sorprender el hallazgo de formas intermedias. En efecto, los fósiles de Solo (Java) y Verteszőllos (Hungría), parecen constituir formas intermedias entre ambas especies.

Otros restos fósiles, *Rhodesia* y *Saldanha*, también muestran características intermedias entre el hombre actual y el *Homo erectus*. Lo anterior permite ubicar en un período comprendido entre 200.000 y 500.000 años atrás, la transformación del *H. erectus* en *H. sapiens*.

El interés en nuestra genealogía no ha decaído. Los paleontólogos siguen descubriendo restos e interpretando las relaciones entre cada nuevo hallazgo y los precedentes, o reinterpretando la ubicación relativa de cada uno de ellos.

Sin embargo, la información obtenida de la literatura (morfológica, capacidad craneal, estructura social, etc.) no permiten el establecimiento de una clara relación de parentesco entre estas especies y pueden ilustrarse a través de la figura 9.3.

El análisis de los procesos de especiación y formación de razas geográficas en otros organismos hacen pensar que la especie humana debió originarse en una área geográfica definida. Posteriormente, debió ocurrir la diferenciación racial en la medida en que nuevas zonas fueron colonizadas. Esta hipótesis ha recibido el nombre de monofilética o monocentrista en oposición a las ideas sustentadas por Weinreich y Coon de un origen polifilético del *Homo sapiens* el cual las cuatro razas "mayores", negroides, australoides, caucásicos y mongoloides habrían derivado respectivamente de las poblaciones de

Rhodesia, Java, Monte Carmel y Pekín. Esta segunda hipótesis es poco aceptada. Resulta realmente difícil concebir al *Homo sapiens* como el producto de la fusión de cuatro linajes diferentes. Toda la evidencia paleontológica, etológica y cultural apunta más bien hacia un origen común y una posterior diversificación racial que ocurre por el aislamiento relativo de poblaciones que migran por buena parte del planeta.

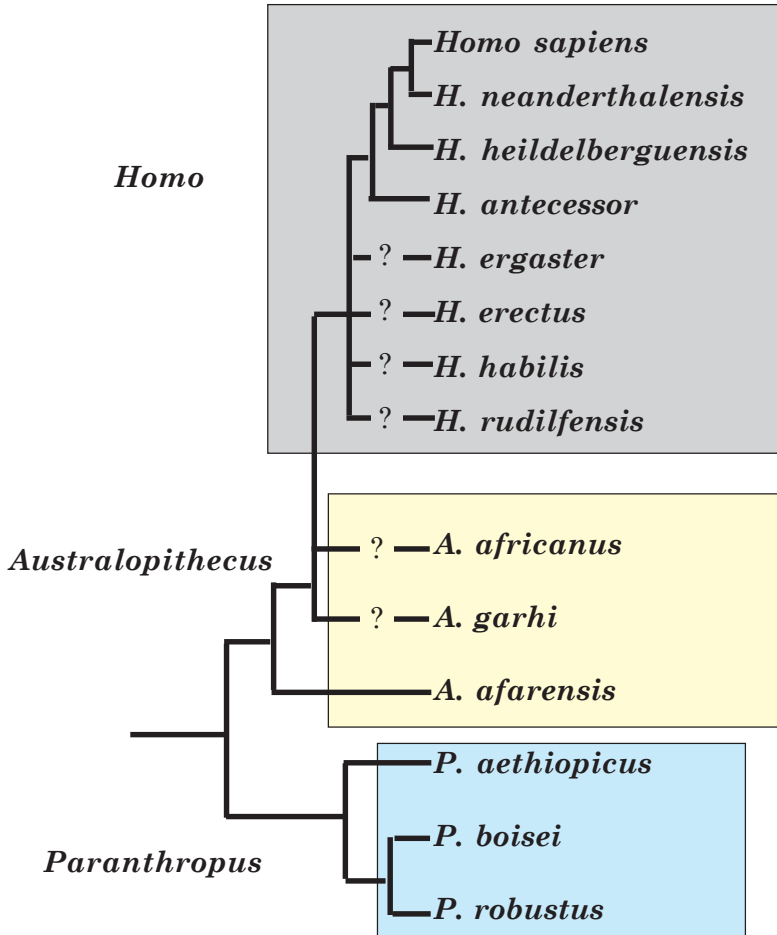


Figura 9.3 Diagrama de relaciones filogenéticas hipotéticas entre las diferentes “especies” de *Homo* y sus relativos más cercanos (*Australopithecus*). Datos tomados de la literatura. Como puede observarse existen serias dudas de la posición relativa (?) de muchas especies.

9.3. Evolución del cerebro

Una de las características más resaltantes de nuestra especie es la existencia de un gran cerebro. El proceso evolutivo de los homínidos se caracteriza, entre otras cosas, por un gradual incremento de la capacidad craneal (Tabla 9.3). En efecto, el volumen del cráneo de los australopitecos (450-550 cc) similar al de algunos grandes monos actuales, es apenas la mitad del estimado para el “hombre de Pekín” y sólo una tercera parte del existente en el hombre actual. Por otra parte, los monos superiores actuales (Pongidae) presentan capacidades craneales comprendidas entre 80 cc (Gibón) y unos 550 cc (machos de *Gorilla*). Es decir, que ya el *Homo habilis* de 2 millones de años atrás presentaba un cráneo de mayor volumen que cualquiera de los póngidos conocidos.

Tabla 9.3. Edad aproximada, ubicación, estatura, peso y volumen craneal (cuando ha sido posible determinarlos) de las especies de *Homo*. Incluye los peculiares y muy recientes fósiles de la Isla de Flores, 7 individuos, con su reducido tamaño sobre los que aún hay controversia.

Especie	Edad Años (10 ⁶)	Ubicación	Estatura (m)	Peso (kg)	Volúmen craneal (cc)
<i>Homo habilis</i>	2,2-1,6	África	1,0-1,5	33-35	660
<i>H. erectus</i>	2,0-0,03	África-Eurasia	1,8	60	850-1.100
<i>H. rudolfensis</i>	1,9	Kenya			
<i>H. georgicus</i>	1,8	Rep. Georgia			600
<i>H. ergaster</i>	1,4-1,0	África (S y E)	1,9		700-850
<i>H. antecessor</i>	1,2-0,8	España	1,75	90	1.000
<i>H. cepranensis</i>	0,9-0,8	Italia			1.000
<i>H. heidelbergensis</i>	0,6-0,25	África-Eurasia	1,8	60	1.100-1.400
<i>H. neanderthalensis</i>	0,35-0,03	Eurasia	1,6	55-70	1.200-1.850
<i>H. rhodesiensis</i>	0,3-0,12	Zambia			1.300
<i>H. sapiens sapiens</i>	0,2-pres.	Cosmopolita	1,4-1,9	50-100	1.000-1850
<i>H. sapiens idaltu</i>	0,16-0,15	Etiopía			1.450
<i>H. floresiensis</i>	0,1-0,012	Indonesia	1,0	25	400

Sin embargo la evidencia actual muestra grandes variaciones en la talla, peso y capacidad craneal de nuestros ancestros inmediatos. En todo caso la capacidad craneal no es el único factor responsable por las elevadas dotes mentales del hombre y entre nuestros contemporáneos hay también grandes variaciones. Elefantes y otros vertebrados de gran tamaño poseen cerebros voluminosos. Sin embargo, Rensch ha demostrado la existencia de cierta relación entre el tamaño del cerebro y la capacidad de memorización y aprendizaje en muchos organismos. Además del tamaño es necesario considerar el proceso de diferenciación. En los vertebrados existe una nítida tendencia al incremento y diferenciación de la parte anterior del cerebro. En los mamíferos esta es la zona más desarrollada y además aparece la corteza y las circunvoluciones. En los homínidos, a través de la elaboración de moldes, se intenta actualmente correlacionar el incremento en volumen con la gradual complejidad.

Esta técnica presenta serias limitaciones debido a que los moldes endocraneanos tan sólo permiten la representación de las envolturas (Kochetkova, 1966; Niesturj, 1972), haciendo difícil la especulación sobre el período de surgimiento del lenguaje articulado y otras características que suelen ser empleadas para diferenciar intelectualmente al *H. sapiens* de sus ancestros, sin embargo cada día surgen nuevas técnicas que pueden arrojar nueva información sobre el tema.

9.4. La inteligencia y el comportamiento

Lerner (1968), ha señalado que las consideraciones éticas, políticas y socioeconómicas, en particular cuando las mismas involucran sectores minoritarios o en desventaja, han oscurecido el problema de las bases genéticas de la inteligencia y han impregnado su análisis con factores emocionales. En efecto, ha sido en torno a este tópico en el cual la vieja controversia “medio *vs* herencia” ha alcanzado sus más apasionados niveles. El alto grado de socialización y desarrollo cultural de nuestra especie hace algo difícil el análisis aislado de los componentes “heredados” y los “aprendidos”

del comportamiento. En consecuencia, aún persisten posiciones educacionales (“*behaviorismo*”) extremas que consideran factible la enseñanza “de cualquier cosa” a todo ser humano, dada la posibilidad de encontrar el método apropiado. En el otro extremo también persisten posiciones “geneticistas” a ultranza que postulan la invariabilidad fenotípica del comportamiento genéticamente determinado.

Ambas posiciones resultan ingenuamente emocionales frente a la evidencia. El fenotipo, hemos señalado previamente, es el producto de la interacción entre el componente hereditario y el medio. Pensar que la inteligencia o el comportamiento humano pueden escapar a esta generalización, equivale a atribuir a estas características un componente mágico o metafísico.

Como ha señalado Dohzhansky (1962), el término “innato”, devaluado por muchos años, está en proceso de recuperación como concepto general para incluir aquellos aspectos propios de cada especie, presentes en cada individuo (dentro de la esperada variabilidad genética de cada especie) e independientes del medio en el cual se desarrolla. En este sentido los estudios en gemelos monocigóticos criados en el mismo hogar y en hogares diferentes permiten un análisis de los componentes hereditarios y la influencia del medio en distintos aspectos del comportamiento y de la inteligencia.

Lenz (1963) y Jensen (1969), han analizado directa e indirectamente el resultado en pruebas de inteligencia en gemelos (ver Mazur y Robertson, 1972) mono y dicigóticos. Los resultados hacen evidente la existencia de un fuerte componente hereditario. Así, la correlación entre las pruebas de gemelos monocigóticos criados juntos es de 0,91, 0,92 y 0,96 para las pruebas de Binet, Otis y Stanford y sólo de 0,64, 0,62 y 0,88 en el caso de gemelos dicigóticos criados juntos. Asimismo, Jensen ha recopilado toda la información existente en la literatura y los valores medios para la correlación entre gemelos es mostrada en la Tabla 9.4.

Tabla 9.4. *Valores medios para la correlación entre gemelos*

Gemelos monocigóticos criados juntos	0,87
Gemelos monocigóticos criados separados	0,75
Gemelos dicigóticos criados juntos	0,56
Gemelos dicigóticos criados separados	0,49

Los gemelos dicigóticos comparten el medio uterino, pero su composición genética es, en promedio, similar a la de hermanos no gemelos; por el contrario, los monocigóticos son genéticamente iguales, salvo mutaciones somáticas. De este modo, las diferencias entre gemelos criados juntos (ambientes teóricamente similares) y separados (generalmente por adopción; ambientes teóricamente diferentes) deben dar una idea aproximada de los componentes hereditarios y adquiridos por aprendizaje. De igual manera, la comparación entre monocigóticos y dicigóticos satisface la hipótesis de que entre los primeros, siendo genéticamente más parecidos entre sí, debe haber mayor correlación independientemente del medio donde hayan sido criados. Desde los trabajos citados, ya considerados como clásicos, se ha acumulado más información e incluso alguna evidencia (Petronis, 2009) de la existencia de factores epigenéticos, es decir de herencia no vinculada directamente al ADN, comunes en los gemelos monocigóticos.

Estos datos pueden ser sometidos a críticas de diversa índole, pero difícilmente puede ignorarse la existencia del componente hereditario.

El estudio de gemelos ha permitido también el análisis de características de la personalidad tales como desviaciones psicopáticas, depresión, dominancia, ansiedad, dependencia, seriedad, entusiasmo, sensibilidad estética y otros. Los resultados muestran grandes diferencias. Así, mientras que el componente hereditario de algunas desviaciones psicopáticas, depresión, entusiasmo y la confianza personal

parece ser alto, el correspondiente a la dominancia, ansiedad, sentido estético y excitabilidad es bastante bajo (Gottesmari, citado por Lerner, 1968).

Otro aspecto del comportamiento razonablemente bien estudiado es la esquizofrenia. Tras años de controversia, Heston (1970) ha demostrado, estudiando hijos de madres esquizofrénicas adoptados por padres no esquizofrénicos (es decir, no sometidos a un “ambiente esquizofrénico”), la existencia de un fuerte componente hereditario en esta enfermedad (Tabla 9.5).

Otros aspectos del comportamiento cuyo carácter hereditario está claramente establecido han sido discutidos en capítulos anteriores, nos referimos a aquellos derivados de cambios cromosómicos. Por ejemplo se han efectuado algunos estudios sobre el aparente comportamiento agresivo de individuos con una fórmula cromosómica XYY; sin embargo, los mismos sólo cubren un sector de la población (reclusos de cárceles y hospitales psiquiátricos) y sería necesario analizar esta posible correlación tomando en cuenta diversos grupos sociales y raciales, así como distintas culturas.

Tabla 9.5. *Esquizofrenia, otras alteraciones del comportamiento y coeficientes de inteligencia (I.Q) en hijos de madres esquizofrénicas criados en adopción y en hijos adoptados de madres no esquizofrénicas*. (Heston, 1970).*

	Madres Esquizofrenia	Desorden Neuróticos	Personalidad antisocial	I.Q
Esquizofrénica (n = 47)	11%	28%	19%	94,0
No esquizofrénica (n = 50)	0	14%	4%	103,7

* Todos los hijos habían sido separados de las madres durante el primer mes de vida.

El efecto del medio sobre la inteligencia tampoco es despreciable. Lerner (1968) ha recopilado, de diversas fuentes, datos sobre los coeficientes de inteligencia en tres países (Estados Unidos, Unión Soviética y Reino Unido) relacionados a la ocu-

pación de los padres (Tabla 9.6). Los resultados muestran, independientemente del país, una gradual reducción del coeficiente en función de la posición socio-económica sólo explicable a través de diferencias en el ambiente familiar. Una vez establecida la existencia de un componente genético en el comportamiento y en la inteligencia, no resulta particularmente difícil considerar la existencia de un proceso evolutivo.

Tabla 9.6. *Coeficiente de inteligencia de los hijos y ocupación de los padres en tres países (Lerner, 1968, Modificado).*

Ocupación	Coeficiente (IQ)		
	USA	URSS	RU
Profesional	116	117	115
Semiprofesional	112	109	113
Obreros especializados	105	101	102
Obreros no especializados	96	92	95

Los distintos componentes de eso que llamamos “inteligencia” no surgen como una “necesidad” (Niesturj, 1972) como sugieren algunos autores neolamarckianos, sino que son el resultado de un proceso de selección natural. Pero al mismo tiempo, no es posible considerar las elevadas dotes intelectuales del *Homo sapiens* como un simple paso cuantitativo, “una cuestión de grado”, frente a los demás primates. Con la inteligencia ha ocurrido lo mismo que con ciertos órganos en una nueva zona adaptativa, es decir, ha surgido una novedad evolutiva. Podemos encontrar en sus ancestros, así como en los linajes actuales de los Pongidae, los elementos precursores; así como existe homología entre las de los murciélagos y las patas delanteras de los restantes mamíferos, podemos diferenciar claramente las dotes intelectuales de un chimpancé y de un hombre.

El linaje del género *Homo*, penetró gradualmente en una nueva zona adaptativa, donde la inteligencia, la constitución de un grupo social diferente, la elaboración de herramientas,

la comunicación verbal y otras características tenían (y posiblemente aún lo tienen) un valor adaptativo superior al de la fuerza física o la presencia de órganos especializados.

Algunos autores han sugerido que posiblemente nuestro intelecto no ha cambiado gran cosa desde la aparición del hombre de Java. Esta es una opinión aventurada. Resulta difícil ignorar la enorme presión selectiva que debe haber sido impuesta a la humanidad en sus albores; la glaciación de Würm (iniciada unos 65.000 años atrás) debió imponer severas limitaciones a los individuos menos dotados para una eficiente comunicación verbal y una actividad social armónica. No resulta extraño que la cultura Musteriense (40-50.000 años atrás) surja precisamente durante ese período glacial y que para la parte media de dicha glaciación (30.000 años atrás) se manifiesta en las exquisitas pinturas rupestres y estatuillas (Altamira, Santillana, Lascaux).

La organización macrosocial (ciudades, estados) apenas aparece unos 9.000 años atrás, como una consecuencia de la llamada Revolución Neolítica cuando el hombre comienza a dominar la agricultura y generar excedentes alimenticios almacenables. Desde el Neolítico hasta nuestros días los avances de la técnica, de la medicina y el desarrollo social quizás hayan creado un manto de protección cultural en el seno del cual el número de descendientes vivos no parece estar particularmente asociado a las dotes mentales de los progenitores. Si la inteligencia posee un componente hereditario, y la evidencia así parece indicarlo, el cambio evolutivo será inevitable. Impredecible quizás sea la dirección de mismo, ahora función de nuestro desarrollo social y cultural.

9.5. Las razas humanas

Homo sapiens fue el nombre que Linneo seleccionó para denominar a nuestra especie. Era su criterio el que todos los seres humanos de la actualidad pertenecían a una sola espe-

cie y ese criterio no ha cambiado. El intercambio genético entre las distintas poblaciones humanas ocurre libremente, sin más retracciones que la distancia y factores culturales transitorios. No existen barreras reproductivas infranqueables, ni tampoco hay evidencia de mecanismo alguno de aislamiento reproductivo (King, 1971).

Esporádicamente algunos grupos establecen restricciones al intercambio genético con otros. La historia de la humanidad es rica en ejemplos de este tipo. Un ejemplo bien documentado es el del sistema de castas en la India (Dobzhansky, 1962); las casas reinantes de Europa, sectas religiosas en muchas latitudes y la discriminación racial, son otros ejemplos. Sin embargo, estas restricciones nunca han dejado de ser violadas y en el mejor (o peor) de los casos apenas se han traducido en diferencias en la frecuencia de algunos alelos.

La discusión sobre el origen, número e incluso la existencia misma de las razas humanas, ha estado también preñada de emoción. No es posible negar la influencia de los conceptos tipológicos de “raza” empleados en los siglos XIV-XIX en la controversia, así como la confusión introducida por los filósofos racistas y los llamados “darwinistas sociales” en torno a las ampliamente predicadas igualdades y desigualdades frente a la ley y a la sociedad. Tal como señala Dobzhansky (1962):

“... igualdad ha sido confundida con identidad y diversidad con desigualdad. Han sido confundidas tan crónicamente, persistente y obstinadamente, que uno no puede evitar el sospechar que la gente tiene profundos deseos de confundirlos”.

La existencia de variedades geográficas, razas o poblaciones geográficamente diferenciadas en la especie humana, es un hecho, no una hipótesis. Existe en nuestra especie, al igual que en otras muchas especies de amplia distribución, poblaciones locales portadoras de frecuencias genéticas diferenciadas y reconocibles. Si las llamamos razas, etnias o subespecies es irrelevante; esto no altera el hecho de que tales diferencias existen.

Hemos señalado antes que el *H. sapiens* logró colonizar los más distantes puntos del planeta así como lo hizo su ancestro, el *Homo erectus* (África, Java y China). Esta amplia distribución no es extraña en mamíferos de cierto tamaño. Simons (1968) comparó la fauna del Plioceno de Eurasia y África y concluye señalando la inexistencia de barreras a la distribución de grandes mamíferos entre el Mioceno y el Plioceno. De igual manera, las contracciones en la distribución de varias especies durante los períodos glaciales, son también concordantes y están bien documentadas.

Los párrafos anteriores nos conducen hacia el problema del origen geográfico del hombre. Los homínidos fósiles del Mioceno, previos a los australopitecinos, han sido encontrados en una amplia zona que va desde España hasta Europa Central y desde Kenya y Egipto hasta China en el sur. Los australopitecinos fueron encontrados en zonas tropicales y subtropicales del viejo mundo. Finalmente, los fósiles de África Oriental podrían indicar que el género *Homo* se originó en este continente y posteriormente (*H. erectus*) colonizó amplias zonas de Asia. Por otra parte, los fósiles de *H. sapiens* cubren una extensa zona del norte de África, el Mediterráneo europeo, Cercano Oriente y el Centro de Europa.

Particular interés han despertado los fósiles de Monte Carmel (Skhul), en los que individuos con rasgos atribuibles a los grupos de Neanderthal y Cro-Magnon han sido encontrados en la misma población. Si bien debe ser tomada con cautela la sugerencia de que la población de Monte Carmel pudiese constituir el centro de radiación del *H. sapiens*, no será posible alejarse mucho del cuadrante oriental del Mediterráneo, en la confluencia geográfica de los tres continentes del viejo mundo, en la búsqueda de nuestros orígenes.

Queda aún por resolver el problema del período en el cual ocurrió la diferenciación racial. Es necesario señalar que si consideramos a las razas como poblaciones mendelianas geográficamente diferenciadas, entonces la diferenciación se inició con las primeras migraciones y la constitución de los

primeros grupos geográficamente aislados y con escaso flujo genético entre ellos. Existe evidencia del cruce del estrecho de Behring unos 40.000 años atrás; para este mismo período representantes del *Homo sapiens* habían alcanzado África del Sur. Sin embargo, es posible que haya sido durante la contracción de los hielos, 15 a 12.000 años atrás, cuando se registró un sensible crecimiento numérico de la población y se aceleró el proceso migratorio.

Los rasgos distintivos de los distintos grupos humanos están bajo permanente revisión y permanentemente surgen nuevos elementos que podrán hacer cambiar el número y la denominación de las razas. Estas características son de naturaleza muy variada y en la medida en que el conocimiento de la genética humana avanza, nuevos elementos son tomados en consideración. Una característica empleada desde hace mucho tiempo es el color de la piel. La pigmentación cutánea parece estar regulada por más de un par de alelos y la frecuencia de los mismos parece tener cierta relación con la latitud, hecho que ha llevado a muchos autores a postular la existencia de un fuerte valor adaptativo para la misma. De este modo, las diferencias en coloración han sido interpretadas como el resultado de presiones selectivas determinadas por la síntesis de vitamina D. En los trópicos, ha sido sugerido, la piel oscura evitaría un exceso de síntesis que puede causar lesiones renales y depósitos de calcio; por el contrario en latitudes elevadas, la piel clara permitiría la absorción de mayor cantidad de radiación ultravioleta que se traduciría en una síntesis apropiada de vitamina D que evitaría el raquitismo.

Otros autores han sugerido que la coloración oscura podría estar asociada a los bosques húmedos tropicales donde conferiría a sus portadores ventaja selectiva como coloración protectora. Otra alternativa presentada está en relación a la baja frecuencia de carcinomas de la piel en los individuos de epidermis más oscura; en consecuencia, ha sido sugerido un valor adaptativo para la piel oscura en zonas de elevada radiación solar.

Post, Daniels y Binford (1975) publicaron datos que parecen señalar la existencia de diferencias significativas en la tolerancia a bajas temperaturas entre individuos de piel clara y oscura, siendo, entre otras cosas, más frecuentes las lesiones cutáneas por congelación en los segundos. Este trabajo podría complementar la hipótesis de Loomis (1967), sobre la importancia de la síntesis de vitamina D, quien sugiere un origen tropical o subtropical para el *Homo sapiens* (al menos limitado al sur de los 40° N). Loomis considera que los grupos primitivos deberían ser oscuros y estar cubiertos de un pelaje más denso que el actual; posteriormente, al migrar hacia el norte, los individuos con menos pelo y piel más clara habrían tenido ventaja selectiva sobre los restantes por su mayor resistencia al raquitismo.

Todas estas hipótesis encuentran un serio desafío en la heterogénea distribución de la coloración de la piel en los habitantes de distintas regiones de América y Asia. Los habitantes de la América Tropical, sur e islas de Asia presentan una piel considerablemente menos pigmentada que los Africanos de latitudes similares. De igual modo, en África existen grandes variaciones en la coloración de grupos simpátricos. Brace (1969) ha señalado que es posible explicar esta situación a través de los distintos procesos migratorios, algunos ocurren en tiempos históricos. De este modo, la coloración morena de los habitantes del sur de la India e Indonesia podría ser el resultado de la fusión de la población original con los invasores indo-europeos y mongoloides respectivamente.

Otra característica asociada a la distribución geográfica es la “constitución corporal” (ver reglas de Bergman y Allen). En efecto, Baker (1958) ha calculado la relación peso-estatura en diversos grupos y encuentra que los pobladores de zonas tropicales, independientemente de su estatura presentan los mayores índices corporales (estatura/peso).

Tal como señalamos previamente, el número de las razas humanas varía considerablemente en función al criterio del

autor y a las características diagnósticas empleadas. En 1775 Blumenbach propuso una clasificación de la humanidad en cinco razas (Caucásica, Mongólica, Etiópica, Americana y Malaya) empleando como criterio el color de la piel. Boyd (1950) propone también una clasificación pentarracial, pero emplea como criterio la distribución de los grupos sanguíneos. Resulta curioso observar la concordancia de dichas clasificaciones (Tabla 9.7) con la distribución geográfica.

Tabla 9.7. Razas humanas según Blumenbach (1775) y Boyd (1950).

Blumenbach	Distribución	Boyd
Caucásica	Eurasia	Caucasoide
Mongólica	Asia	Mongoloide
Etiópica	África	Negroide
Americana	América	Indio Americana
Malaya	Australasia	Australoide

Otras clasificaciones han sido propuestas por Coon, Garn y Birdsell (1950), quienes consideran no menos de 30 razas; Garn (1961) propone una clasificación de 32 agrupadas en nueve razas geográficas principales (Amerindia, Polinésica, Micronesica, Melano-papuásica, Australiana, Hindú, Europea y Africana). Dobzhansky (1962), basado en Garn, propone una clasificación con 34 razas (Tabla 9.8), cuatro de ellas de reciente formación.

El panorama surge confuso para quienes aspiran encontrar una clasificación simple y relativamente estable, tal como la existente para las subespecies de otros organismos. Sin embargo, al concebir las razas como poblaciones mendelianas cambiantes en el tiempo (Dobzhansky, 1962) y con distintos grados de afinidad genética, la elaboración de una clasificación simple resulta difícil. Las razas humanas tienen además un dinamismo variado. Los ladinos, término seleccionado para la mayor parte de la población actual de la América Latina y producto de la fusión de no menos de cinco razas

(indios centroamericanos, indios suramericanos, mediterráneos, negros de la selva y bantúes), constituyen más una clase social que una raza y los nexos genéticos entre los habitantes de un país y otro son bastante tenues.

Tabla 9.7. Razas humanas según Dobzhansky (1962)

1. Europeos del noroeste	18. Africanos del este
2. Europeos del noreste	19. Sudaneses
3. Alpinos	20. Negros de la selva
4. Mediterráneos	21. Bantúes
5. Hindúes	22. Hotentotes y Bushmen
6. Turcos	23. Pigmeos africanos
7. Tibetanos	24. Drávidas
8. Chinos del norte	25. Negritos
9. Mongoloides clásicos	26. Micronesios
10. Esquimales	27. Murrayanos
11. Asiáticos del sur	28. Carpentarios
12. Ainú	29. Micronesios
13. Lapones	30. Polinesios
14. Indios norteamericanos	31. Neo-hawaianos
15. Indios centroamericanos	32. Ladinos
16. Indios suramericanos	33. Norteamericanos de color
17. Fueginos	34. Surafricanos de color

También existen profundas diferencias en la contribución de cada raza original en cada país. Algunos como México, Perú y Bolivia poseen una elevada población indígena; otros, como los ubicados en la zona del Caribe, presentan una mayor población de origen Africano en comparación a aquellos situados sobre la costa del Pacífico. El componente de origen europeo es considerablemente mayor en Argentina, Chile y Uruguay que en la zona amazónica de Brasil, Colombia, Bolivia. Ecuador y Perú. Unos 30 millones de latinoamericanos han migrado hacia el norte del continente, el flujo de Áfricanos, turcos y habitantes de Europa Oriental hacia Europa Occidental ha sido incesante en los últimos años,

procesos que van diluyendo las diferencias que estableció el aislamiento geográfico en los primeros milenios de nuestra existencia como especie.

Finalmente debemos agregar un elemento adicional que hace complejo el panorama racial. En la mayoría de los organismos las razas son poblaciones alopátricas diferenciadas y dentro de la intergradación es posible encontrar patrones de diferenciación geográfica bastante nítidos. En el *Homo sapiens*, diversos patrones culturales determinan la existencia de razas simpátricas por períodos variables de tiempo. Cualquier clasificación racial será siempre insuficiente para englobar toda la variabilidad de la especie humana, pero esto no significa, como han pretendido algunos autores, que las diferencias no existen. Significa que existen diferencias como productos temporales de las migraciones y la selección natural. Futuros reordenamientos raciales son previsible en una cambiante geografía política y medios de transporte que crean y rompen permanentemente barreras al flujo genético de la población humana.

9.6. Presente y porvenir

El proceso evolutivo del *Homo sapiens* ha generado una situación nueva y única en la biosfera. Una especie, representada por más de 6 mil millones de individuos, ha adquirido la capacidad de manipular a voluntad la naturaleza. Las presiones selectivas que modelaron al *Homo sapiens* están siendo neutralizadas por nuestra capacidad de producir y construir todo aquello que pueda protegernos de diversos riesgos. El extraordinario desarrollo tecnológico de nuestra cultura ha determinado que algunos autores se pregunten si el hombre actual no estará perdiendo algunas características adaptativas. Por otra parte, existe una lícita preocupación por el gradual incremento en las frecuencias alélicas de genes considerados como deletéreos (diabetes, por ejemplo) y la reducción proporcional de otros (resistencia inmunológica a diversas enfermedades) debido al amplio uso de vacunas y antibióticos.

Realmente estos cambios genéticos difícilmente pueden ser asociados a grandes cambios en el proceso evolutivo del hombre. En la medida en que logre preservarse o incluso incrementarse la atención médica, estos cambios no deberán generar grandes problemas, a menos que los portadores de genes deletéreos tengan, por muchas generaciones, una aptitud darwiniana muy elevada, cosa difícil de creer. Por otra parte, la gran movilidad de la población actual estaría apuntando hacia un incremento en la variabilidad genética total que bien podría compensar el incremento en el lastre genético. Resulta obvio señalar que los factores selectivos que modelaron al *Homo sapiens* en sus albores, ya no deben estar actuando con la misma intensidad. Sin embargo es necesario indicar que mientras existe natalidad diferencial, habrá una perpetuación diferencial de genotipos y por consiguiente actuará la selección.

Frente a la idea de una organización social y cultural que atenúa los efectos de la selección, debemos señalar que los riesgos de hambre y enfermedad aún existen para amplios sectores de la población humana y que han sido distintos los grupos que en distintas épocas históricas han gozado de los máximos beneficios del desarrollo cultural y la riqueza. Además, debemos tomar en cuenta que la eliminación, en algunos grupos, de mortalidad pre reproductiva como factor selectivo ha sido reemplazada por distintas tasas y edades reproductivas (Mayr, 1970).

Una elevada tasa reproductiva suele estar asociada a una elevada aptitud darwiniana; sin embargo, la especie humana parece plantear una situación especial. El extraordinario incremento numérico de la población humana, la “explosión demográfica” está íntimamente ligado a nuestro pasado evolutivo y puede ser elemento crítico en la perpetuación del *Homo sapiens* sobre el planeta. La evolución de la inteligencia condujo a la compleja sociedad tecnológica de nuestros tiempos. Las reducidas tasas de mortalidad y el incremento notable en la esperanza de vida al nacer constituyen sin lugar a dudas una gran conquista de la humanidad, pero también generan riesgos para nuestro futuro.

De acuerdo a la evidencia obtenida de los fósiles, apenas un 11 por ciento de los seres humanos que vivieron en el Paleolítico lograron superar los 40 años de edad. Deevey (1960) ha estimado en poco más de 30 años la longevidad de nuestros ancestros (Tabla 9.9) de ese período. Hoy en día la esperanza de vida al nacer oscila, en distintos países, entre 50 y más de 70 años, con más del 80 por ciento de la población con perspectivas de superar los 40 años.

Tabla 9.9. *Número de habitantes, densidad y esperanza de vida al nacer (modificado de Deevey, 1960 y otras fuentes.*

Años atrás	Habitantes	Hab. /km²	Esperanza de vida
1.000.000	125.000	0,004	30
25.000	3.000.000	0,04	35
6.000	80.000.000	1,0	35
2.000	133.000.000	1,0	32
325	545.000.000	3,7	40
225	728.000.000	4,9	45
175	906.000.000	6,2	45
75	1.610.000.000	11,0	50
25	2.400.000.000	16,4	50
1960	3.000.000.000	20,0	60
1975	4.000.000.000	27,0	60
2000	6.270.000.000	44,0	64
2009-	6.760.000.000	45,2	66

Además de los riesgos obvios y ampliamente difundidos de la superpoblación, tales como el agotamiento de recursos, la perturbación ecológica y la contaminación (ver Holden y Ehrlich, 1974, para una revisión del problema), existen otros quizás aún más graves. Nuestro futuro evolutivo es ahora una función de lo que, colectivamente, el *Homo sapiens* decida. El crecimiento poblacional no puede continuar indefinidamente a un ritmo del 2,5 por ciento anual, señalábamos en

la primera edición de éste libro en 1976, lo que implica la duplicación de la población cada 25 años. Por fortuna la misma, para el 2009, se ha reducido a menos de la mitad (1,1%). Llegará el momento que actuarán mecanismos reguladores, biológicos o culturales, apuntábamos hace más de tres décadas y en efecto eso es lo que está ocurriendo. El incremento notable de la población urbana en los últimos 40 años ha determinado una reducción importante de la tasa de crecimiento poblacional.

Frente al problema poblacional han palidecido las grandes controversias del pasado. Ni siquiera las predicciones, parte basadas en la ciencia, parte ficción y parte fantasía humanística, realizadas por Huxley, G. R. Taylor y Alvin Toffer, pueden competir frente a un asunto tan importante como el impacto de casi 7 mil millones de habitantes sobre el planeta. Marilyn Fergusson (1973) ha señalado que la predicción se ha convertido en un pasatiempo popular, quizás esto sea producto del desarrollo científico. Pero además de predecir, la ciencia tiene otra función, y esta es la de controlar, la de influir sobre el desarrollo de nuestras sociedades.

Bibliografía básica

- Dobzhansky, T. 1962. *Mankind Evolving*. Bantam Books, Toronto.
- Fergusson, M. 1973. *The Brain Revolution*. Davis-Poynter, London.
- Fleston, L. 1970. The genetics of Schizophrenic and Schizoid Disease. *Science*: 249-256.
- Holden, J. P. y P. R. Ehrlich. 1974. Human Population and the Global Environment. *Amer. Scient.*, 62: 282-292.
- King, J. C. 1971. *The Biology of Race*. Harcourt, Brace Jovanovich, Inc., N. York.
- Kohler, M., y S. Moya-Sola. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94(14):11747.
- Lerner, L. M. 1968. *Heredity, Evolution and Society*. W. H. Freeman, San Francisco.

- Loomis, W. F. 1970. Skin pigment regulation of vitamin D biosynthesis in man. *Science*, 157: 501-506.
- Machado-Allison, C. E., 1972. *Pasado, Presente y Futuro del Hombre*. Monte Avila Ed., Caracas.
- Machado-Allison, C. E. 2000. Valores, ética y ambiente *Agroalimentaria*, 8: 61-70.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard.
- Mazur, A. y L. S. Robertson, 1971. *Biology and Social Behavior*. The Free Press, N. York.
- Morris, D. 1967. *The Naked Ape*. Dell Publ. Co. Inc., N. York,
- Niesturj, M. F., 1972. *El origen del Hombre*. Edit. Mir, Moscú.
- Petronis, A. 2009. Rethinking The Genetic Theory Of Inheritance: Heritability May Not Be Limited To DNA. *Science Daily.com.releases/2009/01/090118200632.htm*
- Post, P. N., F. Daniels y R. T. Binford, 1971. Cold injury and the evolution of "white" skin. *Human Biol.*, 47: 65-80.
- Simons, E. L. 1968. The Biological nature of Man. In: *Perspectives on Human Evolution* (Washburn & Jay Ed.). HoIt, Ed.

GLOSARIO

Adaptación: Proceso a través del cual una población adquiere la capacidad de vivir y reproducirse en un determinado ambiente.

Adaptaciones: Referido a aquellos atributos que no han cambiado de función a lo largo del proceso evolutivo (ver *Aptación* y *Exaptación*)

Adaptabilidad: Potencial de adaptación.

Adaptadura: Medida de la adaptación bajo un conjunto determinado de características ambientales. Puede ser medida a través de la tasa intrínseca de crecimiento.

Alopátrico: Poblaciones o especies que ocupan áreas geográficas diferentes.

Alopoliploidía: Poliploidía por duplicación de los cromosomas de un híbrido (duplicación de dos complementos cromosómicos diferentes)

Anagénesis: Evolución progresiva, gradual. Transformación de un linaje o una especie.

Aptación: Cualquier atributo o carácter en un organismo al que le podemos asignar una función (ver *Adaptación* y *Exaptación*).

Aptitud darwiniana: Diferencia relativa entre la contribución (progenie) de cada genotipo. Suele asignarse el valor 1 al genotipo que presenta la mayor contribución.

Autopoliploidía: Poliploidía por duplicación de los cromosomas de una especie (duplicación de un complemento cromosómico).

Barrera geográfica: Cualquier accidente o condición física del ambiente que impide o limita el flujo genético entre poblaciones.

Braditelia: Evolución lenta. (Éstasis evolutivo).

Capacidad de carga (K): Límite superior del tamaño de una población en crecimiento. Punto de equilibrio de una

población que se alcanza cuando la diferencia dN/dt es igual a cero.

Cariotipo: Número y forma de los cromosomas de una población o especie.

Catastrofismo: Conjunto de ideas que intentan explicar las discontinuidades eológicas y del registro fósil por la sucesión de eventos catastróficos en la naturaleza.

Coficiente de selección (s): Cantidad en la cual puede reducirse el valor máximo (1,0) de la aptitud darwiniana (ver *Aptitud darwiniana*).

Convergencia (Evolución convergente): Presencia de características fenotípicas similares en organismos poco relacionados genéticamente como resultado de presiones selectivas parecidas; similaridad fenotípica alcanzada por adaptación a ambientes similares en grupos no relacionados filogenéticamente.

Cladogénesis: Multiplicación de especies o linajes. Emergencia de dos o más formas a partir de un linaje ancestral.

Clinal: Variación gradual de un carácter en poblaciones contiguas.

Clone: Conjunto de individuos derivados de un solo progenitor por reproducción asexual.

Coadaptación: Interacción armónica (epistática) entre genes asociados entre sí por un determinado proceso evolutivo.

Competencia: Interacción entre dos o más organismos caracterizada por una o más de las siguientes situaciones: a) demanda común por un recurso existente en cantidades limitadas; b) interferencia activa o pasiva en la explotación de un recurso y, c) alteración de las propiedades de un recurso de tal forma que impide o limita su explotación.

Cosmopolita: Organismo de amplia distribución, presente en todos los continentes y/o mares y a distintas latitudes.

Cromosoma: Organelo celular nuclear portador del material genético.

Darwinismo: Relativo a las ideas de Darwin. Generalmente evolución por selección natural y competencia como consecuencia del crecimiento de las poblaciones.

Deficiencia cromosómica: Pérdida de un sector de un cromosoma.

Deme: Población local (población mendeliana).

Denso dependiente: Mecanismo de regulación poblacional en los cuales los cambios numéricos son en alguna forma función del número de individuos presentes en la población y de sus interacciones.

Denso-independiente: Mecanismo de regulación poblacional en el cual los cambios numéricos son independientes del número de individuos de la población y esencialmente bajo el control de factores climáticos.

Diagnóstico (a): Característica diferencial nítida empleada para la separación de grupos taxonómicos.

Dominante: El alelo que determina el fenotipo de heterocigoto.

Duplicación cromosómica: Repetición en la secuencia de genes en un cromosoma.

Ecotipo: Raza local (raza ecológica) con características diferenciales adaptativas.

Efecto de posición: Diferencia en la expresión de genes en función de su posición en el cromosoma.

Endémico: Especie cuyos individuos viven en un sólo lugar (antagónico de *Cosmopolita*).

Entrecruzamiento: Intercambio de material genético entre cromosomas homólogos (“*Crossing-over*”) durante la meiosis.

Equilibrio genético: Mantenimiento de la frecuencia alélica sin cambio entre una y otra generación (ver Principio de Hardy-Weinberg).

Equilibrio puntual: Teoría evolutiva la cual establece que se producen cambios en los caracteres en tiempos geológicos muy cortos. Antónimo de gradual. (ver *Saltacionista*).

Especie: Conjunto de poblaciones reproductivamente aisladas de otras agrupaciones similares (ver Capítulo sobre especiación).

Especie críptica: Especie cuyas características diagnósticas no son aparentes y por consiguiente el reconocimiento es difícil.

Especiación alopátrica (geográfica): Proceso de formación de nuevas especies por aislamiento geográfico de las poblaciones de la forma original y consecuente ruptura del flujo genético.

Especiación gradual: Formación de nuevas especies por la lenta y gradual acumulación de pequeños cambios en la composición genética básicamente a través de la selección natural (ver *Anagénesis*).

Especiación instantánea: Constitución de organismos poseedores de combinaciones genéticas diferentes y reproductivamente aislados de sus progenitores. Proceso asociado a la hibridación y poliploidía.

Especiación simpátrica: Formación de nuevas especies por un proceso de diferenciación de las poblaciones de la forma original en ausencia de barreras geográficas o interrupciones en la continuidad de la distribución. Adquisición de mecanismos de aislamiento reproductivo entre individuos de la misma población.

Éstasis evolutivo: Arresto de cambios fenotípicos en períodos geológicos largos.

Etológico: Relativo a los componentes del comportamiento característicos de una población o especie determinados genéticamente.

Exaptación: estructura de un organismo que “evoluciona” como una adaptación a unas determinadas condiciones, y una vez que ya está consolidada (generalmente varios millones de años después) comienza a ser utilizada y perfeccionada en pos de una nueva finalidad

Fecundidad: Potencial reproductivo expresado en términos del número efectivo de la progenie.

- Fecundidad específica (mx)*: Número promedio de hijas producida por cada hembra a la edad x .
- Fenotipo*: Sumatoria de todas las características observables de un individuo y resultado de la interacción entre su genotipo y el ambiente.
- Fertilidad*: Potencial reproductivo expresado en términos de la viabilidad de los gametos.
- Filogenia*: Historia evolutiva de un grupo biológico determinado.
- Filogenético (relación)*: Relativo a la posición relativa de taxa dentro de un grupo monofilético. Escuela taxonómica basada en el agrupamiento de taxa monofiléticos.
- Frecuencia génica*: Número relativo de alelos en una población.
- Frecuencia genotípica*: Número relativo de combinaciones diploides (genotipos) en una población.
- Gene*: Unidad hereditaria cromosómica.
- Genealogía*: Relativo a la transmisión de información genética ancestro-descendiente.
- Genoma*: Contenido genético (genotipo).
- Genotipo*: La totalidad del contenido genético.
- Gonocorismo*: Posesión de un sólo sexo por individuo. Presencia de gonadas funcionales de un sólo sexo.
- Lastre genético*: Reducción de la aptitud darwiniana en relación a un valor óptimo o ideal determinado por la acumulación de genes deletéreos (concepto clásico). Reducción de la aptitud más allá de dos desviaciones estándar de la media de la aptitud darwiniana de una población (Dobzhansky). Cualquier acumulación de material genético deletéreo que reduzca la probabilidad de supervivencia o persistencia de una población o especie (concepto inespecífico).
- Macroevolución*: Cambios evolutivos transespecíficos. Evolución de taxa mayores.
- Macrogénesis*: Origen súbito de novedades evolutivas. Saltacionismo. A veces se confunde con posiciones catastróficas.
- Melanismo*: Oscurecimiento tegumental por producción de pigmentos.

Melanismo industrial: Selección favorable a individuos oscuros (melánicos) en áreas donde el hollín y otros residuos industriales depositados en el sustrato confieren coloración protectora.

Mendelismo: Relativo a Mendel. Existencia de factores hereditarios discretos. Conjunto de generalizaciones sobre la forma de transmisión de la información genética de una generación a otra.

Monofilético: Grupo taxonómico natural. Incluye la especie ancestral y todos sus descendientes.

Monotípica: Categoría taxonómica no diferenciada en categorías subordinadas. Ejemplo: Especie monotípica (especie no diferenciada en subespecies o razas geográficas).

Morfo (Forma): Variante genético en una población.

Multifactorial: Carácter controlado o determinado por varios genes (Polifactorial).

Mutabilidad: Capacidad para mutar. Frecuencia de cambio en un sitio genético.

Mutación: Cambio heredable en la constitución genética (concepto general).

Neodarwinismo: Término empleado para calificar diversas corrientes del pensamiento que, basadas en las ideas de Darwin, han introducido diversas modificaciones e interpretaciones.

Nicho: Conjunto de demandas, actividades e interacciones de una especie o población en el tiempo y en el espacio.

Ortogénesis: Evolución predeterminada. Orientación determinística no selectiva de la evolución en un grupo o para un carácter.

Parafilético: Grupo taxonómico no natural. Excluye al ancestro o algún miembro del clado.

Paralelismo (evolución paralela): Proceso de adaptación en organismos que presentan afinidad genética y que habitan zonas adaptativas similares o que están sujetos a presiones selectivas parecidas, pero no comparten un ancestro común

Panmixia: Existencia de igual probabilidad de cruzamiento e intercambio genético para todos los integrantes de una población (ver Principio de Hardy-Weinberg).

Partenogénesis: Desarrollo de huevos sin fertilización.

Polifilético: Grupo no natural incluye especies de diferentes ancestros no miembros del clado.

Poligenes: Genes asociados en la determinación de un carácter.

Polimorfismo: Presencia de fenotipos discontinuos en una población. Presencia de genotipos discontinuos en tal frecuencia que no pueden ser atribuidos simplemente a mutación.

Polimorfismo balanceado: Polimorfismo mantenido por la superioridad selectiva de los heterocigotos sobre los homocigotos.

Poliploidia: Presencia de un complemento cromosómico múltiplo mayor que dos del número haploide.

Politépica: Categoría taxonómica con dos o más categorías subordinadas.

Preadaptación: Existencia de una determinada característica que permite a un organismo o a una población la invasión de un nuevo nicho o zona adaptativa.

Población local o mendeliana: La totalidad de los individuos de una especie que ocupan una determinada área y constituyen una unidad reproductiva potencial.

Principio de exclusión competitiva: Dos especies no pueden coexistir si poseen similares demandas ecológicas (ver *Nicho*).

Principio del fundador: Los organismos colonizadores que se constituyen en precursores de una nueva población suelen ser portadores de una pequeña fracción de la variabilidad total de la especie o población original.

Principio de Hardy-Weinberg: La frecuencia de los genes en una población se mantiene constante de una generación a otra en ausencia de mutaciones, selección natural y eventos al azar, dado que exista panmixia en dicha población.

- Radiación adaptativa*: Diferenciación de un linaje en varias líneas evolutivas al penetrar en una nueva zona adaptativa (ver *Zona Adaptativa*).
- Raza*. Población o agregado de poblaciones genéticamente diferenciadas de otros grupos similares, generalmente delimitadas geográficamente pero sin que existan barreras reproductivas.
- Recombinación*: Reordenación genética durante la meiosis a través del entrecruzamiento de los cromosomas homólogos.
- Reglas ecogeográficas*: Generalizaciones de valor estadístico, limitadas a algunos grupos, relativas a la existencia de patrones regulares de variación.
- Saltacionista*: Evolución no gradual. Emergencia brusca de variantes discretos. Evolución a saltos. Antónimo de gradualista (ver *Equilibrio puntual*).
- Selección natural*: Perpetuación diferencial de genotipos debido a las distintas capacidades de sus fenotipos en obtener representación (progenie) en la siguiente generación.
- Selección disruptiva (diversificante)*: Cuando los extremos fenotípicos de una población son favorecidos por la selección natural.
- Selección direccional (dinámica)*: La forma supuestamente más común de selección. Esencialmente el desplazamiento de los valores medios de un fenotipo dado en una u otra dirección.
- Selección estabilizante (normalizante)*: Cuando los fenotipos extremos obtienen menor representación (progenie) en la siguiente generación que aquellos ubicados en torno a la media.
- Selección r (Estrategia r)*: Cambios evolutivos que favorecen la existencia de un valor elevado de la tasa intrínseca de crecimiento a través de la optimización de uno o más de sus componentes.
- Selección K (Estrategia K)*: Cambios evolutivos que favorecen los distintos componentes de la capacidad de explotar eficientemente el medio o que incrementan la habilidad competitiva.

Semiespecie: Conjunto de poblaciones parcialmente diferenciadas genéticamente y que han desarrollado mecanismos incompletos de aislamiento reproductivo. Especies *in statu nascendi* (Dobzhansky).

Simbiosis: Interacciones de diversa índole en los que, en general, la aptitud, la adaptabilidad o la adaptadura de una especie es incrementada por la acción de otra. (Comensalismo, mutualismo, facilitación).

Simpátrico (a): Especies o poblaciones cuya área de distribución se superpone.

Sobredominancia: Heterosis por superioridad selectiva de los heterocigotos sobre los homocigotos.

Sobrevivencia específica (lx): Proporción de hembras que sobreviven a una edad x .

Superespecie: Conjunto de semiespecies.

Supergene: Segmento cromosómico protegido del entrecruzamiento y por consiguiente heredable como un sólo gene.

Tasa de reemplazo (Ro): Tasa neta de reproducción. Número promedio de hembras producido por cada hembra por generación.

Tasa evolutiva: Cuantificación del cambio evolutivo (ver *Braditelia* y *Taquitelia*). Número relativo o absoluto de grupos taxonómicos nuevos o extinguidos por unidad de tiempo. Persistencia media de un taxon.

Tasa intrínseca de crecimiento (r) (Parámetro malthusiano): Fracción por la cual una población incrementa sus números por unidad de tiempo.

Taquitelia: Evolución rápida.

Territorio: Espacio defendido por un organismo contra la intrusión de co-específicos o integrantes de otras especies.

Tipológico: Relativo al tipo o *eidos* (Platón). Concepción idealista de la naturaleza en la que los variantes de una población representan “desviaciones” de un tipo o modelo. Escuela taxonómica que mantenía la inmutabilidad de las especies.

Transformación o multiplicación de las especies: Proceso por el cual se originan nuevas especies (ver *Anagénesis* y *Cladogénesis*)

Translocación: Intercambio de material genético entre cromosomas no homólogos.

Vicariancia: (Modelo de especiación). Término utilizado que indica la separación de la especie ancestral por ruptura disgregación del territorio geográfico que ocupa y subsecuente transformación evolutiva de las poblaciones aisladas.

Zona adaptativa: Zona de vida. Suele referirse al conjunto de características ambientales de un espacio determinado que demanda la existencia de órganos y funciones específicas a aquellos organismos que intentan colonizarlo.

ÍNDICE

Capítulo 1. Pensamiento evolucionista.	11
1.1. Escolasticismo y especulación.....	11
1.2. El gradualismo.....	13
1.3. El darwinismo.....	15
1.4. De Mendel a Darwin.....	17
1.5. De Malthus a Darwin.....	21
1.6. De Darwin a la Sistemática Moderna (Biosistemática).....	22
1.7. Evolución de la Síntesis.....	24
Capítulo 2. Diversidad y Variabilidad.	29
2.1. El registro fósil.....	29
2.2. Diversidad en el tiempo.....	32
2.3. Variabilidad de la población.....	37
2.4. Diversidad en el espacio.....	42
Capítulo 3. Fuentes de la Variabilidad.	49
3.1. Poblaciones y evolución.....	49
3.2. Genotipo y fenotipo.....	50
3.3. El origen de la variabilidad genética.....	52
3.4. Recombinación.....	63
3.5. Flujo genético.....	65
Capítulo 4. Crecimiento e Interacción Poblacional.	71
4.1. Crecimiento poblacional.....	73
4.2. Regulación poblacional.....	81
4.3. Cambios estacionales.....	83
4.4. Territorio, migración y cortejo.....	83
4.5. Efecto de heterogeneidad espacial.....	84
4.6. Competencia y coexistencia.....	85
4.7. Depredación, parasitismo y facilitación.....	89
4.8. Facilitación y otras interacciones positivas.	92

Capítulo 5. La genética de poblaciones.	97
5.1. El equilibrio genético.....	97
5.2. Frecuencia genotípica y génica.....	99
5.3. Alelos múltiples y genes múltiples.....	101
5.4. Eventos al azar.....	102
5.5. Desviación de la panmixia.....	104
Capítulo 6. Selección Natural.	109
6.1. Concepto de selección.....	109
6.2. Selección contra alelos dominantes.....	115
6.3. Tipos de selección.....	116
6.4. Polimorfismo balanceado.....	118
6.5. Lastre genético.....	121
6.6. Selección en poblaciones naturales.....	122
6.7. Aptitud darwiniana y adaptación (<i>adapttness</i>).....	126
6.8. Selección y éxito reproductivo.....	127
6.9. Selección denso-dependiente.....	128
6.10. Selección <i>r</i> y <i>K</i>	129
6.11. Selección grupal y selección via parientes (<i>Kin Selection</i>).....	132
Capítulo 7. Origen de las especies.	137
7.1. Mecanismos de aislamiento reproductivo.	137
7.2. Hibridización.....	141
7.3. Especiación.....	144
7.4. Modelos de especiación (Clasificación de White).....	158
7.5. Especiación gradual <i>vs</i> puntual.....	160
Capítulo 8. Más allá de las Especies: los Patrones y los Procesos.	165
8.1. Los Patrones.....	167
8.2. Los Procesos.....	169

Capítulo 9. Origen y Evolución del hombre.	189
9.1. Los homínidos.....	191
9.2. <i>Homo erectus</i> y <i>Homo sapiens</i>.....	197
9.3. Evolución del cerebro.....	201
9.4. La inteligencia y el comportamiento.....	202
9.5. Las razas humanas.....	207
9.6. Presente y porvenir.....	214
GLOSARIO.	219

Diego Rodríguez, Profesor Titular de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela e Investigador del Instituto de Zoología Tropical. Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (1974). Master en Biología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (1978); PhD en Ecología, Universidad de California, Davis, California, USA (1986). Especializado en el estudio de modelos ecológicos de poblaciones y comunidades. Ha publicado 30 trabajos de investigación. Profesor de la UCV desde 1978. Docente de Bioestadística y Ecología en cursos de pre y postgrado.

Yadira N Rangel P. Doctora en Ecología. Investigador Asociado del Laboratorio de Biología de Vectores del Instituto de Zoología Tropical y también docente en los cursos de Genética, Bioestadística y Evolución de la Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Su área de investigación es enfocada al estudio de la distribución de la variabilidad genética en las poblaciones naturales y a los cambios que se producen por la influencia de procesos evolutivos. Sus principales publicaciones nacionales e internacionales se han orientado al trabajo con insectos transmisores de patógenos de enfermedades. Ha recibido la Orden José María Vargas en tercera clase y Meritorious Service Award de American Mosquito Control Association por su trabajo regional en Latinoamérica y el Caribe.

“En aquel entonces apareció un hombre que dijo a sus contemporáneos: mirad hacia abajo, fijaos en la naturaleza de la que tratáis de huir no se donde; abandonad la torre que habéis escalado y desde cuya altura no se ve nada; acercaos al mundo de los fenómenos, estudiadlo...” Francis Bacon (1561-1639)